



HAL
open science

Investigation électrophysiologique par la stimulation visuelle périodique rapide des mécanismes de discrimination des expressions faciales émotionnelles

Stéphanie Matt

► **To cite this version:**

Stéphanie Matt. Investigation électrophysiologique par la stimulation visuelle périodique rapide des mécanismes de discrimination des expressions faciales émotionnelles. Psychologie. Université de Lorraine, 2020. Français. NNT: 2020LORR0246 . tel-03341121

HAL Id: tel-03341121

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-03341121>

Submitted on 7 Dec 2022

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.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



THESE

Présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LORRAINE

Mention : Psychologie

**Investigation électrophysiologique par la stimulation visuelle
périodique rapide des mécanismes de discrimination des
expressions faciales émotionnelles**

le 24 novembre 2020

Par Stéphanie MATT

Membres du jury :

Laurence CONTY	Professeure Université de Paris Nanterre	Rapportrice
Roberto CALDARA	Professeur Université de Fribourg	Rapporteur
Arnaud LELEU	Maître de conférences Université de Bourgogne	Examineur
Joëlle LIGHEZZOLO-ALNOT	Professeure Université de Lorraine	Directrice de thèse
Stéphanie CAHAREL	Professeure Université de Lorraine	Co-directrice de thèse
Louis MAILLARD	Professeur Praticien Hospitalier Université de Lorraine	Co-directeur de thèse
Bruno ROSSION	Directeur de recherche Université de Lorraine	Membre invité



Laboratoire Interpsy (EA 4432)



Laboratoire Lorrain de Psychologie et Neurosciences de la Dynamique des
Comportements (2LPN) (EA 7489)

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier mes directeurs de thèse, Madame Lighezzolo-Alnot, Madame Caharel et Monsieur Maillard qui ont permis à cette thèse de voir le jour. Je vous adresse ici toute ma gratitude et ma sincère reconnaissance pour la qualité de vos encadrements, votre écoute, vos nombreux conseils et la confiance que vous m'avez accordé tant pour la recherche que pour les enseignements que vous m'avez confiés au cours de ces années. Votre bienveillance et votre regard critique sur ce travail de thèse m'a permis de mener à bien la rédaction du manuscrit et sa défense. Vous avez toujours su trouver les mots justes lors de mes moments de doute, et je vous en remercie.

Mes remerciements vont également aux rapporteurs, Professeur Laurence Conty et Professeur Roberto Caldara ainsi qu'à Monsieur Leleu, examinateur, qui ont accepté de lire et commenter ce travail. Je tiens également à remercier Bruno Rossion, membre invité de ce jury pour son aide précieuse et ses nombreux conseils scientifiques à la fois lors de la conception des expériences que lors de la rédaction des articles.

Je remercie mes laboratoires d'accueil et leurs directeurs de m'avoir accepté au sein de leurs laboratoires ainsi que l'unité d'épileptologie du CHRU de Nancy, sous la responsabilité du Professeur Louis Maillard.

J'adresse mes remerciements à Joan et Milena pour votre accueil à Louvain-La-Neuve, votre aide pour l'apprentissage de l'EEG et de la mise en place des paradigmes expérimentaux. Un grand merci pour l'aide dans l'analyse des données et vos contributions aux articles. C'était toujours avec grand plaisir que je venais tester à Louvain-La-Neuve, merci pour votre aide également pour la pose des électrodes (et leurs nettoyages).

Je tiens à remercier les participants sains et les patients qui ont accepté de participer aux expériences menées dans le cadre de cette thèse, sans qui finalement elle n'aurait pu voir le jour.

Mes remerciements vont aussi aux titulaires, membres permanents et doctorants des laboratoires d'accueil. Un grand merci à mes collègues docteurs et amies de la faculté de Psychologie, Christel, Blandine et Mélanie, vous avez été d'un précieux soutien.

Je ne saurais comment assez remercier mes collègues et amis doctorants, docteurs et ingénieur : Pauline, Samuel, Pierre, Harry, Natascha, Simen, Xioaqian et Viviana. Une mention spéciale pour Angélique, rencontrée au cours de la première année de licence de psychologie avec qui j'ai partagé mes années de master pour continuer ensemble en thèse. Sans vous, ces années n'auraient pas été les mêmes, les repas au self, nos fous rires, nos doutes, nos soirées, vous avez embelli cette thèse grâce à votre bonne humeur, et puis de toute façon « la thèse c'est ... ».

Je remercie également l'équipe pédagogique de psychologie de Strasbourg pour leurs enseignements de qualité. Plus particulièrement Monsieur Despres, responsable du master de Neuropsychologie Cognitive et Clinique qui m'a transmis la passion de la recherche à travers ses enseignements, et son soutien pour me lancer dans cette « merveilleuse aventure qu'est la thèse » pour reprendre ses mots.

Les simplets, comment vous oublier, Joséphine, Sophie, Laurence, Björn, Geoffrey, Samuel, Jeannot qui partagent ma vie depuis la licence et dont le soutien m'est très précieux. Un grand merci également à Nelly, Julie, Inès, Camille et Julien.

Arnaud, je t'avais promis une page de remerciements (finalement j'étais un peu ambitieuse), un immense merci d'avoir relu (avec joie) l'ensemble de cette thèse, merci pour tes commentaires constructifs sur ce travail (et les autres, un peu moins sérieux qui m'ont permis de bien rire pendant la rédaction) ainsi que tes encouragements.

Pour finir, je remercie ma famille, mes parents, mon frère et Eloïse pour leur soutien sans faille depuis toujours et leurs encouragements. Vous avez toujours su trouver les mots justes pour m'aider à prendre confiance en moi et à ne jamais rien lâcher. Papa, merci pour ta relecture attentive de ce manuscrit dans son entièreté. Maman, merci de supporter mes sauts d'humeur. Mes grands-parents qui croient en moi depuis le début, même si quelque peu dépassés par ce que je fais vous m'avez toujours soutenu je vous remercie, une pensée spéciale à mémé qui veille sur moi depuis quelques années.

Résumé

Cette thèse porte sur l'étude des mécanismes cognitifs et neurophysiologiques impliqués dans la discrimination des expressions émotionnelles par le biais de la stimulation visuelle périodique rapide couplée à l'enregistrement électroencéphalographique (EEG). Plus spécifiquement, l'accent est mis sur trois questions clés : Le contexte émotionnel (scènes visuelles à valence positive ou négative) influence-t-il la perception et la reconnaissance des expressions faciales ? (Expérience 1) ; Quels sont les mécanismes impliqués dans la détection de changements dynamiques et rapides des expressions présentées au sein de scènes naturelles ? (Expérience 2) ; Quelles sont les bases neuronales qui sous-tendent la perception des changements dynamiques et rapides des expressions émotionnelles au moyen d'enregistrements électrophysiologiques intracérébraux (stéréo-électroencéphalographie – SEEG) ? (Expérience 3). Les études réalisées ont permis de mettre en évidence : 1) une intégration rapide des expressions faciales émotionnelles et des scènes visuelles complexes au sein du cortex occipito-temporal ; 2) la capacité du cerveau humain à détecter des changements expressifs dynamiques et rapides des visages, et ce malgré la grande variabilité des images présentées (point de vue, âge, origine ethnique et arrière-plan) ; 3) le rôle et l'implication différentielle de deux régions cérébrales clés dans la perception des changements expressifs des visages : l'amygdale et le gyrus fusiforme. Ces principaux résultats sont discutés au regard de la littérature. La conclusion ouvre sur des perspectives de recherche futures.

Mots clés : Expression faciale ; Contexte ; EEG ; Stimulation visuelle périodique rapide

Abstract

This thesis focuses on the study of the cognitive and neural mechanisms involved in emotional expressions discrimination through fast periodic visual stimulation (FPVS) combined with electroencephalographic recording (EEG). More specifically, three main questions are asked: Is there an influence of an emotional context (complex visual scenes with positive or negative content) on emotional face processing? (Study 1); What are the mechanisms involved in the detection of dynamic and brief emotional expression changes when faces are embedded in natural surroundings? (Study 2); What are the neural basis underlying dynamic and brief emotional changes measured with intracerebral electrophysiological recordings (stereo-electroencephalography - SEEG)? (Study 3). The research findings highlight 1) a fast integration of emotional facial expressions and complex visual scenes over occipito-temporal cortex; 2) the human brain capacity to detect dynamic and brief emotional expression changes despite the high variability of the stimuli (viewpoint, age, ethnic group and surrounding context); 3) the role and differential implication of two key brain regions in the perception of emotional changes: the amygdala and the fusiform gyrus. These main results are discussed in the light of the literature. The conclusion leads to future research perspectives.

Mots clés : Facial expression ; Context ; EEG ; Stimulation visuelle périodique rapide

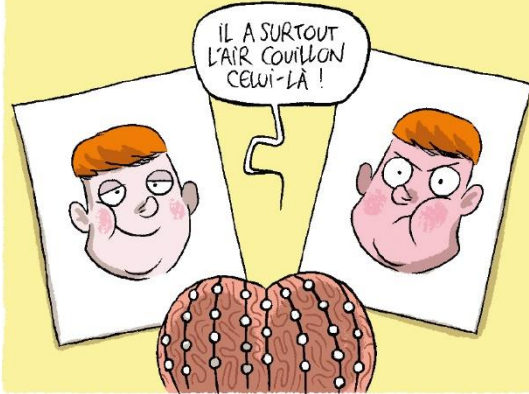
Bande dessinée issue du concours 2018 « Ma thèse en 180 secondes ».

200 millisecondes pour s'émouvoir

Stéphanie Matt



D'anciennes études ont déjà fait défiler des séries de photos montrant plusieurs visages aux expressions différentes...



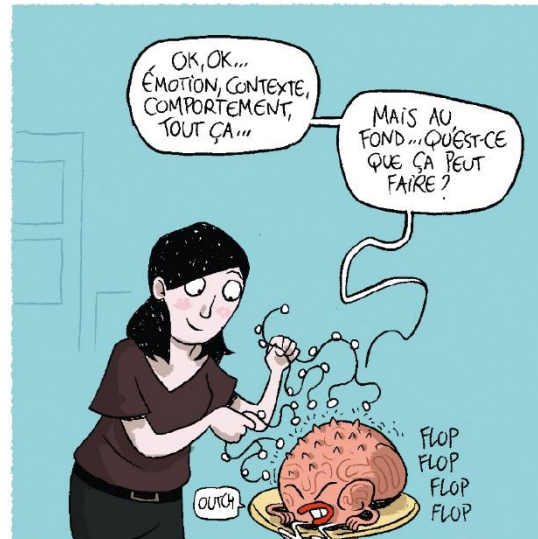
... mais aussi des situations positives ou négatives, ce qui permet de renseigner sur les mécanismes mis en œuvre dans la perception des expressions et des scènes (vitesse et zones de traitement).



De mon côté, je fais défiler frénétiquement* des associations congruentes, comme une émotion positive plaquée sur une scène positive, ou incongruentes, par exemple une émotion négative sur une scène positive.



* Entre 4 et 6 images par seconde



BAH PEUT-ÊTRE QUE ÇA POURRAIT EXPLIQUER CERTAINS TROUBLES DES INTERACTIONS SOCIALES.

POURQUOI CERTAINES PERSONNES ONT UN COMPORTEMENT QUI NE CORRESPOND PAS À CE QUE LES AUTRES ATTENDENT D'ELLES.



Par exemple, on se demande si l'autisme ne serait pas dû à une mauvaise interprétation, par le cerveau, des expressions faciales.



PEB FOX

Table des matières

Introduction générale.....	15
Cadre théorique.....	19
Chapitre 1.....	19
Mécanismes cognitifs de catégorisation et reconnaissance des expressions faciales émotionnelles.....	19
I. Les principaux modèles théoriques des émotions et la place de leurs l'universalité... 19	
1. Les émotions sont-elles des catégories discrètes ?.....	19
2. Les émotions selon la théorie constructiviste.....	22
3. La perception des expressions serait dépendante de la culture.....	24
II. Les caractéristiques de la perception des émotions.....	26
1. Existe-t-il des différences dans la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles ?.....	26
2. La reconnaissance des expressions faciales, un traitement automatique ?.....	28
III. Quel mode de traitement sous-tend la perception des expressions ?.....	30
1. Des traits diagnostics caractéristiques pour chaque expression faciale.....	31
2. Les expressions faciales, un traitement purement holistique ?.....	33
IV. L'aspect dynamique des expressions faciales.....	34
Chapitre 2.....	37
Bases neuronales et décours temporel de la reconnaissance des expressions faciales.....	37
I. Les émotions à travers les modèles cognitifs et neuronaux de la reconnaissance des visages.....	37
1. Des voies de traitement distinctes pour l'identité et les émotions.....	37
2. Une vision plus récente du traitement des expressions faciales.....	38
II. Vitesse de traitement des expressions faciales : études électrophysiologiques.....	40
1. L'apport des études utilisant la technique des potentiels évoqués.....	40
2. La stimulation visuelle périodique rapide, une approche novatrice dans le domaine des expressions faciales émotionnelles.....	43
III. Les régions cérébrales impliquées dans le traitement des expressions faciales.....	45
1. Les structures cérébrales sous tendant le traitement des expressions faciales.....	45
2. L'importance de la connectivité entre les régions cérébrales.....	48
3. Quel est le décours temporel de l'activation des structures cérébrales dans le traitement des expressions faciales émotionnelles ?.....	50
IV. Existe-t-il une latéralisation hémisphérique préférentielle pour le traitement des expressions faciales ?.....	52

V. Substrats cérébraux à l'origine du traitement dynamique des visages.....	53
Chapitre 3	57
Influence du contexte sur la perception des visages	57
I. L'influence du contexte sur la perception des visages au niveau comportemental	58
1. Les stimuli utilisés	58
2. Les tâches utilisées	59
3. Comment se traduit l'influence du contexte sur la perception des expressions faciales d'un point de vue comportemental ?	61
II. A quelle vitesse le contexte influence-t-il le traitement des expressions faciales ?	63
1. Une influence très précoce (P1) ?	63
2. Le stade de l'encodage structural des visages est-il modulé par le contexte ?	64
3. Une influence plus tardive dans les stades post-perceptifs.....	64
III. Quelles sont les régions cérébrales impliquées dans l'intégration du contexte et des émotions ?	65
IV. Quels facteurs peuvent moduler l'influence du contexte ?	67
Problématique.....	71
Contributions expérimentales.....	75
Chapitre 1 :.....	75
Integration of emotional expressions and visual scenes: evidence from concurrent stimulation with electroencephalographic frequency-tagging	75
(Expérience 1)	75
Synthèse de l'article.....	75
I. Introduction	77
II. Methods	80
1. Participants	80
2. Stimuli	80
3. Procedure	81
4. EEG Acquisition.....	83
III. Results.....	87
1. Behavioral data of the change of fixation color task.....	87
2. Stimulation frequencies and harmonics.....	88
3. Intermodulation components	91
IV. Discussion	93
1. Distinct neural correlates for complex visual scenes and emotional expressions....	94

2.	Larger brain activity for negative valence stimuli	95
3.	Integration of emotional scenes and faces at a single glance.....	96
V.	Conclusions.....	98
Chapitre 2		99
Rapid and automatic categorization of facial expression changes in highly variable natural images		99
(Expérience 2)		99
Synthèse de l'article.....		99
I.	Introduction.....	101
II.	Methods	103
1.	Participants	103
2.	Stimuli	103
3.	Procedure	104
4.	EEG Acquisition.....	106
5.	EEG Analysis.....	107
III.	Results.....	111
1.	Behavioral Data of the Change of Fixation Color Task	111
2.	EEG Data: Frequency Analysis	112
3.	Responses to facial expression changes at individual level	116
4.	Brain topographical analysis.....	118
5.	Time-domain analyses	119
IV.	Discussion	121
1.	Robust electrophysiological marker of detection of brief emotional changes from faces	122
2.	Human brain detection of facial expression according to emotion.....	123
3.	Differential spatial distributions depending on emotional expressions	125
4.	Time course of facial expression discrimination	126
V.	Conclusions.....	127
Chapitre 3		129
Human intracerebral recordings in the human amygdala and fusiform gyrus during rapid changes in facial expressions		129
(Expérience 3)		129
Synthèse de l'article.....		129
I.	Introduction.....	131

II. Methods	133
1. Participants	133
2. Intracerebral Electrode Implantation and Recording.....	133
3. Stimuli	133
4. Procedure	134
5. Intracerebral EEG Analysis.....	135
III. Results.....	137
1. Spatial distribution of discrimination responses to facial expression changes in the Amygdala and the lateral Fusiform Gyrus.	139
2. Spatial dissociation of effects of stimulus orientation and facial expression	140
3. Quantification of response amplitudes to facial expression changes for upright orientation in the Amygdala and the lateral Fusiform Gyrus.	143
4. The face inversion effect in amplitude for each expression change.....	144
5. Quantification of response amplitudes at base frequency rate	146
IV. Discussion	146
1. Distinct role of amygdala and fusiform gyrus regarding faces processing and emotional expressions discrimination	147
2. Rapid emotional faces discrimination of the amygdala and the lateral fusiform gyrus. 148	
3. Inversion strongly affects lateral fusiform gyrus responses.....	149
V. Conclusions.....	150
Discussion générale	153
Chapitre 1.....	153
Apports d'une approche dynamique et de l'utilisation d'images naturelles dans le traitement des émotions.....	153
I. Une discrimination et généralisation en un clin d'œil des expressions faciales émotionnelles.....	155
II. Des données allant dans le sens de la théorie constructiviste ?	156
III. Reconsidération des modèles cognitifs et neuronaux des expressions faciales.....	158
IV. Limites des études évaluant les expressions faciales écologiquement.	159
Chapitre 2.....	163
Perspectives de recherches	163
I. Existe-t-il une différence entre le traitement des expressions émotionnelles prototypiques et celui des expressions naturelles en fonction de leur vitesse de présentation ?.....	163

II. Quels sont les processus attentionnels en jeu durant la perception de visages expressifs superposés sur des scènes émotionnelles ?.....	166
III. Existe-t-il un intérêt à évaluer la perception des expressions faciales émotionnelles dans certaines pathologies par le biais d'une méthodologie plus écologique ?	166
IV. Le cerveau est-il capable de discriminer des changements dynamiques et brefs d'expressions sociales complexes, telles que l'amusement, la fierté ?	167
Conclusion	169
Références bibliographiques	171

Introduction générale

L'être humain en tant qu'être social est constamment en relation avec d'autres individus en communiquant à la fois sur la base d'informations verbales et non verbales. Concernant ces dernières et en particulier à travers les visages, nous pouvons extraire une multitude d'informations au sujet d'une personne telles que son identité, son âge, son genre mais également ses intentions et états émotionnels. Parmi les indices permettant de renseigner sur les états émotionnels d'une personne, les expressions faciales sont particulièrement déterminantes. En effet, dans le cadre de nos relations sociales, il est tout autant important de percevoir et d'interpréter correctement les émotions d'autrui que de savoir exprimer nos propres émotions. C'est notamment ce qui nous permet en tant qu'être social de réguler et d'adapter notre comportement ainsi que d'anticiper les réactions d'autrui (Belzung, 2007). Les expressions jouent également un rôle sur l'attractivité d'une personne rencontrée, entraînant alors des comportements d'approche ou d'évitement (Baudouin & Tiberghien, 2004). L'importance d'une reconnaissance efficace des émotions se reflète également par la gravité des conséquences de l'atteinte de cette fonction observée dans certaines pathologies, comme par exemple dans les troubles du spectre autistique (Harms et al., 2010) ou encore dans la schizophrénie (Kohler et al., 2010). En effet, une mauvaise compréhension des indices non verbaux peut entraîner une incapacité à répondre de manière appropriée à son environnement, pouvant par exemple mener à un retrait social des individus. L'incapacité à percevoir et détecter les expressions faciales émotionnelles pourrait être une des causes des difficultés sociales et relationnelles observées dans ces pathologies. L'être humain est donc très doué, pour ne pas dire un expert, pour détecter les émotions faciales d'autrui, lui permettant ainsi d'interagir de façon optimale avec son environnement. Cette capacité à détecter les expressions faciales apparaît très tôt au cours du développement (Rodger et al., 2015 ; Richoz et al., 2018). C'est pourquoi de nombreuses recherches s'intéressent aux mécanismes impliqués dans le traitement des émotions à partir du visage. Toutefois, de nombreux débats persistent dans la littérature à ce sujet.

S'il y a un auteur que l'on ne peut s'empêcher de citer encore à l'heure actuelle dans les recherches, c'est Charles Darwin (1809 -1882) dont l'ouvrage « L'expression des émotions chez l'Homme et les animaux » demeure un cadre de référence dans de nombreuses études.

Selon la perspective évolutionniste, les émotions sont des réponses adaptatives permettant la survie et le bien-être. Dans la lignée de la théorie évolutionniste, Ekman (1992) propose la théorie des émotions de base. De cette théorie ont découlé plusieurs questionnements dont l'universalité des expressions faciales émotionnelles (Jack et al., 2009 ; Gendron et al., 2014 ; Crivelli et al., 2016) ainsi que leur vitesse de traitement. Les études comportementales s'intéressant à cette dernière question mettent préférentiellement en avant un traitement quasi automatique (Tracy & Robbins, 2008). Or, de nombreuses études utilisant la technique électrophysiologique des potentiels évoqués, qui dispose d'une excellente résolution temporelle, apportent des résultats contradictoires (précoces ou tardifs) (Caharel et al., 2005 ; 2007 ; Batty & Taylor, 2003 ; Conty et al., 2012).

Suite aux travaux réalisés, les premiers modèles cognitifs et neuronaux du traitement des visages (Bruce & Young, 1986 ; Haxby, 2000, 2002 ; Duchaine et Yovel, 2015) ont vu le jour. Ces modèles proposent une distinction entre deux voies de traitement, l'une étant dédiée aux aspects invariants telle que l'identité, la seconde au traitement des aspects changeants comme les émotions. En découle un questionnement central dans la compréhension des mécanismes de reconnaissance des émotions, concernant l'identification des bases cérébrales vouées au traitement des émotions. Ces régions se distinguent-elles de celles sélectivement dédiées au traitement des visages et si tel est le cas, ces régions interagissent entre elles ? Est-ce que des régions sont sollicitées différemment en fonction du type d'émotions, de l'intensité, de l'ambiguïté ? Existe-il des structures cérébrales sous-tendant sélectivement le traitement des émotions de base ?

Afin de comprendre les mécanismes spécifiquement impliqués dans la reconnaissance des émotions, les études ont initialement utilisé des visages dénués de tout contexte, parfois même sans indice externe, tels que les cheveux. Ces visages issus de bases de données véhiculent par ailleurs des émotions parfois exagérées. De plus, un mode de présentation statique, et des temps de présentation parfois longs, étaient privilégiés. Ces conditions expérimentales très éloignées des circonstances dans lesquelles nous interagissons dans notre vie quotidienne avec autrui avaient pour but d'étudier les émotions en limitant les variables pouvant apporter des confusions. Toutefois, au fur et à mesure des éléments de compréhension apportés mais également grâce aux avancées technologiques, d'autres aspects ont gagné un intérêt à travers les recherches, comme par exemple l'apport d'une présentation dynamique des stimuli ou encore l'influence du contexte (selon différentes

modalités sensorielles). A l'heure actuelle, les recherches s'intéressent progressivement à évaluer les mécanismes de reconnaissance faciale de façon plus écologique, en tenant compte du contexte et du changement dynamique de l'émotion véhiculée par un visage, mais de nombreuses interrogations demeurent.

Dans ce contexte, l'objet de ce travail de thèse s'inscrit au cœur de cette problématique, et porte sur les mécanismes cognitifs et neuronaux impliqués dans la perception et la reconnaissance des expressions émotionnelles en prenant en considération, dans la mesure des contraintes inhérentes à l'expérimentation, certains aspects des conditions de vie réelle dans lesquelles les émotions faciales sont perçues.

La première partie de cette thèse présentera le cadre théorique au cours duquel seront abordés successivement les mécanismes cognitifs de catégorisation et de reconnaissance des expressions faciales, suivis par les bases neuronales et le décours temporel de la reconnaissance des expressions faciales, pour terminer sur l'influence du contexte sur la perception des visages.

Dans la deuxième partie, notre contribution expérimentale est présentée et comporte trois études rédigées sous forme d'articles en anglais, précédés chacun d'une synthèse en français. Ces études sont menées par le biais de l'approche de stimulation visuelle périodique rapide, combinée à l'EEG de surface chez des participants sains ainsi qu'intracérébral chez des patients souffrant d'épilepsie pharmaco-résistante. Ainsi, dans cette partie, le chapitre 1 porte sur l'étude de l'intégration des expressions faciales et du contexte émotionnel lors de la présentation simultanée des stimuli. Dans le chapitre 2, nous nous intéressons à évaluer la capacité du cerveau humain à discriminer des changements d'expressions faciales dynamiques et brefs présentés au sein de scènes naturelles et ce, à partir d'images très hétérogènes. Enfin, dans le chapitre 3, l'étude des bases neuronales impliquées dans la discrimination dynamique et rapide des expressions faciales est abordée par le biais d'enregistrement électrophysiologiques intracérébraux (stéréo-électroencéphalographie, SEEG).

Pour conclure, dans la dernière partie, une discussion de l'ensemble des résultats recueillis à travers nos trois études est engagée en tenant compte des aspects écologiques ainsi que des implications théoriques et des limites des études réalisées. Nous concluons ensuite par les perspectives sur lesquelles ouvrent ces résultats et les nouvelles pistes de recherches qui peuvent en découler.

Cadre théorique

Chapitre 1

Mécanismes cognitifs de catégorisation et reconnaissance des expressions faciales émotionnelles

A travers ce premier chapitre, nous aborderons dans un premier temps les principales théories concernant les émotions ainsi que le débat actuellement non résolu dans la littérature impliquant l'universalité des expressions faciales. Historiquement, deux grandes théories se sont opposées : la théorie des émotions de base et la théorie bi-dimensionnelle. Plus récemment, une nouvelle vision a vu le jour et concerne le point de vue constructiviste. Nous expliciterons ainsi les implications de ces théories dans la recherche. Dans un second temps, nous nous questionnerons sur les différences de traitement existantes entre les expressions faciales ainsi que sur l'automatisme de leur traitement. En particulier, nous nous intéresserons à la question de savoir si leur perception repose sur un traitement holistique ou sur un traitement analytique, trait par trait ? Enfin, quand bien même la grande majorité des études utilisent des images statiques et prototypiques, elles s'intéressent progressivement à la perception des expressions faciales dynamiques et ce, dans le but d'évaluer leur perception de manière plus écologique. Ce point fera l'objet d'une dernière partie.

I. Les principaux modèles théoriques des émotions et la place de leurs l'universalité.



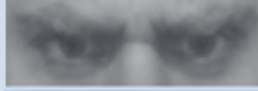
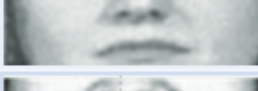

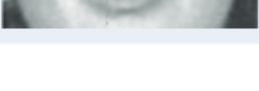
1. Les émotions sont-elles des catégories discrètes ?

Souvent cité comme le père fondateur des recherches sur les émotions, notamment de par son ouvrage « L'expression des émotions chez les hommes et les animaux », [Darwin](#)

(1872) s'est toutefois inspiré des travaux d'autres auteurs. En effet, [Bell \(1806\)](#) qui a décrit en détail la physiologie et l'anatomie des expressions faciales et [Duchenne \(1862\)](#) qui a conduit des recherches sur la physiologie et la classification des muscles faciaux en stimulant ces derniers sur des participants, ont largement inspiré la théorie de Darwin. Selon ce dernier, les émotions sont le fruit de l'évolution, elles sont par conséquent innées et universelles. Ainsi, les émotions servent à organiser des réponses adaptatives à des stimuli qui sont importants à la fois pour la survie et le bien-être de l'organisme. Plusieurs théories ont émergé dans la lignée des travaux de Darwin (La théorie de l'amplification de [Tomkins \(1962 ; 1963 ; 1980\)](#) ; La théorie différentielle des émotions d'[Izard \(1971 ; 1977 ; 1978\)](#) ; La théorie psycho-évolutionniste générale des émotions de [Plutchik \(1970 ; 1980 ; 1984\)](#) ; La théorie des émotions de base d'[Ekman, 1992](#)). Selon cette perspective évolutionniste, il existe des programmes neuro-moteurs innés générant des patterns de réponses expressifs et psychophysiologiques très spécifiques (Description de 13 caractéristiques des émotions de base : [Ekman et Cordaro, 2011](#)). En se basant sur des observations réalisées auprès de différentes cultures ([Ekman, 1982 ; Ekman & Friesen, 1976 ; 1978 ; 1986](#)), [Ekman \(1992\)](#) postule dans sa théorie qu'il existe six émotions de base universellement reconnues : le dégoût, la peur, la joie, la tristesse, la colère et la surprise. Ce postulat est notamment fondé à partir des données recueillies auprès d'une culture pré-littéraire de Nouvelle Guinée, isolée du reste du monde mettant en avant une bonne reconnaissance de l'ensemble de ces expressions faciales ([Ekman & Friesen, 1971](#)). De ce fait, ces expressions de base semblent universelles car malgré le retrait et le peu de contact avec d'autres cultures, les habitants sont en mesure de les catégoriser. Ainsi, Ekman décrit une catégorisation discrète des émotions, pour laquelle à un stimulus facial correspond une étiquette verbale. En 1978, [Ekman & Friesen](#) ont également proposé un système de codage des actions faciales (« Facial Action Coding System » ; FACS), décrivant 46 Unités d'Actions (UA ou Action Units (AU) en anglais) associées chacune à des mouvements spécifiques d'une partie du visage en lien avec les muscles impliqués (voir figure 1). Une émotion de base correspond à une combinaison particulière de plusieurs UA. Par le biais de ce système de codage, une étude ([Matsumoto & Willingham, 2009](#)) n'a pas révélé de différence dans l'expressivité des émotions faciales entre des participants aveugles de naissance, des participants ayant perdu la vue au cours de leur vie et des participants ayant une vision normale, apportant ainsi de nouvelles preuves concernant l'universalité des expressions faciales.

Néanmoins, bien que servant durant ces dernières décennies de cadre théorique de référence dans une grande majorité des études, les travaux d'Ekman ont fait l'objet de plusieurs critiques. D'une part, d'un point de vue méthodologique, les photos utilisées sont des visages avec des expressions exagérées, ce qui pourrait avoir influencé les résultats. D'autre part, des réponses variables sont observées qu'il s'agisse d'une tâche d'évocation libre ou d'une tâche à choix forcé (Russel, 1994). Enfin, une autre critique qui émerge et fait l'objet de nombreuses recherches, concerne l'universalité des six expressions de base (voir partie I.3). Ainsi, Russell (1980) propose une approche bi-dimensionnelle des expressions faciales. Il s'agit d'un modèle circulaire selon lequel chaque émotion est classée sur un cercle selon deux dimensions. La première dimension correspond à la valence, les émotions sont classées sur un continuum allant des émotions déplaisantes aux émotions plaisantes. La seconde dimension renvoie à l'éveil, les émotions sont classées sur un continuum allant de la désactivation à l'activation (Posner et al., 2009 ; Russel et al., 2003 ; Russel & Barrett., 1999). La combinaison de ces deux dimensions serait à l'origine des émotions ressenties par une personne lors d'un épisode affectif. Par exemple, la joie et le dégoût s'opposent sur la dimension de la valence (la première étant positive, la seconde étant négative) mais ces deux émotions se situent au même niveau sur la dimension de l'éveil, avec une activation modérée (voir figure 1). Cette théorie permet de catégoriser un nombre infini d'émotions contrairement à la théorie des émotions de base. Contrairement à Ekman, Russel (1980, 2003) suggère que les émotions sont dépendantes de la culture, mais que les dimensions (valence et éveil) seraient moins sensibles à l'effet culturel. En effet, il a observé auprès de différentes cultures (Japonnais, Gujarati, Croate, Chinois) la même structure de classement de mots émotionnels selon les dimensions de valence et de d'éveil (Russel, 1983). Ce résultat est répliqué auprès de Grecs, Estoniens et Polonais avec des photographies de visages expressifs (Russell et al., 1989). D'autres modèles dimensionnels, incluant d'autres dimensions, ont par ailleurs été développés (par exemple Osgood, 1962 ; Mehrabian, 1996, Fontaine et al., 2007). Ce modèle bi-dimensionnel met en avant une évaluation de la part des sujets, ce qui nous amène à considérer une nouvelle théorie dans le champ des émotions.

A.

UA	Description	Muscles faciaux (Type d'activation)	
1	Remontée de la partie interne des sourcils	Frontalis (pars medialis)	
2	Remontée de la partie externe des sourcils	Frontalis (pars lateralis)	
4	Abaissement des sourcils	Corrugator supercilii, depressor supercilii	
11	Ouverture du nasolabial	Zygomaticus minor	
12	Etirement du coin des lèvres	Zygomaticus major	
13	Etirement et rentrée des lèvres	Levator anguli oris	

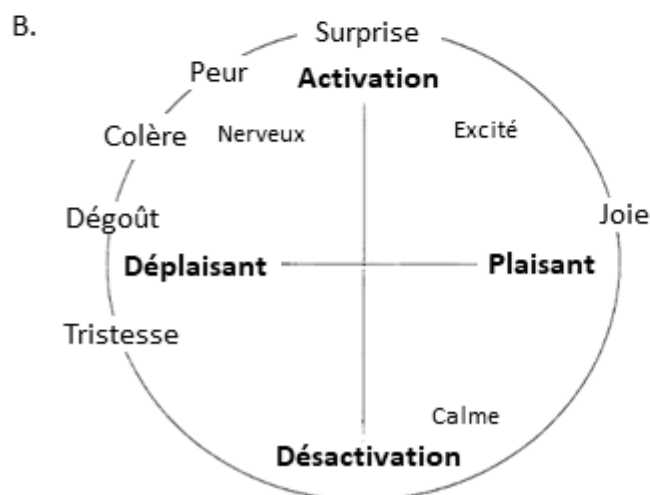


Figure 1 : Illustration des modèles théoriques des émotions. **A.** Système de codage des actions faciales (« Facial Action Coding System » ; FACS). Exemple des unités d'actions (UA) 1, 2, 4, 11, 12 et 13 associées à leurs descriptions ainsi qu'aux muscles faciaux activés (Ekman & Friesen, 1978). **B.** Modèle bi-dimensionnel de Russell (1994) selon lequel les émotions sont classées selon deux dimensions : la valence (abscisse) et l'éveil (ordonnée). La partie interne du cercle représente le « core affect » qui réfère aux sentiments affectifs les plus élémentaires accessibles consciemment (par exemple excité ou calme). La partie externe du cercle représente le placement des émotions prototypiques.

Figures adaptées de Barrett et al., 2019 et Russell & Barrett, 1999

2. Les émotions selon la théorie constructiviste

Plus récemment, une nouvelle théorie émerge dans la littérature et concerne le point de vue constructiviste des émotions (Barrett et al., 2011 ; Barrett, 2013 ; 2017 ; Barrett &

Russell, 2015 ; Gendron et al., 2012 ; Siegel et al., 2018 ; Lindquist, 2013). Ce point de vue inclut des idées de plusieurs autres théories telles que par exemple les théories de la construction sociale (Averill, 1980 ; Boiger and Mesquita, 2012), les théories cognitivistes (Cunningham et al., 2013) ou encore les théories de l'évaluation (Ortony et al., 1988 ; Ortony & Clore, 2015).

Selon ce courant de pensée, les émotions sont considérées comme des catégories cognitives conceptuelles qui regroupent plusieurs instances (par exemple la peur est une catégorie regroupant la peur du vide, des araignées, du sang etc.). Ces instances sont créées car l'esprit humain donne du sens à des événements physiques, et c'est par ce sens donné que les changements physiques acquièrent la possibilité de réaliser des fonctions qu'elles n'ont pas seules (par exemple créer du sens social, entraîner des actions) (Barrett, 2012). Lors de la perception de ces instances l'utilisation des connaissances est cruciale. Illustrons cette théorie avec la figure 2. Le même visage, posant exactement la même expression faciale, donne lieu à des expressions émotionnelles pourtant différentes en fonction du mot « surprise », « peur » ou « colère » avec lequel il est apparié. Dans ces différents contextes, le visage apparaît comme changeant perceptivement de façon très subtile. C'est grâce aux connaissances conceptuelles (« embodied conceptual knowledge ») (stockées dans le cerveau) qui se combinent avec l'information visuelle de l'image du visage que se crée la perception d'une expression émotionnelle. En effet, la catégorisation des expressions faciales est plus difficile lorsqu'il n'y a pas d'informations conceptuelles (voir Barrett et al., 2007 pour une revue sur le langage comme contexte).

Par conséquent, la théorie constructiviste souligne l'importance des connaissances conceptuelles dans la catégorisation discrète telle que proposée par Ekman (1992) des expressions faciales. Cela se vérifie à travers l'étude de patients atteints de démence sémantique (Lindquist et al., 2014). La démence sémantique (décrite par Snowden et al., 1989) est une maladie neurodégénérative caractérisée par la perte du sens des mots, donc des connaissances associées aux mots. Chez ces patients, la catégorisation n'est pas réalisée en tant qu'entité discrète (c'est-à-dire dégoût, peur, joie, tristesse, colère, surprise, tristesse) mais plutôt selon la valence, c'est-à-dire en tant qu'émotions positives ou négatives. De ce fait, la perte des connaissances associées aux mots entraîne des difficultés à catégoriser selon la théorie des émotions de base mais les patients conservent la capacité à catégoriser selon la dimension de la valence. Une autre observation soulignant l'importance du langage est faite

chez des patients alexithymiques présentant des difficultés à labelliser les émotions (décrit par [Sifneos en 1973](#)). Les difficultés de perception des expressions faciales sont réduites lors de la présentation des labels émotionnels (dégoût, peur, joie etc.) chez ces patients ([Nook et al., 2015](#)). Selon ces auteurs, les troubles identifiés chez les personnes alexithymiques pourraient être dus à l'impossibilité d'associer des concepts émotionnels spontanément.

Ainsi, selon [Barrett \(2017\)](#) « Les émotions sont des constructions du monde, pas des réactions à ce dernier ».

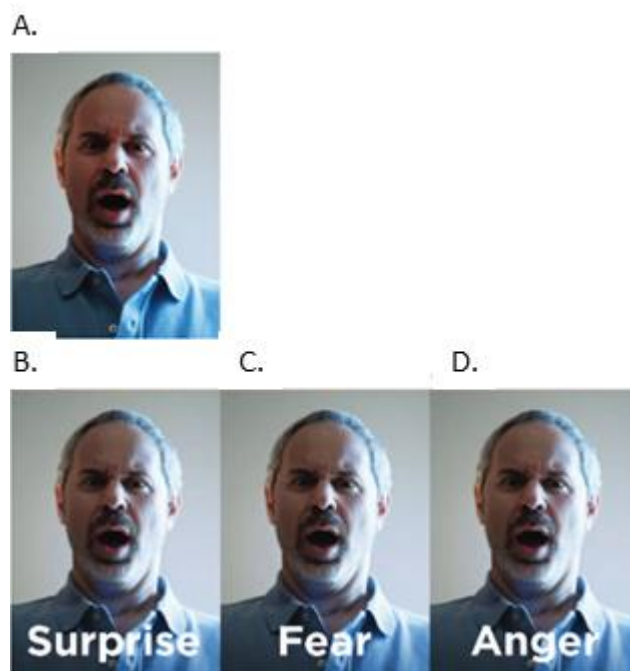


Figure 2 : Illustration de l'impact du contexte sur la perception d'un visage présentant les mêmes actions faciales (A). Selon le contexte associé, les mots B. « Surprise », C. « Fear » et D. « Anger », l'expression A. donne lieu à des interprétations différentes. Selon la théorie constructiviste, ce changement perceptif est expliqué par la combinaison des informations conceptuelles (contenues dans le cerveau) avec l'information visuelle de l'image du visage qui permet la création de la perception d'une expression faciale.
Figure adaptée de Barrett et al., 2012 (Emotion are real)

3. La perception des expressions serait dépendante de la culture.

Telle que mentionnée précédemment, l'universalité des expressions est remise en cause. En effet, il existerait un phénomène culturel ([Elfenbein & Ambady, 2002](#)), les individus répondant plus précisément à une tâche de catégorisation lorsque les visages présentés appartiennent à leur propre culture ([Elfenbein et al., 2007](#)). De plus, les participants sont plus confiants dans leurs jugements lorsqu'ils évaluent les photographies de personnes de la même culture ([Beaupré & Hess., 2006](#)). Ekman et al. ([Ekman, 1982](#) ; [Ekman & Friesen, 1975](#) ; [1978](#) ;

1986) ont postulé l'hypothèse de l'universalité des expressions faciales à partir de l'unique critère qui concernait un seuil de bonnes réponses supérieur à 50%. Cependant, une analyse plus fine des données permet de mettre en évidence des différences dans la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles (Ekman & Friesen, 1986 ; Izard, 1971). Lors d'une tâche de catégorisation des expressions faciales présentées à des participants issus de cultures différentes, il a par exemple été démontré (Jack et al., 2009) que les participants de culture occidentale (nord-américains de type « caucasiens ») reconnaissent avec la même précision les expressions de visages appartenant à leur propre culture ainsi que celles de culture différente (asiatique), tandis que les participants de culture asiatique reconnaissent moins bien la peur et le dégoût des deux cultures. De plus, des études menées récemment auprès de personnes vivant isolées et ayant très peu de contact avec d'autres cultures, tels que les habitants des îles Trobriand (rattachées à l'état de Papouasie-Nouvelle-Guinée) (Crivelli et al., 2016) ou encore les Himbas (peuple autochtone au nord de la Namibie) (Gendron et al., 2014), mettent également en évidence des différences culturelles. Lors d'une tâche d'évocation libre, les Himbas utilisent plutôt des descriptions d'action pour catégoriser les expressions faciales tandis que les occidentaux (nord-américains de type « caucasien ») utilisent les étiquettes verbales des expressions faciales de base (Gendron et al., 2014). Ces auteurs ont observé deux groupements bien distincts au sein des deux cultures : la joie et la peur pour lesquelles les classements sont homogènes (c'est-à-dire contenant uniquement des photographies exprimant la joie et la peur respectivement). Ce résultat remet en cause le nombre d'expressions universelles qui fut également soulevé par Jack et al. (2014). Par ailleurs, les Trobriandais tendent à sélectionner l'expression faciale de peur comme prédisant une agression lorsqu'ils doivent catégoriser selon les motivations sociales et l'associent également à la colère lors d'une catégorisation selon les émotions de base. A l'inverse, les Espagnols ne commettent pas cette confusion, et sélectionnent l'expression de colère comme prédisant une agression (Crivelli et al., 2016). De plus, au-delà de la catégorisation des expressions faciales, la culture influe également sur l'évaluation de l'intensité, le pattern des mouvements oculaires ainsi que sur les activations cérébrales. En effet, lorsqu'il est demandé à des Allemands et des Grecs d'évaluer des photographies d'une autre culture que la leur, ces derniers évaluent plus intensément la tristesse et le dégoût, tandis que les allemands évaluent plus intensément la colère (Hess et al., 2016). Les occidentaux (nord-américains de type « caucasien ») jugent également plus intensément la joie que les Japonais (Masuda et al.,

2008). Ces différences culturelles sont également exacerbées en fonction de la similarité morphologique des expressions faciales. Les personnes de culture asiatique tendent à évaluer plus intensément des émotions non attendues que des personnes de culture occidentale, et ce d'autant plus que les émotions sont similaires morphologiquement (par exemple du dégoût perçu comme de la colère) (Fang et al., 2018). Qui plus est, l'étude des mouvements oculaires a révélé l'utilisation de traits faciaux distincts pour reconnaître les expressions en fonction de la culture (Jack et al., 2009). Les sujets de culture occidentale orientent leurs regards à la fois sur les régions des yeux et de la bouche, tandis que les sujets de culture asiatique se focalisent plus particulièrement sur la région des yeux. Enfin, des différences au niveau des activations cérébrales sont retrouvées en neuroimagerie, l'amygdale par exemple est plus activée lors d'un jugement sur des photographies des membres de la même culture (Chiao et al., 2008 ; Harada et al., 2020).

Pour conclure, il semblerait au regard des éléments exposés précédemment que la perception des émotions de base issues de la théorie d'Ekman (1992) soit dépendante de la culture. Si cette théorie fut critiquée, elle a cependant servi de cadre pour les études s'intéressant aux mécanismes de reconnaissance des expressions faciales émotionnelles.

II. Les caractéristiques de la perception des émotions.

1. Existe-t-il des différences dans la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles ?

Afin d'étudier les mécanismes de reconnaissance des expressions faciales, des équipes de recherche ont créé des bases de données standardisées en libre accès avec des visages véhiculant les différentes émotions de base (parmi les images les plus utilisées avec des photographies de personnes de type « caucasien » : « Pictures of Facial Affect », Ekman & Friesen, 1976; "Karolinska Directed Emotional Faces Database", Lundqvist et al., 2008; "NimSTIM", Tottenham et al., 2009; "Radboud Faces Database", Langner et al., 2010; « Japanese and Caucasian Facial Expressions of Emotions », Biehl et al., 1997). Il s'agit de photographies d'acteurs mimant les expressions faciales de façon prototypique et parfois exagérée. Dans chacune de ces bases sont retrouvées les expressions faciales de base (dégoût, peur, joie, tristesse, colère, surprise et une expression neutre), ainsi que le mépris dans la Radboud Faces Database et le calme dans la base Nimstim. L'évaluation et la standardisation

de ces bases de données nous apportent des informations intéressantes concernant la précision et le temps de réponse pour chaque émotion ainsi que la confusion qu'il peut y avoir entre les différentes émotions. Bien que toutes les émotions soient reconnues au-delà du niveau de la chance (avec une précision de réponse supérieure à 50%, par exemple entre 80% et 98% dans la Radboud Faces database ; de 51% à 99% pour la base NimStim ou encore 79,3% à 97,6% dans le KDEF), il existe des différences dans la catégorisation des émotions ainsi que dans la vitesse de traitement de ces dernières.

Les études de validation ont mis en avant que la joie (98% dans la Radboud faces database ; 97,6% pour la KDEF) ainsi que l'expression neutre (97,6% dans la KDEF) sont reconnues plus précisément que les autres émotions mais également plus rapidement (catégorisation par choix forcé en 1053 ms pour l'expression neutre et 1091 ms pour la joie dans la base KDEF ; [Calvo & Lundqvist, 2008](#)). Cet avantage de l'expression faciale de joie au niveau comportemental (c'est-à-dire que la joie est reconnue plus rapidement et précisément que les autres expressions) a été répliqué dans d'autres études visant à évaluer le traitement des expressions faciales ([Calder et al., 2000](#) ; [Palermo & Coltheart, 2004](#) ; [Leppänen & Hietanen, 2004](#) ; [Smith & Schyns, 2009](#) ; [Beaudry et al., 2014](#) ; [Chóliz & Fernández-Abascal, 2012](#)). Au contraire, l'ensemble des études s'accorde sur le fait que la peur est une expression plus difficile à reconnaître (51% dans la base NimStim ; 79,3% dans la base KDEF) et pour laquelle la discrimination est plus lente que pour les autres expressions de base (1715 ms ; [Calvo & Lundqvist 2008](#)). De plus, des erreurs de confusion sont fréquemment rencontrées, notamment entre la surprise et la peur, le dégoût et la colère ou encore entre la tristesse avec le dégoût ou la peur. La confusion entre la peur et la surprise a été expliquée par la proximité physique des deux expressions ([Gosselin & Simard, 1999](#)). Récemment, une étude a mis en avant que cette confusion pourrait être due à un manque d'attention au niveau de la région des yeux ([Chamberland et al., 2017](#)). Enfin, [Tottenham et al. \(2009\)](#), proposant à travers leur étude des visages avec la bouche ouverte ou fermée, ont mis en évidence de meilleures performances pour la colère, la peur et la joie lorsque que la bouche est ouverte, alors que le pattern inverse est retrouvé pour la tristesse. L'expression de dégoût est quant à elle reconnue avec la même précision bouche ouverte ou fermée. De ce fait, il est possible que les traits caractéristiques des expressions puissent influencer leurs reconnaissances (ce point sera abordé dans la partie III de ce chapitre).

Par ailleurs, plusieurs hypothèses sont avancées par [Biehl et al., 1997](#) concernant la plus grande facilité de traitement de la joie (et la surprise) et la plus grande difficulté pour la peur. Une première hypothèse concerne la fréquence d'apparition lors de la vie quotidienne, la joie étant rencontrée plus fréquemment que la peur par exemple. Il se peut également que la joie et la surprise soient des expressions pour lesquelles les composants faciaux sollicités sont moins complexes que la peur pour laquelle davantage de muscles faciaux sont impliqués. Une dernière hypothèse concerne le sens sémantique ou affectif attribué aux catégories émotionnelles, par exemple un peu de surprise pouvant être un élément de la peur.

Ainsi, les expressions faciales semblent être reconnues rapidement avec toutefois des différences, la joie étant reconnue avec plus de facilité que l'expression de peur. Une question que nous allons aborder dans la partie suivante concerne l'automatisme du traitement des expressions faciales.

2. La reconnaissance des expressions faciales, un traitement automatique ?

Tout d'abord, il semble important de définir l'automatisme d'un traitement. Ainsi, [Bargh \(1994\)](#) définit les qualités d'un traitement automatique comme « non intentionnels, apparaissant en dehors de la conscience, incontrôlables, et efficaces dans l'utilisation des ressources attentionnelles ».

Certains auteurs ont étudié l'automatisme du traitement en faisant varier les ressources attentionnelles disponibles afin de réaliser la tâche. Pour ce faire, les auteurs ont comparé les performances dans plusieurs conditions, notamment des conditions sans charge cognitive et des conditions avec des charges cognitives faibles ou élevées. De cette façon, [Tracy et Robbins \(2008\)](#) ont conclu à l'automatisme du traitement des expressions faciales car l'ensemble des expressions faciales sont reconnues au-delà du niveau de la chance (50 %) lorsque les participants ont pour consigne de répondre le plus rapidement possible et ce, même lorsque les ressources cognitives sont restreintes (une tâche parallèle de mémorisation d'un nombre à sept chiffres). Toutefois, les participants présentent des différences dans la précision de réponse entre les conditions (non testées statistiquement par les auteurs). Concernant la rapidité de réponse, la peur bien qu'étant l'émotion la plus difficile à reconnaître est catégorisée en moins de 700 ms lorsque les participants doivent répondre le plus rapidement possible et en moins de 800 ms lorsqu'une charge cognitive est associée.

Cette étude fut cependant critiquée car les temps de présentation des images et ainsi que les délais attribués pour répondre diffèrent entre les conditions, ce qui ne permet pas de comparer les performances. Une seconde critique concerne la tâche utilisée. L'effet de la charge cognitive est d'autant plus important que le nombre de choix de réponses augmente (Philips et al., 2008). Ainsi, une tâche de décision à une question telle que par exemple « Est-ce de la colère ? », les participants devant répondre par oui/non (Tracy & Robbins, 2008), n'a pas autant d'effet que de choisir parmi plusieurs réponses présentées. Plus récemment, Ahmed et al. (2018) ont observé que toutes les expressions faciales sont moins bien reconnues en condition de charge cognitive élevée (lors d'une tâche concurrente en mémoire de travail) mais que le temps de réaction ne diffère pas en fonction de la charge cognitive. Ces résultats ont été interprétés par les auteurs par une dispersion attentionnelle. Ainsi, malgré l'impact de la charge cognitive, ces deux études mettent en avant la rapidité du traitement efficient des expressions faciales.

En outre, plusieurs études ont démontré l'existence d'un traitement non conscient des visages émotionnels (Huang et al., 2018 ; Murphy & Zajonc, 1993 ; Xiao et al., 2016 ; Lee et al., 2011). De fait, selon l'hypothèse de la primauté affective, les informations affectives seraient accessibles automatiquement et avant une cognition consciente (« affective primacy hypothesis » Zajonc, 1989). Par exemple, une présentation subliminale de visages expressifs influence le jugement de préférence (Murphy & Zajonc, 1993). Afin de s'assurer que la présentation même brève de l'amorce n'est pas consciemment perçue, un masque peut être présenté directement après le visage puis la cible (par exemple un corps) (Xiao et al., 2016). C'est de cette façon que les auteurs (Xiao et al., 2016) ont mis en avant une influence du visage expressif sur le jugement de valence du corps, donc un traitement non-conscient de l'expression faciale. Or, cette influence n'est pas retrouvée dans l'ensemble des études (Lohse & Overgaard ; Andrews et al., 2011). Bien que les paradigmes d'amorçage affectif permettent d'étudier le traitement non conscient de l'expression faciale, ils ont également pour intérêt d'évaluer l'influence du contexte sur la perception des expressions faciales. Les résultats de ces études sont inclus dans le chapitre 3.

Toutefois, même si les résultats précédents tendent à appuyer l'existence d'un traitement automatique des expressions faciales, ces études se sont intéressées au traitement d'expressions faciales prototypiques dont les traits sont exagérés. L'intensité des expressions faciales émotionnelles semble influencer le traitement de ces dernières. En effet, le taux de

reconnaissance des expressions faciales émotionnelles augmente avec l'intensité (e.g. [Hess et al., 1997](#) ; [Hoffmann et al., 2010](#) ; [Guo, 2012](#)). Cette facilitation est retrouvée pour l'expression de dégoût, de colère et de tristesse ([Hess et al., 1997](#)), tandis que la joie est très bien reconnue dès lors que l'intensité est faible ([Hess et al., 1997](#)). Enfin, les émotions ne sont pas correctement classées selon leur valence (négative ou positive) lorsqu'elles sont très ambiguës (notion de « peak emotion » qui sera détaillée dans le chapitre 3) ([Aviezer et al., 2012a](#) ; [Xiao et al., 2016](#)).

Pour conclure, les études exposées précédemment semblent souligner un traitement automatique des expressions faciales notamment lorsqu'elles ne sont pas ambiguës. Cependant, nous pouvons nous demander quels sont les mécanismes cognitifs sous-jacents nous permettant de reconnaître les émotions à partir d'un visage ?

III. Quel mode de traitement sous-tend la perception des expressions ?

La question du mode de traitement fut initialement posée concernant plus généralement les visages ([Galton, 1879](#) ; [Young et al., 1987](#)).

Le traitement analytique fait référence à un traitement pour lequel les traits sont traités isolément. Par exemple ce traitement peut être évalué en présentant des parties de visage isolées ou encore des visages avec des traits manquants ([Sadr et al., 2003](#)).

Selon [Rossion \(2013\)](#), « la perception d'une partie du visage est fortement influencée par le visage entier ». Le terme holistique provient initialement de la théorie de la Gestalt selon laquelle le « tout » est différent de la somme des parties ([Wagemans et al., 2012](#)).

Plusieurs tâches expérimentales ont été développées pour rendre compte du traitement holistique des visages. L'inversion des visages est le paradigme le plus couramment employé dans la littérature pour rendre compte du traitement holistique des visages. L'inversion perturberait le traitement holistique tout en maintenant efficient le traitement analytique des visages ([Yin, 1969](#) ; [Tanaka & Farah, 1993](#)). L'effet d'inversion concerne particulièrement les visages, les autres catégories d'objet en sont préservées. Cet effet se traduit par une réduction drastique des performances des participants lorsque les visages sont présentés à l'envers. ([Yin, 1969](#)). La baisse de performance est expliquée par le passage du traitement holistique au traitement analytique.

Parmi ces tâches, la combinaison des parties hautes et basses du visage provenant de la même identité ou d'identités différentes a particulièrement été utilisée également, induisant l'effet composite du visage (Young et al., 1987). Les composites sont présentés soit de façon alignée soit décalée, entraînant une précision de réponse beaucoup plus faible lorsque les parties hautes et basses d'identités différentes sont alignées. De fait, dans cette dernière condition, un nouveau visage est intégré comme un tout. Un autre exemple de tâche utilisée est la reconnaissance de parties de visage précédemment apprises, soit présentées de façon isolée soit au sein du visage lors de la phase test. La reconnaissance de partie de visage est meilleure lorsque les parties sont présentées au sein du visage plutôt qu'en tant qu'éléments isolés (Tanaka & Farah, 1993).

1. Des traits diagnostics caractéristiques pour chaque expression faciale.

En considérant le système de codage des expressions faciales émotionnelles développé par Ekman & Friesen (1978) (abordé dans la première partie de ce chapitre), chaque expression faciale est donc caractérisée par une combinaison d'unité d'action spécifique. Ainsi, au cours de ces dernières années, de nombreuses recherches se sont intéressées à caractériser les régions diagnostics du visage pour reconnaître les expressions faciales émotionnelles. L'idée sous-jacente est que certains traits faciaux vont être plus particulièrement importants pour la bonne reconnaissance de chacune des émotions. Pour ce faire, différentes techniques ont été développées. Par exemple, en présentant les éléments du visage de façon isolée, les participants parviennent à détecter l'expression de colère à partir de la région des yeux, ce qui n'est pas le cas à partir de la région de la bouche (Fox & Damjanovic, 2006). Beaudry et al. (2014), en utilisant des masques sur les régions diagnostics, ont quant à eux montré que la région des yeux est importante pour la tristesse, tandis que la région de la bouche est importante pour la joie et le dégoût. La saillance de la région de la bouche pour la joie est également mise en évidence en comparaison des expressions de tristesse et de colère (Calvo & Fernández-Martín, 2013). Gosselin et Schyns en 2001 ont proposé un paradigme original, la méthode des bulles (« Bubbles »), permettant d'ajuster les informations visibles afin de maintenir un certain seuil de reconnaissance correcte (75%). Ainsi, contrairement aux études utilisant le masquage d'une partie du visage continuellement (Beaudry et al., 2014), la technique des bulles permet d'identifier les régions diagnostics sans a priori (Smith & Schyns,

2009 ; Schyns et al., 2002 ; Smith et al., 2005 ; Schyns et al., 2007). Par le biais de ce paradigme, les auteurs ont montré que la bouche semble diagnostic de la joie, de la surprise et du dégoût (avec la région du nez), tandis que pour la tristesse, la peur et la colère, il s’agirait plutôt de la région des yeux (voir figure 3). Ces résultats ont par la suite été répliqués à partir d’une technique semblable qui consiste cette fois-ci à appliquer des masques sur les unités d’action qui disparaissent progressivement, la tâche des participants étant de déterminer à quel moment ils reconnaissent l’expression faciale (Wegrzyn et al., 2017). Enfin, plus récemment, l’étude des mouvements oculaires a permis de déterminer les régions préférentiellement fixées par les participants sur les stimuli (Beaudry et al., 2014 ; Jack et al., 2009 ; Schurgin et al., 2014 ; Guo, 2012 ; Eisenbart & Alpers, 2011 ; Bombari et al., 2013). Plusieurs paramètres peuvent être pris en compte : la durée et le nombre de fixations par région ou encore le lieu de la première saccade. Les analyses du pattern des mouvements oculaires ont également montré que la région des yeux ainsi que de la bouche sont importantes dans le traitement des expressions faciales émotionnelles (Eisenbart & Alper, 2011 ; Jack et al., 2009). Par exemple, Schurgin et al. (2014) apportent de nouvelles preuves de l’importance de la bouche pour la joie et le dégoût, ainsi que des yeux pour la colère, la peur et la tristesse (voir figure 3). Dans une autre étude, la région du nez semble être importante pour le dégoût et la tristesse (Guo, 2012). Selon certains auteurs (Guo, 2012), l’intensité des expressions faciales ne modulent pas le pattern des mouvements oculaires.

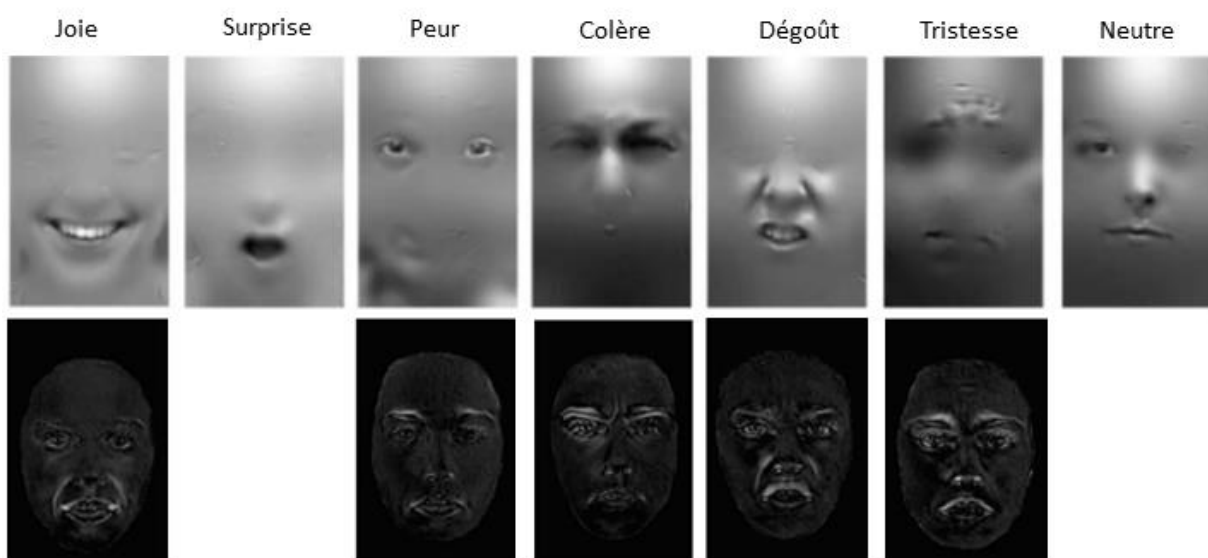


Figure 3 : Illustration des traits diagnostics caractéristiques pour chaque expression faciale selon la méthode des bulles développées par Gosselin & Schyns, 2001 (partie haute, Smith & Schyns, 2005) et l’étude des mouvements

oculaires (partie basse, Schurgin et al., 2014). Selon la méthode des bulles, les parties floutées ne sont pas diagnostics tandis que les régions nettes représentent les traits diagnostics caractéristiques. Enfin, la partie basse représente les soustractions entre les images neutres et émotionnelles, les régions blanches étant les régions présentant le maximum d'informations diagnostics afin de juger la présence d'une émotion sur le visage.

Pour conclure, bien qu'il existe des différences entre les études, la saillance de la bouche pour la joie ainsi que la valeur diagnostique de la région des yeux pour l'expression de peur, de colère et de tristesse semblent être des résultats consistants à travers les différentes recherches. Cependant, ce premier résultat, bien que reflétant la majorité des études, est remis en cause. La région de la bouche pourrait être, selon certains auteurs, la région la plus diagnostic pour l'ensemble des expressions (Duncan et al., 2017 ; Blais et al., 2012).

2. Les expressions faciales, un traitement purement holistique ?

Bien qu'il existe des traits diagnostics qui semblent critiques pour une reconnaissance efficiente des expressions faciales, plusieurs études soulignent par ailleurs l'importance du traitement holistique pour extraire l'information émotionnelle véhiculée par un visage (Derntl et al., 2009, McKelvie, 1995, Prkachin, 2003 ; Guo, 2012 ; Beaudry et al., 2014). De fait, il a été montré que l'inversion entraîne une réduction considérable de la précision de réponse ainsi que du temps de réaction pour l'ensemble des émotions (Derntl et al., 2009 ; McKelvie, 1995 ; Prkachin, 2003, Calvo et al., 2010). Or, selon Calvo et al., 2010, certaines émotions (en particulier, la peur, la colère, la tristesse et l'expression neutre) sont plus sensibles à l'effet d'inversion que la joie, le dégoût et la surprise. Plusieurs autres études se sont également intéressées à l'effet des visages composites en fonction du type d'expression (Calder and Jansen, 2005, Calder et al., 2000, Tanaka et al., 2012, Prazak and Burgund, 2014 ; Calvo & Nummenmaa, 2008, Palermo et al., 2011 ; Calvo & Fernández-Martín, 2013 ; Meaux & Vuillemier, 2016). Globalement, il en ressort que la colère et la joie (les seuls visages expressifs utilisés dans cette étude), sollicitent préférentiellement un traitement holistique car les performances sont réduites lorsque les parties hautes et basses du visage alignées sont différentes comparativement à la présentation des deux parties de la même expression alignées (Meaux & Vuillemier, 2016 ; Tanaka et al., 2012). Guo (2012) soulève également par le biais de l'analyse des mouvements oculaires, que malgré des différences quantitatives (une proportion plus importantes des fixations et du temps de regard sur la bouche pour la joie, sur la région des yeux pour la tristesse et la surprise ou encore sur la région du nez pour la

tristesse et le dégoût), d'un point de vue qualitatif, les mêmes régions sont fixées pour toutes les émotions, allant dans le sens d'un traitement holistique des visages. Enfin, dans une revue sur l'effet composite, [Rossion \(2013\)](#) éclaire sur plusieurs idées fausses émises à l'égard de ce mode de traitement. Selon lui, quand même le traitement holistique sous-tend un traitement simultané des différentes parties du visage, ces dernières n'ont pas nécessairement le même poids dans la perception des visages.

D'après les résultats des études évoquées précédemment, on peut donc émettre l'hypothèse que l'ensemble des expressions sont traitées holistiquement. Cependant, pour certaines expressions (la surprise, la joie ainsi que dans une certaine mesure le dégoût), la saillance de la bouche peut permettre de faciliter leur traitement contrairement aux autres émotions. Toutefois, l'ensemble de ces études utilisent des stimuli statiques, avec des temps de présentation parfois longs qui sont assez éloignés de ce que nous observons lors de nos interactions sociales.

IV. L'aspect dynamique des expressions faciales

Plus récemment, l'aspect du changement dynamique des expressions faciales a été étudié dans la littérature. En effet, au cours des interactions sociales de notre vie quotidienne, les émotions sont transmises par les visages de façon temporaire et subtile. Dans le but d'étudier cette dynamique, des stimuli sont par exemple réalisés en créant des morphs changeant linéairement d'un visage neutre à un visage expressif. D'autres auteurs ont créé des stimuli dynamiques en filmant des acteurs. En effet, [Simon et al. \(2008\)](#) ont demandé à des acteurs de mimer de façon prototypique les expressions faciales de base ainsi que la douleur et ceci en 1000 ms. Ainsi, les acteurs commencent la séquence en arborant une expression neutre puis expriment graduellement une émotion jusqu'à atteindre l'intensité maximale. Une contrainte de temps est imposée aux acteurs, l'intensité maximale devant être atteinte au plus tard 1000 ms après le début de la séquence. Ces séquences ont ensuite été analysées avec le système de codage des expressions faciales d'[Ekman & Friesen \(1978\)](#). Avec ce set de vidéos, les auteurs ont observé le même pattern de réponses que pour les expressions statiques (abordés dans la partie II.1). En effet, la joie est évaluée plus intensément que la peur, et les expressions de dégoût et de peur présentent plus de confusions contrairement à la joie, la colère et une expression neutre.

Afin d'étudier l'intérêt d'utiliser des stimuli dynamiques, la comparaison de la catégorisation de ces stimuli à celle des images statiques permet d'éclairer ce point. Ainsi, il est observé que malgré le fait que le pattern de réponse soit le même pour les deux types de stimuli, les expressions dynamiques sont reconnues plus rapidement et avec une meilleure précision (Calvo et al., 2016). Sur la base de ces résultats (voir également, Krumhuber et al., 2013 ; Ambadar et al., 2005 ; Bould et al., 2008), Yitzhak et al. (2018) ont introduit le terme d'effet de gain dynamique pour faire référence à l'effet facilitateur du mouvement pour la reconnaissance des émotions, cet effet ayant également été attribué à une augmentation de la sensibilité aux changements. Cependant, ce gain disparaît lorsque l'on contraint le temps de réponse (600 ms) des participants (Jiang et al., 2014). Cela peut s'expliquer par le fait que pour les images statiques, l'intensité de l'expression est directement perçue tandis que pour les expressions dynamiques, il y a un temps de latence avant d'atteindre l'intensité maximale (Jiang et al., 2014). Par ailleurs, la vitesse du changement de l'expression neutre à une émotion influe sur la reconnaissance des expressions (Kamachi et al., 2001 ; Recio et al., 2013). Par exemple, il est possible de créer des conditions rapides, dans lesquelles le changement se fait en 200 ms par la présentation de six images variant de 20 % en intensité et des conditions lentes dans lesquelles le changement se fait en 900 ms avec 27 images changeant de 3,5% (Recio et al., 2013). Le dégoût et la colère sont mieux reconnus lors d'un changement rapide et modéré, tandis que la tristesse est mieux reconnue en condition lente (Recio et al., 2013 ; Kamachi et al., 2001). L'analyse des mouvements oculaires, notamment la première fixation, a mis en évidence que la région des yeux est préférentiellement fixée pour la colère comparativement aux autres expressions, qui n'ont pas de différences entre elles exceptées avec la joie. L'expression de joie entraîne une première fixation au niveau de la région de la bouche (Calvo et al., 2018). A l'inverse, Blais et al., 2017 ne retrouvent pas cette distinction entre la région de la bouche et des yeux en comparant directement les deux types de stimuli (i.e. dynamique et statique). Toutefois, la présentation dynamique de visages composites semble en faveur d'un traitement holistique des expressions faciales tel que le traitement des visages statiques abordé dans la partie précédente (Tobin et al., 2016).

De plus, en utilisant des visages générés par un ordinateur qui combinent dynamiquement des Unités d'Action choisies aléatoirement, Jack et al., 2014 ont remis en question le nombre d'expressions faciales universelles. En effet, il existerait une hiérarchie dans la transmission des signaux émotionnels au cours du temps. Dans un premier temps, un

observateur idéal (bayesian classifiers) commet des confusions entre le dégoût et la colère ainsi qu'entre la peur et la surprise. Dans un second temps, la discrimination entre les émotions apparaît plus clairement. Ainsi, les auteurs ont conclu à un traitement hiérarchique, du signal biologique (quatre émotions joie, tristesse, peur/surprise et dégoût/colère) à un traitement plus spécifique ayant un rôle social permettant de catégoriser les émotions entre elles.

Pour conclure, malgré l'aspect dynamique, le temps de présentation des images est souvent long et variable en fonction des études (par exemple 900 ms pour un changement d'un visage neutre à un visage expressif pour [Bould & Morris, 2008](#), ou encore 1000 ms pour [Simon et al., 2008](#)). De ce fait, les temps de présentation restent éloignés des conditions de vie quotidienne dans lesquelles les émotions apparaissent parfois seulement quelques millisecondes.

Bien que les études comportementales nous apportent des informations concernant le traitement des expressions faciales, les avancées technologiques nous apportent de nouvelles méthodes d'investigation. Par conséquent, nous allons dans le chapitre suivant nous intéresser aux deux questions suivantes : *où* et *quand* sont traitées les émotions d'un point de vue neuronal.

Chapitre 2

Bases neuronales et décours temporel de la reconnaissance des expressions faciales

Les études comportementales ont largement été guidées par la théorie des émotions de base et semble mettre en avant un traitement automatique des expressions. Au cours de ce deuxième chapitre, nous nous intéresserons dans un premier temps à la place des expressions faciales au sein des modèles cognitifs et neuronaux de la reconnaissance des visages. Dans un second temps, l'apport des études électrophysiologiques du traitement des émotions à partir du visage sera abordé. On s'intéressera en particulier à savoir si celles-ci corroborent l'automatisme du traitement des émotions. On s'appliquera également à étudier la réponse neuronale que procure la joie afin d'observer si les avantages obtenus lors des études comportementales (à savoir un traitement plus rapide et précis de cette émotion) sont retrouvés. Nous savons aujourd'hui que plusieurs régions cérébrales interviennent dans le traitement des émotions. Il apparaît alors nécessaire de les décrire et de définir leurs rôles. Nous ferons le choix d'aborder plus particulièrement dans ce chapitre deux structures clés : l'amygdale et le gyrus fusiforme. L'aspect temporel de l'activation de ces structures sera également abordé. De plus, il n'existe pas de consensus concernant la latéralisation hémisphérique du traitement des expressions faciales, nous aborderons ainsi les deux principales hypothèses qui font encore débat à l'heure actuelle. Enfin, nous avons vu au cours du chapitre précédent que le dynamisme des changements expressifs facilite la reconnaissance des émotions faciales. Il semble alors intéressant de se concentrer sur la réponse au niveau neuronal pour voir si cette facilitation peut s'expliquer par des différences de traitement.

I. Les émotions à travers les modèles cognitifs et neuronaux de la reconnaissance des visages

1. Des voies de traitement distinctes pour l'identité et les émotions

Au début du XXIème siècle, [Haxby et al., \(2000, 2002\)](#), ont proposé un modèle distribué et hiérarchique du traitement des visages en se basant sur le modèle de [Bruce & Young \(1986\)](#)

ainsi que sur des données expérimentales en imagerie cérébrale, des données électrophysiologiques en potentiels évoqués (PE) et des enregistrements de neurone unitaire chez les singes. Le modèle de [Bruce & Young \(1986\)](#) est un modèle fonctionnel ayant pour but de rendre compte des processus perceptifs et cognitifs impliqués dans la reconnaissance des visages. Deux voies de traitement distinctes sont proposées pour l'identité et les expressions faciales émotionnelles. Dès le stade de l'encodage structural, une distinction est réalisée entre la voie impliquée dans l'analyse des expressions faciales et celle impliquée dans le processus d'identification. En effet, on distingue au niveau de l'encodage structural l'élaboration successive de deux représentations : une représentation dépendante du point de vue qui permet l'extraction d'informations relatives à l'âge, au sexe, à l'ethnie ainsi qu'à l'expression puis une représentation indépendante du point de vue qui capture les propriétés structurales et invariantes du visage, afin qu'il soit reconnu quels que soient ses changements (pose, expression faciale, éclairage).

Le modèle d'[Haxby et al., \(2000 ; 2002\)](#) est hiérarchique car il est divisé en un système central (« core system ») qui a pour rôle le traitement visuel des visages et un système étendu (« extended system ») recruté pour traiter les informations spécifiques extraites du visage. Au sein du système central, le gyrus occipital inférieur (IOG) est impliqué dans la perception précoce des éléments du visage. Suite à cette étape apparaît une séparation entre les régions impliquées dans le traitement des expressions et celles engagées dans le traitement de l'identité. Ainsi, le sillon temporal supérieur (STS) est impliqué dans le traitement des aspects changeants du visage (expressions) tandis que le gyrus fusiforme latéral (IFG) est activé pour le traitement des aspects invariants du visage (identité). Des connexions bi-directionnelles entre le STS et les régions du système étendu (amygdale, insula, système limbique) permettent le traitement du contenu émotionnel de l'expression.

2. Une vision plus récente du traitement des expressions faciales

Les modèles précédents ont constitué la base des recherches sur le traitement des visages. Cependant, l'avancée des technologies de ces dernières années, avec notamment l'arrivée de nouvelles techniques d'exploration comme par exemple la stimulation magnétique transcranienne (TMS – TransMagnetic Stimulation), la stéréo-électroencéphalographie (SEEG) ou encore l'Imagerie par tenseur de diffusion (DTI – Diffusion

Tensor Imaging), a permis d'apporter de nouvelles données sur le traitement des visages. Duchaine & Yovel (2015) ont proposé un modèle neuronal révisé du traitement des visages. Deux voies distinctes de traitement sont également proposées dans ce modèle, une voie ventrale et une voie dorsale. La voie ventrale implique l'aire occipital des visages (OFA – Occipital Face Area), l'aire fusiforme des visages (FFA – Fusiform Face Area) ainsi que l'aire des visages du lobe temporal antérieur (ATL-FA – Anterior Temporal Lobe Face Area). La voie dorsale implique l'aire des visages du sillon temporal supérieur, postérieur et antérieur (pSTS-FA et aSTS – posterior Superior Temporal Sulcus Face Area et anterior Superior Temporal Sulcus respectivement) ainsi que l'aire des visages du gyrus frontal inférieur (IFG-FA – Inferior Frontal Gyrus Face Area). Les aires de la voie ventrale seraient impliquées préférentiellement dans le traitement des informations sur la forme et donc la représentation des traits invariants (par exemple, l'identité, l'âge, le genre, etc.). Les aires de la voie dorsale seraient préférentiellement impliquées dans le traitement des aspects changeants du visage tels que les expressions faciales, le mouvement des yeux ou encore le mouvement de la bouche. Ainsi, le traitement des visages est divisé en deux voies comme dans les modèles précédents. Toutefois, ces dernières interagissent entre elles, le traitement des expressions du visage reposant sur des connections bidirectionnelles du pSTS-FA avec l'OFA ainsi que la FFA. De ce fait, la FFA ne serait plus exclusivement dédié au traitement des aspects invariants mais interviendrait également dans le traitement des expressions faciales émotionnelles.

En conclusion, les émotions selon les modèles cognitifs et neuronaux du traitement des visages semblent impliquer de nombreuses régions corticales et sous-corticales avec toutefois une implication limitée du gyrus fusiforme. Afin d'étudier les bases neuronales de la reconnaissance des émotions, seront abordées dans un premier temps les études électrophysiologiques doté une moindre résolution spatiale mais renseignant sur le décours temporel du traitement des visages expressifs. Puis, dans un second temps, les études qui ont une meilleure résolution spatiale apportant des informations concernant l'implication des structures corticales et sous-corticales dans le traitement des expressions faciales.

II. Vitesse de traitement des expressions faciales : études électrophysiologiques

1. L'apport des études utilisant la technique des potentiels évoqués

Les études électrophysiologiques permettent d'apporter des informations concernant la vitesse de traitement des expressions faciales du fait de l'excellente résolution temporelle de cette approche (de l'ordre de la milliseconde). La technique des potentiels évoqués (PE) permet par la répétition des stimuli d'observer les changements de l'activité électrique du cerveau générée par une stimulation visuelle dans le cadre des études qui nous intéressent. L'analyse de la latence et de l'amplitude de ces composants permet d'étudier les différences de traitement entre les expressions faciales émotionnelles. Bien que la résolution spatiale soit assez faible, elle permet de localiser sur le scalp l'activité générée par une stimulation à un moment donné par des structures corticales et sous-corticales. Il est possible d'émettre des hypothèses concernant la provenance de l'activité observée en surface par la localisation de source.

Cette technique est particulièrement utilisée dans le domaine du traitement des visages. Cependant, les études ne s'accordent pas sur le déroulement temporel du traitement des expressions faciales. De plus, très peu d'études s'intéressent à l'ensemble des émotions au sein du même protocole (Blaconi & Mazza, 2009 ; Batty & Taylor, 2003 ; Eimer et al., 2003 ; Meaux et al., 2014 ; Turano et al., 2017).

Certaines études mettent en évidence une différence de traitement précoce entre les expressions émotionnelles et une expression neutre aux alentours de 100 ms après la présentation du stimulus, correspondant à la composante évoquée P1 (Batty & Taylor, 2003 ; Holmes et al., 2008 ; Luo et al., 2010 ; Pourtois et al., 2004 ; Pizzagalli et al., 1999 ; Meaux et al., 2014 mais voir Eimer & Holmes, 2007). Les expressions négatives entraînent une amplitude de réponse plus importante (Pizzagalli et al., 1999 ; Batty & Taylor, 2003). La P1 est associée à l'orientation attentionnelle automatique (Luck et al., 2000 ; Smith et al., 2003) ou encore à un encodage automatique précoce des expressions faciales (Batty & Taylor, 2003). Or, selon certains auteurs, ce composant est associé aux traitements visuels de bas niveau (à savoir, au contraste, à la luminosité, etc.) (Rossion & Caharel, 2011), ce qui pourrait être à l'origine de ces effets précoces.

La composante N170 suivante, culminant à environ 170 ms post-stimulation dans les régions occipito-temporales, est sensible au traitement des visages, son amplitude étant systématiquement plus grande en réponse aux visages qu'en réponse aux autres objets non

faciaux (Bötzel et al., 1995 ; Itier et al., 2006 ; Bentin et al., 1996 ; Eimer, 2000 ; Caldara et al., 2003 ; Rossion & Caharel, 2011). Elle est considérée comme la signature électrophysiologique de l'encodage structural des visages (Bentin et al., 1996) à l'origine de l'extraction de la représentation faciale. Cette composante est par ailleurs sensible à l'inversion des visages (Rossion & Gauthier, 2002), à la direction du regard (Conty et al., 2007) ainsi qu'au point de vue (Caharel et al., 2015). La N170 est également modulée par l'émotion du visage, en particulier par les expressions négatives qui entraînent une amplitude de réponse plus importante (Brenner et al., 2014 ; Caharel et al., 2005 ; Caharel et al., 2007 ; Batty & Taylor, 2003 ; Turano et al., 2017 ; Rellecke et al., 2012 ; Calvo & Beltrán, 2013, voir Hinojosa et al., 2015 pour une revue) (voir figure 4). L'amplitude est d'autant plus importante que les stimuli sont de forte intensité (Müller-Bardorff et al., 2016). De plus, selon cette même étude, l'amplitude de réponses plus importante pour les expressions négatives semble disparaître lorsqu'une charge cognitive élevée est associée, ce qui suggère que la facilitation du traitement des émotions négatives sur cette composante est sensible aux ressources cognitives disponibles. Récemment, l'étude conjointe des mouvements oculaires et de l'activité cérébrale a mis en lien la N170 avec l'attention portée au niveau de la région des yeux lors de la visualisation de visages expressifs (Neath-Tavares & Itier, 2016).

Une autre composante précoce, la négativité postérieure précoce (Early Posterior Negativity - EPN, observé environ 150-300 ms après l'apparition des stimuli) est également modulée par l'expression faciale (Calvo & Beltran, 2013 ; Schupp et al., 2004 ; Rellecke et al., 2011). Ce potentiel évoqué reflète le stade au cours duquel la signification de l'émotion serait extraite (Vuilleumier & Pourtois, 2007). Enfin, d'autres études mettent en lumière un traitement plus tardif (environ 400 ms après la présentation du stimulus) au niveau du potentiel positif tardif (Late Positive Potential - LPP : Sun et al., 2017 ; Leppänen et al., 2007 ; Schupp et al., 2004 ; Duval et al., 2013). Cette composante reflèterait les processus d'attention du contenu émotionnel des stimuli ainsi que la saillance motivationnelle des stimuli (Hajcak et al., 2010). Par ailleurs, Calvo et Beltran (2013) ont proposé un modèle associant les composants évoqués aux différents stades du traitement des expressions. Par le biais de corrélation entre les données électrophysiologiques et comportementales, ils montrent que l'avantage comportemental pour l'expression de joie, abordé dans le chapitre 1, apparaîtrait au niveau de la composante EPN.

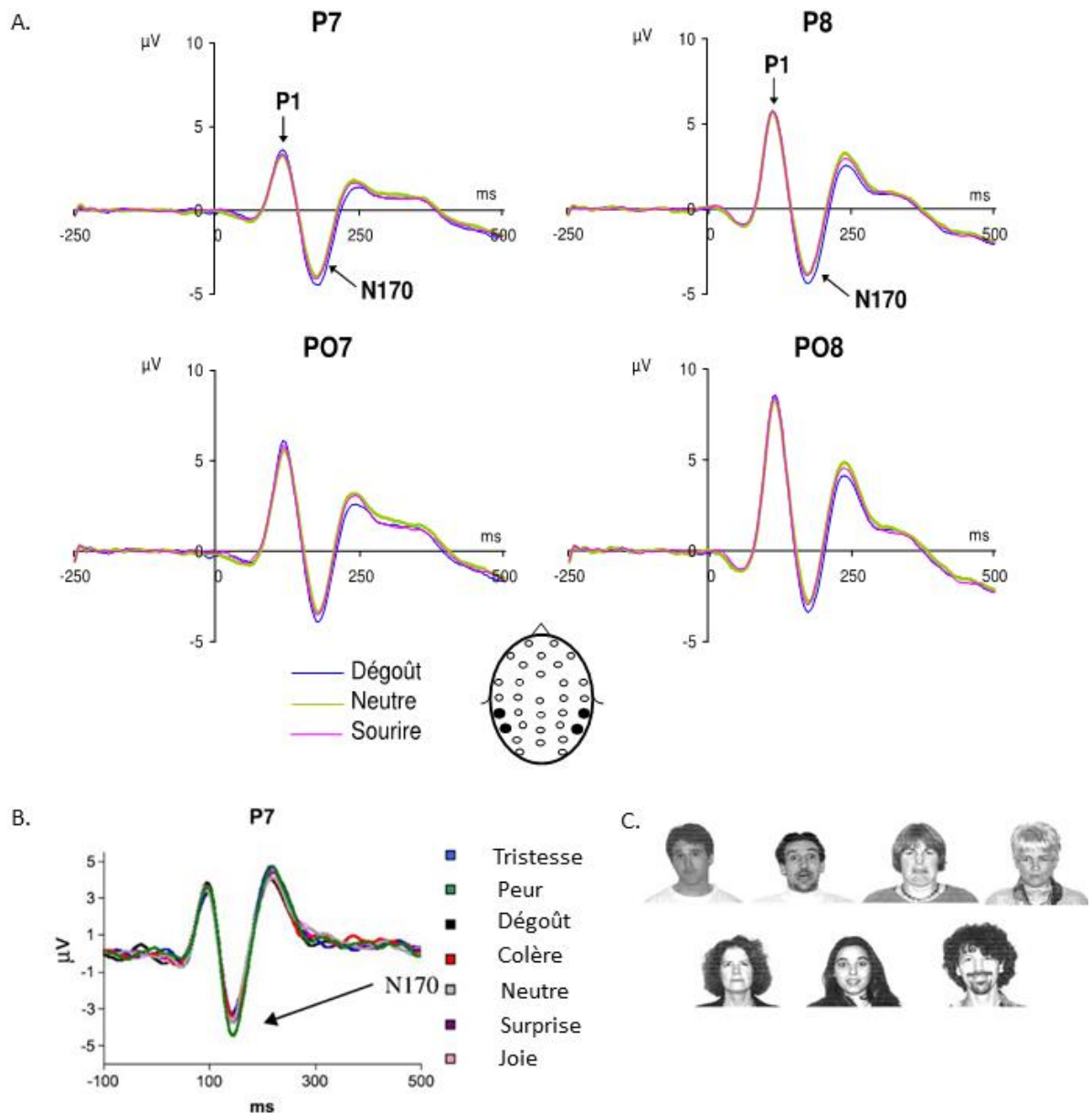


Figure 4 : Illustration des effets sur la composante N170 **A.** pour le Dégoût, l'expression Neutre et la Joie sur les électrodes à gauche (P7 et PO7) et à droite (P8 et PO8) (Caharel et al., 2005) ainsi que **B.** pour l'ensemble des expressions faciales de base (Tristesse, Peur, Dégoût, Colère, Neutre, Surprise et Joie) sur une électrode à gauche (P7) (Batty & Taylor, 2003). L'amplitude de la composante N170 observée est plus importante pour les expressions négatives (A. pour le dégoût et B. pour la peur). **C.** Illustre les expressions faciales prototypiques utilisées dans l'étude de Batty & Taylor (2003).

Enfin, si les traitements précoces impliquent les régions cérébrales postérieures (notamment occipito-temporal) (Turano et al., 2017 ; Pizzagalli et al., 1999 ; Caharel et al., 2005 ; Batty & Taylor, 2003 ; Brenner et al., 2014), les traitements plus tardifs quant à eux sont observés au niveau des électrodes fronto-centrales ou encore centro-pariétales (Sun et al., 2017 ; Schupp et al., 2004). De plus, Smith & Smith (2019) ont montré que le type de tâche (tâche explicite de catégorisation des expressions versus tâche implicite de jugement de

l'identité) influence uniquement les stades tardifs (611 – 670 ms) du traitement au niveau des régions fronto-centrales, suggérant ainsi un traitement automatique des expressions au cours des stades précoces (91 – 150 ms) au niveau des régions postérieures.

Les études utilisant cette technique des potentiels évoqués permettent de rendre compte du décours temporel du traitement des expressions faciales. Toutefois, dans ces études, il est nécessaire d'avoir recours à un grand nombre de répétition des stimuli pour observer les effets, ce qui rend les temps d'expérimentation souvent assez longs. Cela nous amène à considérer les études utilisant la stimulation visuelle périodique rapide.

2. La stimulation visuelle périodique rapide, une approche novatrice dans le domaine des expressions faciales émotionnelles

La stimulation visuelle périodique rapide (Fast Periodic Visual Stimulation – FPVS ; voir [Norcia et al., 2015](#) ; [Rossion, 2014](#)) repose sur une observation de longue date. En effet, le cerveau humain synchronise son activité sur la fréquence périodique d'oscillation du stimulus ([Adrian & Matthews, 1934](#)) entraînant une réponse précisément à la fréquence de présentation des stimuli ([Regan, 1966](#) ; Steady-State Visual Evoked Potentials – SSVEP). Cette méthode a initialement été utilisée pour l'étude des phénomènes de bas niveau (par exemple, la luminance, le contraste). Récemment, cette méthode a été adaptée à l'étude des processus visuels de haut niveau telle que la perception des visages ([Liu-Shuang et al., 2014](#) ; [Rossion et al., 2015](#) ; [Rossion & Boremanse, 2011](#)) et présente plusieurs avantages. Premièrement, contrairement aux études en PE, cette méthode permet de présenter les stimuli rapidement à une fréquence fixe créant l'illusion d'une stimulation continue. Prenons l'exemple de la présentation de visages à 3,5 Hz, c'est-à-dire 3,5 visages par seconde (voir figure 5). Cette stimulation va entraîner une réponse précise du cerveau à la fréquence exacte de présentation des stimuli. Deuxièmement, c'est une méthode objective et directement quantifiable présentant un haut rapport signal/bruit. En effet, contrairement aux PE, la réponse d'intérêt est définie à priori, lors de la construction du paradigme. L'analyse des données se réalise majoritairement dans le domaine fréquentiel. Ainsi, si on définit à priori une fréquence de présentation des visages à 3,5 Hz, alors les réponses d'intérêts seront observées précisément à cette fréquence et ses harmoniques (les multiples de la fréquence

de stimulation). Enfin, il s'agit d'une mesure implicite car durant la stimulation, les participants réalisent une tâche orthogonale de détection de changement de couleur de la croix.

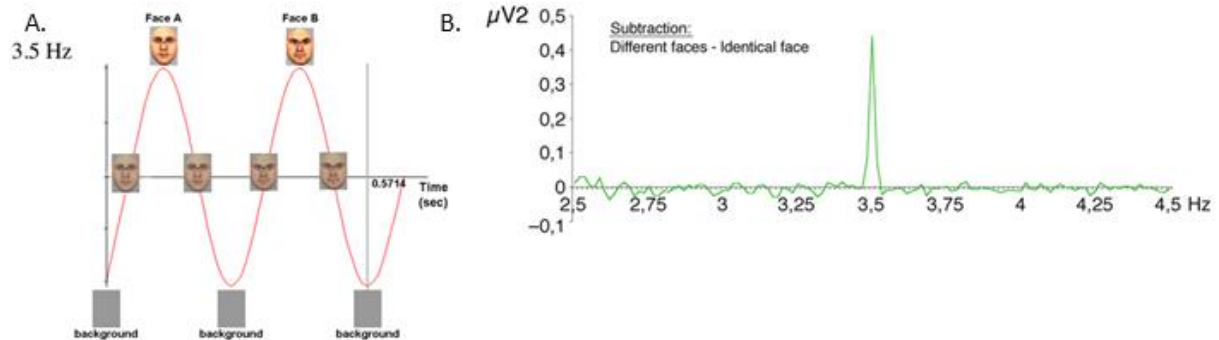


Figure 5 : Illustration de la stimulation visuelle périodique rapide issue de Rossion & Boremanse (2011). **A.** La présentation de visages à une fréquence de 3,5 Hz (soit 3,5 visages par seconde) entraîne une réponse à la fréquence exacte de stimulation **B.**, c'est-à-dire à 3,5 Hz lors de l'analyse dans le domaine fréquentiel.

La stimulation Visuelle Périodique Rapide a entre autres été utilisée pour étudier la capacité du cerveau à discriminer non seulement les expressions émotionnelles des expressions neutres (Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018) mais également à discriminer les expressions entre elles (Poncet et al., 2019). Afin d'étudier cette discrimination, les visages sont présentés à une fréquence de base (6 Hz) avec la contrainte que toutes les cinq images un visage expressif apparaisse. Par le biais de ce type de paradigme, deux réponses cérébrales distinctes sont observables sur le spectre fréquentiel. La première, correspondant à la fréquence de stimulation de base, reflète le traitement visuel général des visages ($F = 6\text{ Hz}$ et ses harmoniques $2F = 12\text{ Hz}$, $3F = 18\text{ Hz}$ etc.). La seconde reflète la discrimination de l'expression faciale émotionnelle et correspond à la fréquence de présentation des visages expressifs, soit $F/5 = 6/5 = 1.2\text{ Hz}$ et ses harmoniques $2F/5 = 2.4\text{ Hz}$; $3F/5 = 3.8\text{ Hz}$ etc.). De ce fait, la signature objective de discrimination des expressions est la réponse spécifique aux expressions faciales, c'est-à-dire 1.2 Hz. A partir de ce type d'approche, Dzhelyova et al. (2017) ont ainsi mis en évidence un traitement occipito-temporal ventral pour le dégoût et la peur et un traitement dorsal pour la joie. La colère et la tristesse sont également discriminées parmi un flux continu de visage expressif neutre (Leleu et al., 2018). La peur, de manière similaire à ce qui a été vu précédemment, est l'expression entraînant la plus forte activité lorsqu'elle est présentée parmi l'ensemble des expressions faciales émotionnelles (Poncet et al., 2019). De

plus, dans cette même étude, les expressions faciales entraînent des réponses cérébrales distinctes, suggérant un traitement spécifique de chacune de ces émotions.

III. Les régions cérébrales impliquées dans le traitement des expressions faciales

A l'inverse des méthodes électrophysiologiques, les méthodes utilisant les réponses hémodynamiques, avec l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) et la Topographie par émission de positron (TEP) ont une très bonne résolution spatiale mais une plus faible résolution temporelle (de l'ordre de la seconde). Ainsi, ces méthodes sont particulièrement intéressantes afin d'étudier les régions corticales et sous-corticales impliquées dans le traitement des émotions.

1. Les structures cérébrales sous tendant le traitement des expressions faciales

Comme nous avons pu déjà le constater à travers les modèles neuronaux développés dans la première partie de ce chapitre (Haxby et al., 2000, 2002 ; Duchaine & Yovel, 2015), le traitement des expressions faciales recrute un large réseau cérébral allant de régions corticales comme le cortex cingulaire antérieur, le cortex visuel, le gyrus fusiforme, le sillon temporal supérieur, le gyrus occipital inférieur, le cortex frontal-médian/cortex frontal inférieur, à des régions sous-corticales comme l'amygdale, l'insula, le thalamus (Kober et al., 2008 ; Adolphs, 2002 ; Wegzryn et al., 2015 ; Dricu & Frühholz, 2016 ; Streit et al., 1999). Cependant, nous nous focaliserons plus particulièrement sur le rôle de l'amygdale et du gyrus fusiforme, puisque la première région est bien connue pour jouer un rôle central dans la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles (Adolphs, 2002 ; Gur et al., 2002b) alors que la seconde, bien qu'impliquée sélectivement dans le traitement des visages, n'est connue que depuis peu comme sollicitée dans le traitement de leurs expressions (Kanwisher et al., 1997 ; Rossion et al., 2000 ; Grill-Spector et al., 2004). Néanmoins, à l'heure actuelle, le rôle fonctionnel de ces régions concernant la perception et la reconnaissance des expressions faciales reste à être spécifié.

a. L'amygdale

Durant les dernières décennies, de nombreuses études, s'inscrivant dans le courant évolutionniste et la théorie des émotions de base d'Ekman (1992), se sont attachées à une

vision localisationniste des émotions dans le cerveau humain. Dans ce sens, les recherches se sont attachées à identifier des structures cérébrales impliquées dans le traitement catégoriel des expressions de base. C'est ainsi que l'amygdale a longtemps été considérée comme étant impliquée dans le traitement des émotions négatives et en particulier, la peur. Cette observation apparaît à la fois pour les expressions faciales (Phelps & Ledoux, 2005 ; Ohman & Mineka, 2001 ; Vytal & Hamann, 2010 ; Murphy et al., 2003 ; Pessoa et al., 2006 ; Fusar-Poli et al., 2009 ; Krolak-Salmon, 2004 ; Whalen et al., 2013) mais également pour d'autres stimuli émotionnels tels que des scènes par exemples (Hariri et al., 2002 ; Sabatinelli et al., 2009 ; Sabatinelli & Frank., 2019). En effet, un visage exprimant la colère entraîne une augmentation de l'activité de l'amygdale notamment lorsque ce visage est précédemment conditionné par un stimulus aversif pour créer une association avec la peur (Morris et al., 1998). Qui plus est, l'observation de la patiente SM qui a une lésion bilatérale complète de l'amygdale et présentant une difficulté accrue à reconnaître explicitement l'expression de peur comparativement à des sujets contrôles (Adolphs et al., 1994), atteste à nouveau de l'implication de cette région dans le traitement des émotions négatives. Or, les difficultés de cette patiente ne sont observées que lors de tâche explicite (Tsuchiya et al., 2009), ce qui a permis d'avancer l'hypothèse selon laquelle les activations de l'amygdale seraient fonction de la nature de la tâche, explicite *versus* implicite de l'émotion. Toutefois, les résultats des études sont contradictoires à ce sujet. Si certains auteurs montrent une activation plus forte de l'amygdale lors d'un traitement implicite (Williams et al., 2005 ; Habel et al., 2007) d'autres mettent en avant une réponse plus importante lors d'une tâche explicite (Gorno-Tempini et al., 2001 ; Gur et al., 2002a), alors que d'autres en revanche ne soulignent pas de telles modulations en fonction de la tâche (Dricu & Frühholz, 2016 ; Cunningham et al., 2004). En outre, l'activation de l'amygdale dépendrait selon certains auteurs, non pas de l'évaluation de la valence mais plutôt de l'intensité des expressions (Lin et al., 2016 ; Müller-Bardorff et al., 2018). Ceci pourrait notamment expliquer les activités enregistrées au sein de l'amygdale pour d'autres expressions négatives que la peur mais aussi pour des émotions positives (Sergerie et al., 2008 ; Kim et al., 2003 ; Zhao et al., 2017). Ces dernières observations ont par ailleurs permis de remettre en cause son implication sélective aux émotions négatives.

Par-delà son implication dans le traitement des émotions, l'amygdale aurait un rôle plus global. En effet, d'autres rôles que le traitement émotionnel sont attribués à l'amygdale tels que la réponse à la nouveauté (Schwartz et al., 2003), la distribution des ressources

attentionnelles lors du traitement des stimuli (Pessoa & Adolphs, 2010), la détection de l'ambiguïté (Adams et al., 2003) ou encore à la saillance motivationnelle, à l'imprédictibilité, à l'éveil, et ce, pour les stimuli visuels en particulier (Davis & Whalen, 2001 ; Cunningham and Brosch, 2012 ; Touroutoglou et al., 2014).

Ainsi, de multiples rôles ont été imputés à l'amygdale mais des recherches supplémentaires sont nécessaires pour clarifier le rôle de cette structure dans le traitement des expressions faciales. Ces différentes attributions conférées à l'amygdale pourraient néanmoins trouver un appui à travers l'hypothèse constructiviste qui attribue un rôle plus général des différentes structures cérébrales au sein d'un réseau (voir méta-analyse de Lindquist, 2012 ou encore revue de Barrett, 2017).

b. Le gyrus fusiforme

Le gyrus fusiforme latéral (IGF) est avant tout connu pour être sélectivement activé pour des visages en comparaison à d'autres catégories d'objets (des maisons) (Kanwisher et al., 1997). Ces résultats maintes fois répliqués lui a valu le nom d'aire fusiforme des visages (Face Fusiform Area – FFA). Cependant, un débat existe concernant son rôle dans le traitement des aspects changeants du visage telles que les expressions faciales émotionnelles. Initialement, il a été démontré l'implication du gyrus fusiforme dans le traitement des aspects invariants des visages telle que l'identité (Haxby et al., 2000, 2002). Toutefois, plusieurs études semblent remettre en cause ce postulat (Zhao et al., 2017 ; Wegzryn et al., 2015 ; Fox et al., 2009 ; Vuilleumier, 2001 ; Kawasaki et al., 2012 ; Harry et al., 2013 ; Ishai et al., 2005). En effet, le rôle du gyrus fusiforme a pu être sous-estimé dans les études précédentes. Une étude récente a observé une activité plus importante dans le gyrus fusiforme (ainsi que dans le sillon temporal supérieur) comparativement à l'amygdale lors de la catégorisation des expressions faciales émotionnelles (Wegzryn et al., 2015). Un pattern d'activation similaire est observé au sein du gyrus fusiforme pour la peur et le dégoût ainsi que pour la joie et la tristesse, avec une activation plus importante pour les deux premières émotions citées (Surguladze et al., 2003). A l'inverse, d'autres études (Harry et al., 2013 ; Kessler et al., 2011) soulignent le rôle de gyrus fusiforme pour l'ensemble des expressions faciales.

De même que l'amygdale, le gyrus fusiforme est sensible à l'intensité des expressions, avec une activation plus importante plus l'intensité est grande (Matsuda et al., 2013 ;

[Surguladze et al., 2003](#) ; [Lin et al., 2016](#)). Cette augmentation est retrouvée bilatéralement pour la peur, la joie et le dégoût et uniquement dans l'hémisphère droit pour la tristesse ([Surguladze et al., 2003](#)). Dans une autre étude ([Matsuda et al., 2013](#)), il a été montré par le biais de morphs exprimant de 100% la peur à 100% la joie que le gyrus fusiforme est activé lorsque les visages sont non ambigus, c'est-à-dire à l'extrémité du continuum (soit 100% peur ou 100% joie). Ces auteurs ont également étudié la dimension de l'éveil (utilisation de morphs allant du dégoût à la colère). L'activation est d'autant plus importante que la dimension de l'éveil augmente. Enfin, le gyrus fusiforme est également sensible à l'attention portée sur les visages. Toutefois, cette modulation attentionnelle n'est pas retrouvée lors du traitement de l'expression faciale de peur ([Vuilleumier et al., 2001](#)).

En conclusion, le gyrus fusiforme tend à être impliqué dans le traitement des expressions faciales, son rôle restant toutefois à être étudié. Notamment, les études s'intéressant au gyrus fusiforme comparent son activation en réponses à l'identité et aux expressions faciales pour mettre en avant son rôle dans les aspects changeants des visages. Au-delà de ces activations spécifiques, des réseaux avec des connectivités entre les régions corticales et sous-corticales sont en jeu lors du traitement des visages expressifs.

2. L'importance de la connectivité entre les régions cérébrales

Alors que les précédentes études se sont attachées à comprendre le rôle des régions cérébrales, la connectivité entre ces dernières est un aspect qui est peu pris en compte. Toutefois, cette connectivité semble entrer en jeu dans la catégorisation des expressions faciales émotionnelles. Par exemple, l'amygdale, bien que plus activée quelle que soit l'émotion traitée comparativement à une expression neutre, présente une différence de connectivité avec des régions corticales et sous-corticales qui est dépendante des dites émotions traitées ([Diano et al., 2017](#)).

L'amygdale présente ainsi des connexions avec de nombreuses autres structures cérébrales (voir Figure 6). A titre d'exemple, il a été montré que la perception de visages expressifs entraîne une augmentation de la connectivité entre l'amygdale et le gyrus fusiforme ([Pujol et al., 2009](#)), avec le cortex visuel ([Pessoa & Adolphs, 2010](#)) ou encore le cortex cingulaire antérieure ([Mériaux et al., 2006](#)). Qui plus est, la connectivité de l'amygdale est plus importante avec le cortex cingulaire antérieure chez des sujets présentant des difficultés à

identifier l'état émotionnel d'autrui (Mériaux et al., 2006). Ces résultats sont interprétés par les auteurs par des ressources attentionnelles accrues portées sur les traits émotionnels. Le cortex préfrontal et l'amygdale seraient également liés entre eux, la réponse de l'amygdale décroissant tandis que l'activation du cortex préfrontal droit augmentant lors d'une tâche de catégorisation (Hariri et al., 2000). Enfin, l'observation d'un cas unique de patient couplée à une reconstruction sur la base des probabilités des fibres associatives de la substance blanche a permis de mettre en avant l'importance des connexions et pas uniquement un rôle crucial des régions cérébrales distinctes (Philippi et al., 2009). Cette étude a notamment souligné le rôle de faisceau plutôt longitudinal inférieur, reliant le cortex occipital avec l'amygdale et le lobe temporal ainsi que du faisceau fronto-occipital inférieur, reliant le cortex occipital avec le cortex orbito-frontal, dans la perception des expressions faciales émotionnelles.

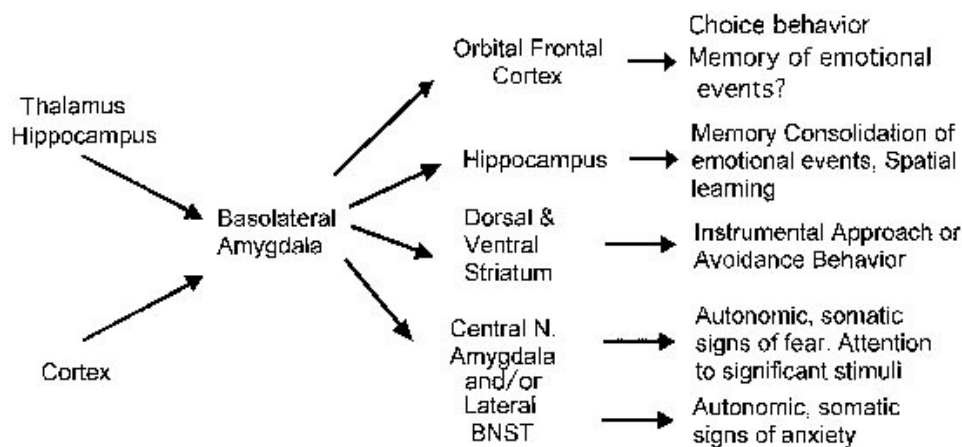


Figure 6 : Illustration des connexions de l'amygdale issue de Davis & Whalen, 2001. L'amygdale et plus particulièrement la partie baso-latérale fait partie d'un réseau plus large dans lequel les aires cibles sont spécialisées dans leurs fonctions, par exemple le cortex orbito-frontal serait spécialisé dans le choix du comportement et la mémoire des événements émotionnels. Les informations sensorielles reçues du thalamus, de l'hippocampe et du cortex activent ou modulent les transmissions aux aires cibles.

Bien que plusieurs régions cérébrales soient impliquées, la connectivité entre ces régions est à prendre en considération lors de l'étude des expressions faciales émotionnelles. Cela nous amène à nous questionner sur le déroulement temporel de l'activation de ces régions.

3. Quel est le déroulement temporel de l'activation des structures cérébrales dans le traitement des expressions faciales émotionnelles ?

Selon le modèle d'Adolphs (2002), l'amygdale jouerait un rôle central et crucial dans la perception des expressions faciales émotionnelles. Ce modèle est particulièrement intéressant car il décrit à la fois les structures impliquées, leurs rôles ainsi que le déroulement temporel d'activation de ces structures. Ainsi, il décrit deux voies de traitement. La première est une voie rapide impliquée dans le traitement rudimentaire et automatique des éléments saillants et transitoires. La seconde, est une voie plus lente, impliquée lorsqu'une représentation perceptive plus fine est requise. Le cortex visuel occipital et temporal intervient uniquement dans la voie lente tandis que dans la voie rapide, les informations sont directement transmises via un réseau sous-cortical à l'amygdale. Concernant le déroulement temporel d'activation de la voie rapide, l'amygdale est impliquée dès 120 ms via le colliculus supérieur et le pulvinar. Parallèlement, la voie lente, impliquant le cortex strié, la FFA, le STG puis l'amygdale (qui envoie ensuite les informations vers le cortex orbito-frontal, les ganglions de la base, l'hypothalamus), est sollicitée à environ 170 ms. Enfin, 300 ms après la présentation du stimulus, par des boucles rétroactives, les informations de l'amygdale et du cortex orbito-frontal sont renvoyées vers les régions postérieures afin d'extraire les connaissances conceptuelles associées à l'émotion perçue.

Une méta-analyse récente (Dricu & Frühholz, 2016) a permis de proposer un modèle à plusieurs étapes pour le traitement des expressions émotionnelles (voir figure 7). Les deux premières étapes sont impliquées dans la perception et la compréhension des émotions. La première, recrutant les aires visuelles associatives, le gyrus fusiforme moyen et le gyrus occipital inférieur, permet l'extraction des informations visuelles sensorielles. Dans la seconde, le STS postérieur est recruté pour intégrer les informations sensorielles entre elles (visuelles, auditives etc.) et inférer les intentions basiques en lien avec l'expression perçue. Enfin, les deux dernières étapes, impliquant le cortex frontal inférieur et le cortex frontal dorso-médian, permettent de catégoriser l'émotion perçue et d'inférer l'état émotionnel de l'individu. Quand bien même ce modèle est particulièrement intéressant car il souligne le rôle du gyrus fusiforme dès les stades précoces de traitement des expressions faciales, il ne prend pas en compte les structures sous-corticales.

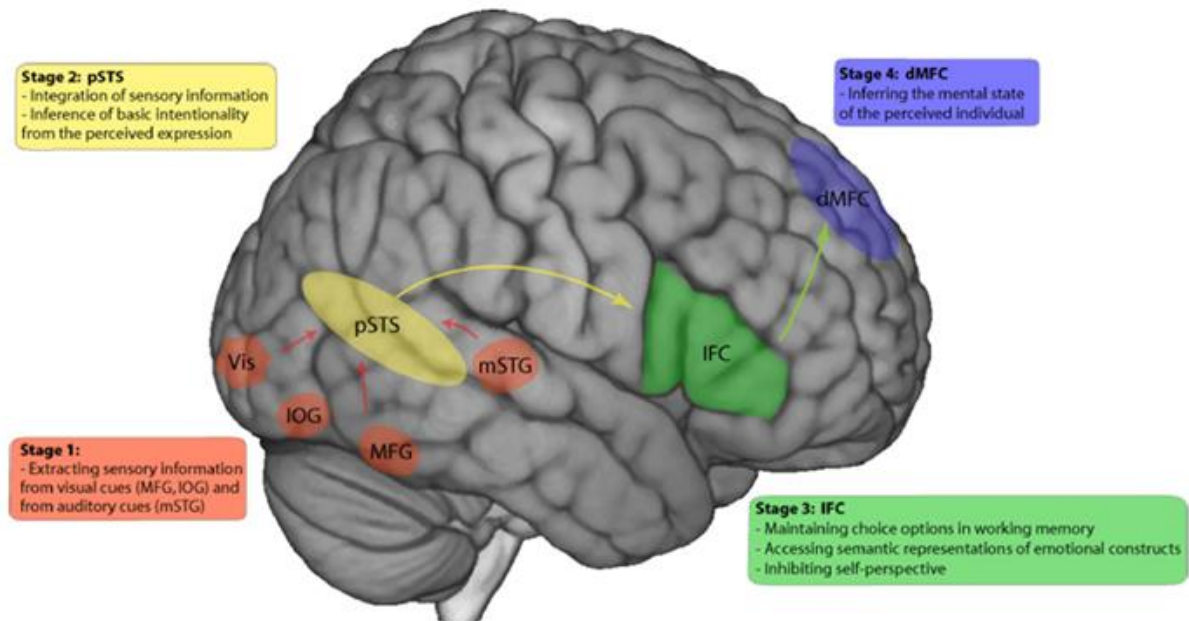


Figure 7 : Illustration du modèle multi-stade de Dricu & Frühholz (2016). Le premier stade (en rouge) recrute les aires visuelles associatives (Vis), le gyrus fusiforme moyen (mFG) et le gyrus occipital inférieur (IOG). Le second stade (en jaune) recrute le sillon temporal supérieur postérieur (pSTS). Le troisième stade (en vert) recrute le cortex frontal inférieur (IFC). Enfin, le quatrième stade (en bleu) recrute le cortex frontal dorso-médian (dmFC).

En outre, l'étude conjointe du décours temporel et du sous-bassement cérébral en lien avec le traitement des émotions est également possible grâce à l'enregistrement EEG combiné à l'IRMf. Par ce biais, il a été montré (Schulte Holthausen et al., 2016) que l'activité de l'amygdale précède de 60 millisecondes l'activation du gyrus fusiforme. Une autre étude (Müller-Bardorff et al., 2018) corrobore cette activation précoce de l'amygdale (au niveau du composant P1, entre 76 et 128 ms). Toutefois, dans cette dernière étude, la composante P1 serait associée à l'action conjointe de l'amygdale et du gyrus occipital moyen. Ces résultats mettent en avant une implication précoce de l'amygdale dans le traitement des expressions faciales.

Enfin, les études intracérébrales menées auprès de patients épileptiques pharmaco-résistants peuvent également renseigner sur le décours temporel des activations. En effet, ces études présentent à la fois une très bonne résolution temporelle et spatiale. Certaines études mettent également en avant une discrimination précoce des expressions faciales dans l'amygdale et ce, dès 74 ms post-stimulation (Oya et al., 2002 ; Méndez-Bértolo et al., 2016) tandis que d'autres observent une discrimination plus tardive (dès 140 ms jusqu'à 800 ms) (Krolak-Salmon, 2004 ; Pourtois et al., 2010 ; Meletti et al., 2012). Une méta-analyse sur la

base des données intracérébrales existantes propose ainsi une activation précoce de l'amygdale suivie par celle du gyrus fusiforme (Guillory & Bujarski, 2014). Ainsi, l'aire fusiforme des visages, bien qu'impliquée dans une discrimination rapide des visages, ne serait sollicitée que plus tardivement concernant la discrimination des émotions.

IV. Existe-t-il une latéralisation hémisphérique préférentielle pour le traitement des expressions faciales ?

Dans la littérature, il existe deux hypothèses majeures concernant la latéralisation du traitement des émotions dans le cerveau. La première est l'hypothèse de la dominance de l'hémisphère droit (« Right Hemisphere Hypothesis » - Gainotti, 1972 ; Borod et al., 1998). Selon cette hypothèse, l'ensemble des émotions sont traitées au sein de l'hémisphère droit. La seconde, l'hypothèse spécifique de la valence (« Valence-Specific Hypothesis » - Ahern & Schwartz, 1979), stipule que les émotions négatives sont traitées préférentiellement par l'hémisphère droit, tandis que les émotions positives sont traitées préférentiellement par l'hémisphère gauche. Davidson (1992, 1995) propose quant à lui une variante de cette dernière hypothèse qui est celle de l'approche et de l'évitement (« The approach-withdrawal hypothesis »). Selon cette vision, l'hémisphère droit traite les émotions entraînant l'évitement tandis que l'hémisphère gauche est spécialisé dans l'approche.

Une récente revue réalisée à partir des données comportementales de patients présentant une dégénérescence lobaire fronto-temporale (DLFT) apporte de nouvelles considérations en faveur de l'hypothèse de la dominance de l'hémisphère droit (Gainotti, 2019). La DLFT (décrite en 1892 par Arnold Pick) est selon Gainotti (2019) un modèle intéressant pour l'étude de la latéralisation hémisphérique. En effet, pour cet auteur, la DLFT entraîne des troubles émotionnels et comportementaux avec des lésions focales. Ainsi, c'est par l'étude des résultats de nombreux travaux concernant les troubles et la latéralisation des lésions qu'il conclut à un rôle prédominant de l'hémisphère droit. Les études électrophysiologiques semblent également mettre en avant un traitement préférentiel des émotions au sein de l'hémisphère droit, notamment au cours des stades précoces de traitement, les amplitudes des composantes étant plus importantes au sein de cet hémisphère (PE : Batty & Taylor, 2003 ; Caharel et al., 2005 ; FPVS : Dhzelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018). Toutefois, une méta-analyse des données intracérébrales vient plutôt conforter l'hypothèse de la valence (Guillory & Bujarski 2014). En effet, ces auteurs ont observé par

l'analyse de la latéralisation dans les études SEEG que les émotions positives sont majoritairement traitées à gauche et que les émotions négatives impliquent majoritairement des structures à droite. Il semble cependant important de souligner que dans les études utilisées pour cette méta-analyse, une grande majorité des études prend en compte uniquement la peur. Enfin, d'autres résultats ne vont ni dans le sens de l'hypothèse de l'hémisphère droit, ni dans le sens de la valence (Wyczesany et al., 2018 ; Fusar-Poli et al., 2009 ; Killgore & Yurgelun-Todd, 2007). En effet, dans une méta-analyse (Fusar-Poli et al., 2009), il a été observé que traitement des expressions faciales entraîne des activations bilatérales dans un certain nombre de régions (dont l'amygdale et le gyrus fusiforme).

Afin de clarifier le rôle des hémisphères cérébraux dans le traitement des expressions faciales, une étude en IRMf a utilisé des visages chimériques (Killgore & Yurgelun-Todd, 2007) pour lesquels les deux moitiés du visage expriment des émotions différentes (joie/neutre ou tristesse/neutre). Ainsi, lorsque l'analyse est réalisée sans tenir compte de la valence ni de la présentation dans le champ visuel gauche ou droit, les résultats semblent en faveur de l'hypothèse de la dominance de l'hémisphère droit. Néanmoins, l'analyse en tenant compte de la valence et du champ visuel de la présentation souligne des résultats en faveur cette fois-ci de l'hypothèse de la valence.

Pour conclure, le traitement des expressions faciales tend à impliquer à la fois l'hémisphère gauche et l'hémisphère droit. En effet plusieurs études concluent que les deux hypothèses ne sont pas exclusives et que la latéralisation hémisphérique des émotions semble reposer sur les deux hypothèses à la fois (Wyczesany et al., 2018 ; Fusar-Poli et al., 2009 ; Killgore & Yurgelun-Todd, 2007).

V. Substrats cérébraux à l'origine du traitement dynamique des visages

Les études mentionnées précédemment utilisent des images de visages prototypiques et statiques. Bien que ces études permettent une compréhension et une modélisation au niveau cérébral du traitement des expressions faciales, les protocoles expérimentaux mis en place restent très éloignés de la vie quotidienne. Ainsi, afin de mener des études un peu plus écologiques, l'aspect dynamique de présentation des stimuli abordé d'un point de vue comportemental dans le chapitre 1 est également étudié au niveau neuronal.

Dans ces études, la présentation dynamique des visages expressifs est contrastée soit avec la présentation de visages statiques (Trautmann et al., 2009 ; Recio et al., 2011) soit d'autres stimuli en mouvement (par exemple une mosaïque) (Sato et al., 2015 ; 2019 ; Recio et al., 2014). Les études en Potentiels Evoqués ont notamment montré que les premières différences de traitement entre la présentation statique et dynamique des stimuli surviennent à environ 200 ms post-stimulation au niveau des régions postérieures (au niveau de l'EPN - Early Posterior Negativity) puis plus tardivement à environ 500 ms au niveau des régions centro-pariétales (LPC - Late Positive Complex (Recio et al., 2011 ; Recio et al., 2017). Ces composants évoqués sont amplifiés pour les expressions dynamiques comparativement aux expressions statiques (Recio et al., 2011). Selon ces auteurs, ces effets seraient le résultat d'une différence d'intensité (Biele and Grabowska, 2006) à l'origine d'une augmentation des ressources attentionnelles pour les expressions dynamiques (Clore & Gasper, 2000).

Les études en IRMf corroborent également les résultats en PE énoncés ci-dessus. En effet une activation plus distribuée et plus conséquente est observée lors de la présentation dynamique (Sato et al., 2019 ; 2004 ; Trautmann et al., 2009 ; Kessler et al., 2011). Parmi les régions activées, les régions associées au traitement des expressions statiques dont le gyrus fusiforme de façon bilatérale ainsi que l'amygdale gauche (voir Arsalidou et al., 2011 et Zinchenko et al., 2018).

Dans une autre étude (Mühlberger et al., 2011), l'aspect dynamique est évalué en utilisant des morphs d'une expression neutre à une émotion mais également l'inverse. Les passages de neutre à la joie et de la colère à neutre sont évalués positivement, tandis que les patterns inverses sont évalués négativement. Dans cette étude, l'amygdale, l'insula ainsi que le cortex orbito-frontal sont bilatéralement impliqués dans le traitement de la survenue d'une expression négative (la colère) et la disparition d'une émotion positive (la joie). Ces différentes dynamiques reflètent des valences opposées et sont sous-tendues par des systèmes motivationnels différents. Ainsi, les auteurs soulignent l'importance de prendre en compte la dynamique dans les changements expressifs.

En conclusion sur l'ensemble de ces études, les résultats obtenus illustrent l'importance d'apporter des mesures plus écologiques afin d'apporter une meilleure compréhension des mécanismes cérébraux de détection des expressions faciales émotionnelles. En effet, d'autres études sont nécessaires afin de rendre compte plus précisément de l'avantage de la dynamique des expressions.

A travers ce chapitre, bien qu'il existe encore de nombreux questionnements concernant le sous-bassement neuronal du traitement des expressions que ce soit concernant le décours temporel mais également concernant le rôle des régions impliquées, l'amygdale semble impliquée très précocement (liée potentiellement à la composante P1). Le gyrus fusiforme semble également avoir un rôle initialement sous-évalué dans le traitement des expressions faciales émotionnelles. En effet, il tend à être impliqué également lors de la présentation dynamique des visages expressifs.

Chapitre 3

Influence du contexte sur la perception des visages

Dans les chapitres précédents, nous nous sommes intéressés aux mécanismes cognitifs et neuronaux de catégorisation et de reconnaissance des expressions faciales. En partant du postulat des expressions de base d'Ekman (1993) selon lequel six émotions sont reconnues universellement, la majorité des études ont alors été menées par le biais de visages dénués de tout contexte, parfois même sans indice externe tel que les cheveux. Or, dans notre vie quotidienne, nous ne percevons jamais le visage des personnes autour de nous de façon isolée, et de multiples autres sources peuvent également transmettre des émotions. Par exemple, la voix, la posture du corps, mais aussi l'environnement visuel, les odeurs, les mots, les sons sont autant de facteurs qui permettent d'apporter des informations complémentaires. En outre, prendre en compte les informations contextuelles pour définir l'état émotionnel des personnes autour de nous peut être important dans certains cas. Imaginons que nous voyons une personne pleurer dans une église ; cette personne, selon le contexte, peut ressentir soit de la joie s'il s'agit d'un mariage, soit de la tristesse s'il s'agit d'un enterrement. Historiquement, Goodenough & Tinker (1931) et Munn (1940) ont étudié le contexte dans le but de remettre en cause le postulat selon lequel il est possible d'extraire précisément l'état émotionnel uniquement en se basant sur les traits faciaux (Ekman, 1993 ; Ekman et Friesen 1978). Ce n'est que récemment que les études se sont intéressées au contexte afin cette fois-ci d'en comprendre l'influence sur la perception des expressions faciales. Dans ce chapitre, nous aborderons les aspects méthodologiques concernant l'étude de l'influence du contexte puis son rôle dans le traitement des expressions émotionnelles. Dans un second temps, nous nous intéresserons à la vitesse de traitement de cette influence par le cerveau humain ainsi qu'aux régions cérébrales impliquées dans l'intégration du contexte et des émotions.

I. L'influence du contexte sur la perception des visages au niveau comportemental

1. Les stimuli utilisés

Lorsque nous évoluons dans notre environnement, nous percevons des informations en provenance de ce dernier par l'ensemble des modalités sensorielles : visuelle, olfactive, gustative, tactile et auditive. Bien que la perception visuelle d'un visage puisse être influencée par d'autres sources sensorielles comme par exemple, les odeurs (Leleu et al., 2015a, 2015b ; Leppänen and Hietanen, 2003), la prosodie émotionnelle (Paulmann and Pell, 2010) ou encore les voix (Skuk & Schweinberger, 2013 ; Watson et al., 2014 ; Pourtois et al., 2000 ; Collignon et al., 2008), nous nous intéresserons dans la suite du chapitre uniquement aux informations visuelles.

Afin d'étudier l'influence du contexte visuel, certaines études ont utilisé un corps (Meeren et al., 2005 ; Aviezer et al., 2011) (voir figure 8A), des phrases décrivant une situation (Aguado et al., 2019a, 2019b), une étiquette sociale (Mermillod et al., 2018), d'autres visages (Masuda et al., 2008), un fond coloré (Frühholz et al., 2009), des films induisant un état émotionnel (Niedenthal et al., 2000), mais aussi des scènes visuelles plaisantes et déplaisantes (Righart & De Gelder, 2008a, 2008b ; Xu et al., 2015, 2017 ; Calbi et al., 2017) (voir Barrett et al., 2011 ; Aviezer et al., 2017 pour des revues).

D'autre part, concernant les visages expressifs employés, ils proviennent dans la majorité des études de bases de données normées que nous avons déjà abordées au cours du chapitre 1 (partie II.1). Cependant, seules quelques expressions faciales de base y sont habituellement utilisées comme stimuli. On peut citer par exemple, la colère et la peur (Meeren et al., 2005), la tristesse et la joie (Hietanen & Astikainen, 2013), la colère et le dégoût (Teufel et al., 2019), une expression neutre (Calbi et al., 2019) ou encore la colère et la joie (Aguado et al., 2019b). En revanche et plus rarement, comme dans l'étude de Mermillod et al. (2018), des visages véhiculant les six expressions de base ainsi qu'une expression neutre ont été sélectionnés. Contrairement à la grande majorité des études, Aviezer et al., 2012b ont utilisé, afin d'être au plus proche de situations de la vie quotidienne, des visages présentés au sein de situation réelle (voir figure 8B). Leur travail leur a permis d'introduire le terme de « peak emotion » comme étant « le point culminant d'une expérience émotionnelle très intense, se focalisant sur le pic expressif immédiat en réponse à des situations de vie réelle, comme par exemple subir un piercing, recevoir un prix extravagant, gagner un point dans un match sportif professionnel, etc. ».

Enfin, par la combinaison des stimuli émotionnels, les études s'intéressant à l'influence du contexte sur la perception des expressions ont mis en place des conditions congruentes (dans lesquelles la valence de l'expression et du contexte est la même) et des conditions incongruentes (dans lesquelles la valence des stimuli va dans des directions opposées).

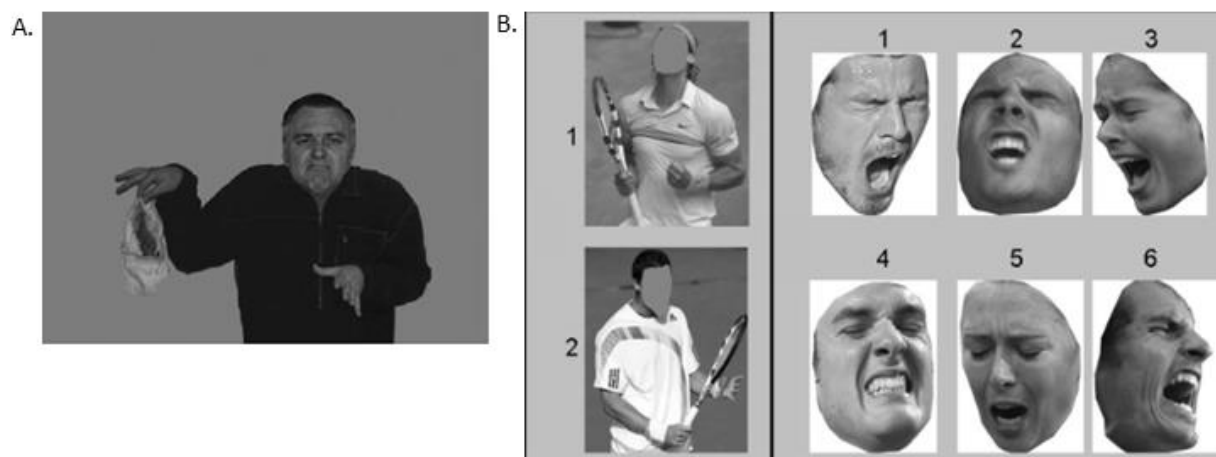


Figure 8 : Illustration des stimuli utilisés pour l'étude de l'influence du contexte sur la reconnaissance des expressions faciales. **A.** Exemple d'une expression prototypique de dégoût sur un corps représentant le dégoût (Aviezer et al., 2008). **B.** La notion de « peak emotion » développée par Aviezer et al., 2012a représente l'émotion lors de son intensité maximale pour la réaction corporelle d'un point 1. gagné et 2. perdu ainsi que l'expression sur un visage isolé lors d'un point 1., 4. et 6. perdu et 2., 3. et 5. gagné. Ainsi, à ce niveau d'intensité maximale, le visage présenté isolément n'est pas diagnostic de la valence affective de la situation, la présence du corps donc du contexte est nécessaire afin d'effectuer une bonne reconnaissance.

2. Les tâches utilisées

Différents paradigmes ont été mis en place afin d'étudier l'effet du contexte sur la perception des expressions. Certains auteurs ont utilisé des tâches de priming affectifs (des tâches d'amorçage) (Carroll et Russell, 1996 ; Hietanen et Astikainen, 2013 ; Diéguez-risqco et al., 2015 ; Aguado et al., 2019a). Ces tâches permettent d'induire un état émotionnel (Zajonc, 1980) chez le participant en présentant brièvement le contexte en amont de la présentation du stimulus cible, en l'occurrence dans les études auxquelles nous nous intéressons, un visage expressif. Ainsi, la perception d'une émotion en amorce devrait activer le concept de cette émotion et par conséquent entraîner un traitement plus rapide des stimuli cible s'ils sont congruents avec ce concept (voir Neely, 1991 ; Collins & Loftus, 1975 ; Wheatley et al., 2005 ; Nook et al., 2015).

Le paradigme d'adaptation « aftereffect » a également été utilisé à titre d'exemple par [Teufel et al., \(2019\)](#). Dans cette expérience, au cours d'une première phase d'adaptation, des photographies de composites corps/visages (*ex : corps représentant la colère et visage représentant le dégoût*) sont présentées à l'écran. Les sujets durant cette phase réalisent une tâche orthogonale pour s'assurer que l'attention est dirigée sur l'écran. Dans un second temps, au cours de la phase test, des visages morphs entre les deux expressions (représentant à 50% du dégoût et à 50% de la colère) sont présentés. Lors de cette phase, les participants doivent réaliser une tâche de catégorisation de l'émotion à deux choix forcés.

Ces deux paradigmes entraînent des effets différents. Le paradigme d'adaptation induit un biais perceptif dans la direction opposée de l'adaptateur tandis que le paradigme de priming induit des réponses plus rapides et plus précises lorsque la cible et l'amorce sont congruents ([Mueller et al., 2020](#)). Par exemple, concernant le paradigme d'adaptation, suite à une longue exposition à des visages exprimant le dégoût, des visages ambigus, générés par des morphs entre l'expression de dégoût et de surprise, sont perçus comme exprimant plutôt de la surprise. On a donc une perception dans la direction opposée à l'adaptation ([Webster et al., 2004](#)).

Enfin, dans d'autres études, le contexte et les expressions faciales sont présentés simultanément, que ce soit des visages superposés sur des scènes visuelles complexes de différentes valences ([Righart & DeGelder, 2008a, 2008b](#)) ou des visages implémentés sur des corps expressifs ([Meeren et al., 2005](#)).

Lors de la passation de ces expériences, différentes tâches peuvent être demandées aux participants lors de la présentation des stimuli, telles que des tâches de catégorisation de l'expression faciale ([Meeren et al., 2005 ; Righart & De Gelder, 2008a, 2008b ; Barrett & Kensinger, 2010 ; Aguado et al., 2018](#)), de jugement de congruence ([Aguado et al., 2018](#)), d'évaluation de l'intensité des stimuli ([Ito et al., 2013 ; Masuda et al., 2008 ; Aviezer et al., 2008, Mermillod et al., 2018](#)), d'évaluation de la valence émotionnelle ([Aguado et al., 2018 ; Aviezer et al., 2008 ; Mermillod et al., 2018 ; Xiao et al., 2016](#)), de détection d'un changement expressif sur un morph ([Niedenthal et al., 2000](#)) ou encore des tâches orthogonales ([Righart & de Gelder, 2006 ; Liu et al., 2019](#)).

3. Comment se traduit l'influence du contexte sur la perception des expressions faciales d'un point de vue comportemental ?

L'influence du contexte se traduit de différentes manières selon le type de tâches utilisé dans l'étude. Cependant, les études réalisées s'accordent à mettre en évidence des effets de congruence et d'incongruence. D'une part, ces effets peuvent se traduire sur la précision de réponse ainsi que le temps de réaction (soit une réponse plus précise et rapide lorsque le contexte et l'expression faciale émotionnelle sont de même, soit à l'inverse une réponse moins précise et plus lente lorsqu'ils sont de valence opposée) (Liu et al., 2019, Aviezer et al., 2008 ; Aviezer et al., 2012b ; Kret et al., 2013 ; Mondloch, 2012 ; Hietanen & Astikainen, 2013). A titre d'exemple, une expression de dégoût présentée sur un corps exprimant de la colère sera catégorisée comme étant de la colère tandis que cette même expression sur un corps exprimant du dégoût sera catégorisée comme étant du dégoût (Aviezer et al., 2008). Ces effets se traduisent également sur l'évaluation de l'intensité de l'émotion véhiculée par visage expressif. Celle-ci sera jugée plus forte lors d'une condition congruente (Mermillod et al., 2018 ; Ito et al., 2013 ; Hess et al., 2016). De plus, la présence d'un contexte congruent permet de modifier le seuil de détection des expressions faciales ambiguës (à savoir des morphs de neutre (0%) à une expression de peur (100%)). Une expression de peur sera perçue à un seuil d'intensité plus bas dans un contexte négatif que neutre ou encore positif (Lee et al., 2012). La surprise étant une expression faciale ambiguë, c'est-à-dire pouvant être évaluée comme positive ou négative, la présence d'un contexte permet de juger la valence de l'émotion plus rapidement (Neta et al., 2011). La présence d'un contexte, notamment le corps, permet également de juger plus précisément de la valence et de l'intensité d'un visage lorsque ce dernier est ambigu (Aviezer et al., 2012a). Selon cette dernière étude, lorsque l'expression atteint son pic émotionnel (niveau d'intensité maximal), les réactions faciales seules ne sont pas diagnostic de la valence affective de la situation (voir figure 8B). Au-delà de ces effets de congruence et d'incongruence, le contexte modifie également la perception des expressions neutres. En effet, un visage n'exprimant aucune émotion présenté dans un contexte négatif ou positif, sera évalué respectivement comme étant plus négatif (Calbi et al., 2017 ; Schwartz et al., 2013 ; Liu et al., 2019) ou bien plus positif (Schwarz et al., 2013 ; Liu et al., 2019).

Afin d'observer cette influence du contexte, il semble cependant qu'une certaine cohérence avec la réalité soit nécessaire, c'est à dire que les conditions expérimentales se

doivent de refléter le plus précisément possible ce que nous observons dans notre vie quotidienne. En effet, si le contexte représente une description situationnelle, une scène visuelle complexe ou encore des visages expressifs, alors celui-ci aura une influence s'il est présenté en amont. Toutefois, si le contexte est représenté par un corps, l'effet de congruence sera d'autant plus important lorsque le visage expressif est présenté simultanément sur le corps, indépendamment du temps de présentation (150 ou 30 ms) (Lecker et al., 2017). Au contraire, lors d'une présentation en séquentiel, en insérant un intervalle de 0 à 300 ms entre la présentation des deux stimuli, aucun effet de congruence n'est observé (Lecker et al., 2017). Ainsi, l'insertion d'une latence limiterait l'influence du contexte (Lecker et al., 2017), ainsi que le non-alignement des stimuli (présentation du visage décalé sur le côté du corps) (Mondloch, 2012), suggérant une intégration de deux sources d'information (contexte et visage). De plus, en situation d'interaction sociale, l'expression faciale d'une personne influence la catégorisation de l'expression faciale de la personne cible avec laquelle elle interagit mais uniquement lorsque les deux personnes sont face à face et non dos à dos (Gray et al., 2017).

Cette influence du contexte au niveau comportemental est également observée dès l'enfance (Theurel et al., 2016 ; Rajhans et al., 2016 ; Mondloch, 2012). En effet, dès l'âge de 5 ans, un contexte de même valence que l'expression faciale perçue permet d'améliorer la performance de reconnaissance des expressions comparativement à l'absence de contexte (Theurel et al., 2016).

Toutefois, une question qui reste en suspens à l'heure actuelle est de savoir si l'intégration des informations du contexte et des visages s'effectue à un stade précoce ou tardif du traitement de l'information visuelle. Selon Aviezer et al. (2011), l'intégration du contexte et de l'expression est automatique, c'est-à-dire incontrôlable et non intentionnelle. Dans cette étude, les auteurs ont montré que le contexte influence la catégorisation des expressions faciales malgré la charge cognitive, mais également malgré une consigne explicite de ne pas prêter attention au contexte. L'étude des mouvements oculaires révèle également une intégration au niveau perceptif, car la présence du contexte modifie les informations préférentiellement fixées par les sujets (Aviezer et al., 2008 ; Xiao et al., 2016). Ce point de vue est remis en cause par Teufel et al., (2019) en utilisant un paradigme, pour lesquels l'intégration des informations serait plus tardive, et donc par conséquent les informations du corps sont traitées dans un premier temps en parallèle et indépendamment des visages. Les études électrophysiologiques en potentiels évoqués, de par la haute résolution spatiale de

cette technique, peuvent apporter d'autres éléments de réponses au décours temporel de l'intégration de ces deux sources d'information.

II. A quelle vitesse le contexte influence-t-il le traitement des expressions faciales ?

Bien que l'influence du contexte soit bien décrite au niveau comportemental, il y a au niveau neuronal un manque de consistance concernant cette influence sur le traitement des expressions tant du point de vue temporel que des effets (Meeren et al., 2005; Righart & De Gelder, 2006; Righart et de Gelder, 2008b; Xu et al., 2015; Frühholz et al., 2009; Hirai et al., 2008, Hietanen & Astikainen, 2013 ; Diéguez-risqco et al., 2013, Diéguez-risqco et al., 2015 ; Mermillod et al., 2018). Les études électrophysiologiques utilisant la technique des potentiels évoqués permettent d'étudier le décours temporel de cette influence.

1. Une influence très précoce (P1) ?

Certaines études mettent en évidence une influence du contexte dès les stades précoces du traitement des expressions faciales, à environ 100 ms après la présentation des stimuli au niveau du composé évoqué P1. Ces effets se traduisent notamment par une amplitude de réponse plus importante lorsque le contexte et l'expression faciale sont de valence opposée (Meeren et al., 2005 ; Hietanen & Astikainen, 2013 ; Werheid et al., 2005). Cependant, si ces effets sont observés à la fois pour la joie, la colère et la peur (Meeren et al., 2005 ; Werheid et al., 2005 ; Hietanen & Astikainen, 2013), ils ne sont pas observés pour la tristesse (Hietanen & Astikainen, 2013). Cet effet d'incongruence est à la fois visible sur des électrodes occipitales et occipito-temporales (Meeren et al., 2005 ; Werheid et al., 2005 ; Hietanen & Astikainen, 2013). Une autre étude met uniquement en lumière une modulation de l'amplitude lors de la présence d'un label social (par exemple « Père attentionné » ou « Schizophrène dangereux ») qu'il soit positif ou négatif contrairement à l'absence de ce label (Mermillod et al., 2018).

Ce composant a été décrit comme étant lié à des processus attentionnels (voir Hillyard & Anllo-Vento, 1998 pour une revue). De ce fait, une hypothèse qui peut être émise concerne les conflits émotionnels dus à des stimuli inattendus et non congruents. La présence de stimuli véhiculant des informations émotionnelles contradictoires (lors des conditions incongruentes) attire plus l'attention que lorsque les mêmes informations sont transmises (en conditions

congruentes). Il n'est cependant pas exclu que cet effet soit lié à des caractéristiques physiques de bas niveau (Rossion & Caharel, 2011).

2. Le stade de l'encodage structural des visages est-il modulé par le contexte ?

Le composant N170, qui culmine à environ 160 ms post-stimulation dans les régions occipito-temporales, est communément associé dans la littérature à l'encodage structural des visages permettant l'extraction d'une représentation faciale (Bentin et al., 1996 ; Eimer, 2000). Concernant ce composant, si dans certaines études, aucun impact du contexte n'est observé (Krombholz et al., 2007 ; Aguado et al., 2019b), d'autres mettent en avant uniquement un effet général de la valence émotionnelle. Par exemple, il est observé une activité plus importante pour les visages sur un corps représentant de la colère que de la peur (Meeren et al., 2005) ou encore pour les scènes négatives plutôt que positives, indépendamment de l'émotion du visage (Righart et de Gelder, 2006 ; Righart & de Gelder, 2008a). Au contraire, d'autres travaux mettent en lumière des effets de congruence (Hietanen & Astikainen, 2013) ou à l'inverse, des effets d'incongruence (Diéguez-Risco et al., 2015 ; Werheid et al., 2005). L'activité neuronale plus importante lorsque le contexte et l'expression sont de même valence est expliquée par une facilitation de l'encodage, car le contexte active automatiquement l'évaluation affective correspondante (Hietanen & Astikainen, 2013). À l'inverse, lorsque le contexte n'est pas de la même valence, les attentes concernant le contexte et l'expression ne correspondent pas, et donc l'amplitude de réponse de la N170 est amplifiée (Diéguez-Risco et al., 2015).

En conséquence, malgré le manque de consistance entre ces études, il semble néanmoins apparaître que le contexte modifie le traitement catégoriel des expressions faciales (Rossion & Caharel, 2011 ; Rossion & Jacques, 2008).

3. Une influence plus tardive dans les stades post-perceptifs

Certaines études révèlent une modulation plus tardive du contexte au niveau des composants EPN (Négativité postérieure précoce – « early posterior negativity », apparaissant à environ 150-250 ms post-stimulation ; Aguado et al., 2019b ; Diéguez-Risco et al., 2015), N2 (apparaissant entre 220 à 350 ms ; Xu et al., 2015), N400 (apparaissant entre 300 et 400 ms ; Hietanen et Astikainen, 2013, Krombholz et al., 2007) ou encore LPP (Late positive potential,

apparaissant entre 450 et 650 ms ; [Aguado et al. 2019a](#) ; [Werheid et al., 2005](#) ; [Hietanen et Astikainen, 2013](#) ; [Xu et al., 2017](#)). Tel que précédemment mentionné pour le composant N170, l'influence du contexte au niveau de ces différents composants électrophysiologiques ne fait également pas consensus dans la littérature. En effet, certains travaux rapportent une activité neuronale plus importante lorsque le contexte et l'expression faciale évoquent des émotions de valence opposée au niveau du composant N2 ([Xu et al., 2015](#)), EPN ([Diéguez-Risco et al., 2015](#)), N400 ([Krombholz et al., 2007](#)) ainsi qu'au niveau de la LPP ([Werheid et al., 2005](#) ; [Hietanen & Astikainen, 2013](#) ; [Diéguez-Risco et al., 2013](#)). Tandis que d'autres études mettent en lumière des effets de congruence (EPN : [Aguado et al., 2019](#) ; N400 : [Hietanen & Astikainen, 2013](#) ; LPP : [Xu et al., 2017](#) ; [Aguado et al., 2019](#)). Ces influences tardives sont expliquées par l'extraction ou l'accès de la signification émotionnelle (sémantique) des stimuli ([Paulmann & Pell, 2010](#)), ou encore par la mise en place de mécanismes top-down ([Hietanen & Astikainen, 2013](#)).

Le traitement neuronal des expressions faciales est dépendant du contexte dans lequel l'expression est présentée. Toutefois bien que faisant encore débat, il semblerait que l'intégration des expressions faciales et du contexte apparaisse dès les stades précoces. Les études électrophysiologiques de par la faible résolution spatiale de cette technique ne permettent pas de mettre en avant les régions cérébrales impliquées, ce que nous allons aborder dans la partie suivante.

III. Quelles sont les régions cérébrales impliquées dans l'intégration du contexte et des émotions ?

Les études en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) mettent en lumière que plusieurs régions cérébrales semblent avoir une activation différente selon le contexte dans lequel est présentée l'expression faciale. Au-delà d'une activation spécifique, les interactions entre certaines régions semblent également entrer en jeu. Ainsi, des expressions ambiguës, telles que la surprise (parfois évaluée comme positive ou négative), ou encore une expression neutre, entraînent des activations différentes selon le contexte. [Kim et al. \(2004\)](#) mettent en avant une plus grande activation au niveau de l'amygdale, du gyrus fusiforme, du gyrus orbital, du gyrus parahippocampique, du gyrus précentral de l'hémisphère gauche ainsi que des cortex frontal inférieur, piriforme et temporal supérieur de l'hémisphère

droit lorsqu'une expression de surprise est associée à un contexte négatif. À l'inverse, selon une autre étude (Schwarz et al., 2013), l'amygdale n'est pas modulée par la valence du contexte lors du traitement d'expression neutre mais le gyrus précentral droit est plus activé lorsque le visage est précédé par un contexte négatif. De plus, il a été montré que lorsque l'expression faciale et le contexte sont de même valence, un large réseau comprenant l'amygdale, le gyrus fusiforme, l'hippocampe, le pôle temporal à droite ainsi que l'insula (bilatéralement) est activé (Mobbs et al., 2006). Le cortex préfrontal ventro-médian est quant à lui plus activé lorsque la valence émotionnelle de la scène et celle de l'expression faciale sont opposées (Mobbs et al., 2006). Lors du conflit émotionnel, la connectivité du cortex cingulaire antérieur dorsal avec le cortex préfrontal dorsolatéral et l'amygdale augmente dans l'hémisphère droit, tandis que la connectivité diminue avec le cortex cingulaire antérieur ventral bilatéralement (Comte et al., 2016). Bublatzky et al. (2020) explicitent quant à eux différents stades dans l'intégration du contexte et des expressions. Un premier stade, précoce, s'opère au sein du cortex pariétal gauche, lorsque les expressions présentent une faible intensité et sont donc difficiles à reconnaître mais qu'il n'y a pas de conflit. Le second, plus tardif, prend place au sein du cortex préfrontal ventro-lateral et du pôle temporal lors des conditions incongruentes. Ce décours temporel est également décrit dans les études électrophysiologiques, par l'utilisation des méthodes de localisation de source. Le cortex occipito-temporal inférieur et une source plus antérieure (probablement l'insula) semblent impliqués vers 150-200 ms après la présentation des stimuli (Werheid et al., 2005). Plus tardivement, plusieurs sources potentielles dont le cortex prémoteur, l'aire motrice supplémentaire, le lobe pariétal, le cortex sensorimoteur, le gyri cingulaire postérieur et moyen ainsi que des régions plus frontales (le gyrus frontal inférieur) semblent impliquées entre 494 et 702 ms post-stimulation (Calbi et al., 2019).

Par conséquent, un vaste réseau semble impliqué dans l'intégration des expressions faciales émotionnelles et du contexte. Parmi les structures sous-tendant cette intégration, nous retrouvons les structures impliquées dans le traitement des expressions faciales abordées dans le chapitre précédent. Toutefois, les discordances concernant le type d'influence, à savoir effet de congruence très précoce ou bien d'incongruence dans certaines études peuvent être dues à plusieurs facteurs.

IV. Quels facteurs peuvent moduler l'influence du contexte ?

Plusieurs facteurs semblent toutefois influencer les effets observés, des facteurs méthodologiques d'une part, tels que la tâche utilisée (Aguado et al., 2018, 2019b), la similarité perceptive des expressions (Aviezer et al., 2008 ; Reschke et al., 2018 ; Mondloch, 2012), et l'intensité des expressions (Bublitzky et al., 2020), mais aussi les traits de caractère individuel (Lee et al., 2012; Ko et al., 2011), et la culture d'autre part (Ito et al., 2013 ; Masuda et al., 2008, Hess et al., 2016).

En ce qui concerne la tâche, une tâche de jugement de la valence n'entraîne qu'une faible modulation du contexte sur le traitement des expressions au niveau comportemental contrairement à des tâches de catégorisation des expressions et de jugement de congruence (Aguado et al., 2018). En effet, selon ces auteurs il est nécessaire de distinguer l'effet de congruence émotionnelle de l'effet de congruence affective. L'effet de congruence affective est en lien avec l'approche dimensionnelle (Russel, 1987), selon laquelle nous pouvons catégoriser les émotions selon deux axes que sont la valence et l'éveil. L'effet de congruence émotionnelle serait quant à lui lié à l'approche catégorielle des émotions de base (Ekman, 1993 ; Ekman & Friesen, 1978). Prenons comme exemple une expression faciale de peur superposée sur une scène visuelle représentant du dégoût. Dans ce cas de figure, nous pouvons conclure à une congruence affective puisque les deux stimuli reflètent des émotions de même valence, mais à une incongruence émotionnelle puisque les émotions de base sont différentes. La tâche modulerait également les réponses neuronales observées. A titre d'exemple, une tâche de jugement de congruence entraîne un effet de congruence plus important au niveau de certains composants électrophysiologiques (EPN et LPP) comparativement à une tâche de catégorisation (Aguado et al., 2019b). De la même façon, Barrett & Kensinger (2010) ont montré que les informations contextuelles sont d'autant plus nécessaires lorsque les sujets doivent catégoriser les expressions faciales comparativement à un jugement d'approche ou d'évitement en utilisant une tâche mnésique. De plus, lorsque les sujets n'ont pas à réaliser une tâche spécifique sur l'expression faciale, par exemple un jugement de genre (Liu et al., 2019) ou une tâche de décision d'orientation (Righart & DeGelder, 2006), les effets de congruence et d'incongruence ne sont pas observés au niveau comportemental mais des modulations neuronales sont observées sur les composants évoqués.

Le choix des stimuli est un élément pouvant également moduler l'effet du contexte, notamment en ce qui concerne le type d'émotion et l'intensité des expressions utilisées. Par exemple, une expression de dégoût sera moins bien catégorisée lorsque le contexte reflète de la colère contrairement à de la peur ou de la tristesse (Aviezer et al., 2008). Mondloch et al., (2012) émettent cependant une réserve concernant les similarités perceptives. L'influence n'est pas symétrique, un corps représentant la peur influence plus la catégorisation d'un visage triste que l'inverse. Concernant l'intensité des stimuli, un effet d'incongruence est observé lorsque les stimuli sont facilement reconnaissables, c'est-à-dire d'intensité moyenne alors qu'un effet de congruence est observé lorsque les émotions sont plus difficilement reconnaissables, c'est-à-dire avec une faible intensité (Bublitzky et al., 2020).

Concernant les traits de caractère des participants, les personnes ayant une personnalité dotée d'un système d'inhibition du comportement (BIS) élevé seraient plus sensibles au contexte négatif que les personnes dotées d'un système d'activation du comportement (BAS) élevé alors plus sensibles au contexte positif (Lee et al., 2012). D'un autre côté, Ko et al., (2011) ne relèvent pas de modulation par l'anxiété, le niveau d'éducation, de vocabulaire, mais une modulation par le niveau de stress. Lorsque les participants ont un niveau de stress élevé les auteurs n'observent plus de modulation du contexte sur l'évaluation de l'intensité des expressions faciales. Selon Ko et al. (2011), ces résultats sont consistants avec une restriction du champ attentionnel au bénéfice des informations centrales (voir revue de Mather, 2007 citée par Ko et al., 2011).

Enfin, il semblerait que l'influence du contexte soit dépendante de la culture (Masuda et al., 2008 ; Ito et al., 2013 ; Hess et al., 2016 ; Ko et al., 2011). Dans la culture asiatique, les individus sont influencés à la fois par des visages expressifs et des scènes visuelles tandis que dans la culture occidentale (américaine), les individus sont uniquement influencés par les scènes visuelles (Ito et al., 2013). Ces différences peuvent s'expliquer par les représentations culturelles. Les personnes de culture occidentale (américaine) perçoivent les émotions comme des sentiments individuels alors que les personnes de culture japonaise perçoivent les émotions comme indissociables des sentiments du groupe (Masuda et al., 2008). Ces différences se reflètent sur les descriptions subjectives des participants, les sujets japonais rapportent que leurs jugements des visages expressifs ont été influencés par le contexte (des personnages) alors que l'inverse est rapporté par les sujets américains. De même, par le biais de l'enregistrement des mouvements oculaires, cette même étude (Masuda et al., 2008)

montre une fixation, dans la première seconde, du personnage central dans les deux cultures. Cependant, dès la deuxième seconde, les sujets japonais allouent leur attention sur le contexte, ce qui n'est pas le cas pour les sujets américains. Toutefois, certains traits de caractère peuvent être médiateurs de ces effets, notamment le niveau d'interdépendance. En effet, des différences culturelles entre les Grecs et les Allemands seraient liées notamment à un niveau plus grand d'interdépendance chez les Grecs ([Hess et al., 2016](#)).

Pour conclure, la présence d'un contexte, qu'il soit une scène visuelle, un corps expressif ou encore des descriptions verbales de situation, entraîne des modulations à la fois comportementales et neuronales du traitement des expressions. Notamment le traitement des émotions à partir du visage tend à être facilité lorsque les informations véhiculées par ce visage et le contexte sont les mêmes. Toutefois, les mécanismes neuronaux sous-tendant les effets clairement décrits au niveau comportemental semblent à l'heure actuelle encore mal compris.

Problématique

A travers la revue de littérature que nous venons d'exposer, il ressort que l'être humain a développé une impressionnante expertise pour reconnaître et discriminer les expressions faciales. Toutefois, malgré l'abondance des études réalisées sur les mécanismes cognitifs et neuronaux qui sous-tendent la perception des expressions, de nombreux points restent encore à préciser. Qui plus est, nous avons souligné que la majorité des études ont été menées par le biais de stimuli très éloignés des conditions dans lesquelles les visages sont perçus dans la vie quotidienne. Par exemple, les visages sont présentés sur des fonds homogènes gris, dénués de tout contexte mais aussi de façon statique et véhiculent parfois des expressions faciales exagérées (Tracy & Robbins, 2008 ; Ahmed et al., 2018 ; Rellecke et al., 2012 ; Calvo & Beltran, 2013 ; Hinojosa et al., 2015). Si récemment les études comportementales et en neuroimagerie ont commencé à s'intéresser à l'aspect dynamique des émotions véhiculées par un visage (Yitzhak et al., 2018 ; Recio et al., 2017 ; Zinchenko et al., 2018 ; Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018 ; Poncet et al., 2019), elles comportent cependant des temps de présentation qui demeurent long (par exemple 1000 ms, Simon et al., 2008). Il apparaît néanmoins intéressant d'explorer les expressions faciales en utilisant une présentation dynamique, notamment d'un point de vue des implications cliniques éventuelles. Une telle présentation a par exemple permis de montrer une amélioration de la reconnaissance des émotions chez des patients atteints de la maladie de Parkinson en comparaison à une présentation statique (Kan et al., 2002), ce qui pourrait permettre de développer de nouveaux outils d'évaluation plus sensibles aux troubles des patients. Or, cet aspect dynamique est à ce jour peu étudiés dans la littérature et de nombreuses interrogations persistent. Au-delà de cet aspect, la prise en compte de l'influence d'un contexte (qu'il soit visuel, auditif ou olfactif) dans certains travaux (Xu et al., 2015 ; Watson et al., 2014 ; Leleu et al., 2015a) est également d'un apport indéniable à la compréhension des mécanismes sous-tendant la perception des expressions faciales émotionnelles. Toutefois, alors que les études comportementales soulignent une facilitation de la reconnaissance des expressions faciales lorsque le visage et le contexte véhiculent la même émotion, les résultats des études électrophysiologiques en potentiels évoqués sont pour le moins divergents tant au niveau du décours temporel que des

effets au niveau des composantes évoquées ([Mermillod et al., 2018](#) ; [Righart & de Gelder, 2008a](#) ; [Aguado et al., 2019b](#)).

Sur la base de ces constats, l'objectif de cette thèse est d'étudier les mécanismes impliqués dans la perception des expressions faciales émotionnelles sous un angle plus écologique, c'est-à-dire en tentant, dans la mesure des contraintes de l'expérimentation, de nous rapprocher des conditions dans lesquelles nous percevons les visages dans la vie quotidienne. Ainsi, nous nous sommes plus particulièrement intéressés à l'influence du contexte visuel mais également à la perception du changement dynamique et rapide des émotions.

Pour ce faire, nos études ont été menées par le biais d'enregistrements électroencéphalographiques (EEG) qui s'avèrent particulièrement adaptés pour étudier la perception dynamique des expressions, notamment grâce à leur haute résolution temporelle. En outre, couplée à l'enregistrement de l'activité cérébrale (EEG), nous avons utilisé l'approche de stimulation visuelle périodique rapide ([Rossion, 2014](#)). Celle-ci repose sur la présentation répétée de stimuli visuels à une fréquence constante, de sorte que la réponse électrophysiologique mesurée par l'électroencéphalogramme (EEG) sur le scalp oscille à cette même fréquence. Par comparaison aux potentiels évoqués traditionnellement utilisés, cette approche présente plusieurs avantages : un rapport signal-bruit élevé, ainsi qu'une réponse rapidement (quelques minutes d'enregistrement suffisent) et facilement quantifiable (amplitude du signal EEG à la fréquence de stimulation).

La stimulation visuelle périodique rapide, combinée à l'EEG, s'est révélée être une méthode de premier choix pour atteindre nos objectifs. D'une part, afin d'étudier l'impact du contexte sur la perception des expressions faciales, elle permet, par l'utilisation d'une double fréquence de stimulation, de présenter les stimuli (scènes visuelles complexes et visages expressifs) simultanément. De cette façon, il est alors possible de caractériser objectivement les activités cérébrales recueillies indépendamment pour chaque type de stimuli, mais également de mettre en évidence des réponses d'intermodulation qui serait un marqueur d'intégration de ces deux sources d'information. D'autre part, la stimulation visuelle périodique rapide s'avère également adaptée pour caractériser la détection du changement dynamique et rapide des émotions en présentant cette fois-ci des séquences de visages neutre (sans émotion) à une fréquence donnée (par exemple, 6 Hz, c'est-à-dire 6 images par seconde) et en insérant périodiquement des visages expressifs (par exemple toutes les cinq images,

c'est à dire à une fréquence de $6 \text{ Hz}/5 = 1,2 \text{ Hz}$), permettant par ce biais de caractériser la réponse à la fois à l'ensemble des visages mais également au changement d'émotion. Enfin, la stimulation visuelle périodique rapide, par son couplage à des enregistrements intracérébraux (stéréo-électroencéphalographie – SEEG), apporte par ailleurs des éclaircissements sur les bases neuronales qui sous-tendent le traitement des expressions faciales. La SEEG, basée sur l'implantation d'électrodes intracérébrales, permet en effet de recueillir des mesures électrophysiologiques en profondeur, disposant ainsi d'une excellente résolution tant sur le plan temporel que spatial. Cette méthodologie s'avère ainsi tout à fait pertinente pour répondre à nos interrogations.

Ainsi, par le biais de protocoles expérimentaux originaux reposant sur l'approche de stimulation visuelle périodique rapide combinée à des enregistrements électrophysiologiques (en surface et en profondeur), la présente thèse, reposant sur **trois études expérimentales**, vise à apporter une contribution nouvelle et significative à la compréhension des mécanismes cognitifs et neuronaux impliqués dans la perception des expressions faciales émotionnelles. La première porte sur l'influence d'un contexte visuel (scènes de valence positive et négative) sur la perception des expressions ainsi que sur les mécanismes qui sous-tendent l'intégration de ces deux sources d'information (**Expérience 1**). La seconde explore la capacité du cerveau humain à discriminer des changements dynamiques et rapides d'émotions exprimées naturellement par des individus photographiés dans leur vie quotidienne (**Expérience 2**). La troisième concerne l'implication et le rôle de deux régions clés, l'amygdale et le gyrus fusiforme latéral, dans la détection de changements dynamiques et brefs des visages expressifs (**Expérience 3**).

Contributions expérimentales

Chapitre 1 :

Integration of emotional expressions and visual scenes: evidence from concurrent stimulation with electroencephalographic frequency-tagging (Expérience 1)

L'expérience présentée ici a fait l'objet de deux communications affichées (dont une avec acte *) :

***Matt S.**, Liu-Shuang J., Lighezzolo-Alnot J., Maillard L., Rossion B., Caharel S., (Mai 2018). An objective signature of emotional expressions and context integration within a single glance: evidence from electroencephalographic frequency-tagging. *Annual Meeting of the Vision Sciences Society (VSS)*. St. Pete Beach: Florida. (Conference abstract: *Journal of Vision*, 18, 908. doi:10.1167/18.10.908).

Matt S., Liu-Shuang J., Lighezzolo-Alnot J., Maillard L., Rossion B., Caharel S., (Octobre 2018). Emotional expressions and context integration at a single glance: an objective signature with electroencephalographic frequency tagging. *Forum Groupement De Recherche sur la vision (GDR vision) – Evènement Institut Neurosciences et Cognition. Paris.*

Synthèse de l'article

Au cours de ces dernières décennies, les études s'intéressant aux expressions faciales émotionnelles ont étudié les mécanismes cognitifs et neuronaux sous-tendant le traitement des expressions par le biais d'images prototypiques (expressions exagérées posées par un acteur) en dehors de tout contexte (arrière-plan homogène). Ces études se sont largement inspirées de la théorie des émotions de base d'Ekman (Ekman, 1992) selon laquelle six émotions (le dégoût, la peur, la joie, la tristesse, la colère et la surprise) sont reconnues universellement. Plus récemment, l'étude des expressions faciales au sein d'un contexte, qu'il soit visuel, auditif ou encore olfactif, a permis de mettre en évidence une influence de ce dernier sur le traitement des expressions faciales. Ainsi, au niveau comportemental, il est

communément observé à travers les recherches des réponses plus précises et rapides lorsque le visage et le contexte véhiculent la même émotion (effet de congruence) et à l'inverse, des réponses moins précises et rapides lorsque les émotions véhiculées sont de direction opposée (Yamashita et al., 2016 ; Righart et de Gelder, 2008a ; Aviezer et al., 2011; Ito et al., 2013). Toutefois, la revue de littérature révèle, au niveau neuronal, un manque de consistance dans les résultats. En effet, si certaines études mettent en lumière des effets précoces (composantes évoquées P1 et N170) (Meeren et al., 2005 ; Hietanen & Astikainen, 2013 ; Diéguez-Risco et al., 2015 ; Werheid et al., 2005), pour d'autres, les effets apparaissent au cours des stades post-perceptifs, (Early Posterior Negativity - EPN, N2, N400 ou encore de la Late Positive Potential – LPP) (Aguado et al., 2019a, 2019b ; Diéguez-Risco et al., 2015 ; Xu et al., 2015). Cependant, une fois de plus, ces résultats sont très disparates, certains mettant en lumière des effets de congruence (une amplitude de réponse plus importante lorsque les émotions véhiculées sont les mêmes), alors que d'autres en revanche observent des effets d'incongruence.

Dans ce contexte, l'objectif de cette présente étude est d'apporter des éclaircissements sur l'influence du contexte (des scènes visuelles complexes) sur la perception des expressions faciales ainsi que de l'intégration neuronale de ces deux stimuli qui est encore largement méconnue à l'heure actuelle. Pour ce faire, un enregistrement électroencéphalographique (EEG) est réalisé durant un paradigme de stimulation visuelle périodique rapide (dont la méthodologie générale et les avantages ont été abordés au cours du chapitre 2, dans la partie II.2). Ce dernier permet de présenter simultanément les visages et les scènes à des fréquences de stimulation différente ($f_1 = 4,6$ Hz et $f_2 = 6$ Hz). Les fréquences sont contrebalancées afin d'éviter que les effets observés puissent être attribués à la vitesse de présentation spécifique des stimuli. Ainsi, par le biais de ce paradigme, il est alors possible de superposer les visages sur les scènes visuelles. Différentes séquences de 60 secondes chacune sont ainsi créées durant lesquelles des visages de différentes identités exprimant la même émotion (soit le dégoût, la peur ou la joie) sont superposés sur des scènes de valence soit positive, soit négative (soit 6 conditions au total). Ce paradigme est particulièrement intéressant car il nous permet de déterminer les réponses spécifiques aux expressions faciales et aux scènes mais également l'intégration de ces deux stimuli. En effet, les réponses EEG aux fréquences de présentation des images (4.6 Hz et 6 Hz) reflètent le traitement visuel général des visages et des scènes, tandis que la somme des réponses de

l'intermodulation (c'est-à-dire la différence ou la somme des fréquences de base soit par exemple $f_2-f_1 : 6 - 4.6 \text{ Hz} = 1.4 \text{ Hz}$) est un marqueur de l'intégration entre les expressions faciales émotionnelles et le contexte dans lequel elles sont présentées. Dans un premier temps, nos analyses, au niveau du groupe, révèlent une implication de régions cérébrales distinctes pour le traitement des expressions et des scènes visuelles complexes (sites occipito-temporaux pour les visages et medio-occipitaux pour les scènes). De plus, les stimuli négatifs (scènes et expressions de dégoût en particulier) entraînent des amplitudes de réponse plus importantes dans ces régions que les stimuli positifs. Enfin, un résultat particulièrement intéressant concerne la mise en évidence des composants de l'intermodulation au niveau des régions occipito-temporales droites, apportant ainsi une preuve objective de l'intégration perceptive des expressions faciales et du contexte émotionnel. Toutefois, la modulation selon la congruence entre le contenu émotionnel des visages et des scènes se limite aux expressions de joie et de peur superposées sur les scènes négatives. Ces différents résultats sont discutés ci-après au regard de la littérature.

Mots clés : Expression faciale, Scènes émotionnelles, Perception, Stimulation Visuelle Périodique Rapide, EEG

I. Introduction

Emotions are conveyed in different way in our daily life. We can readily extract someone's emotional state from their face but also from their body posture or the intonation and the prosody of their voice. Emotions can also be conveyed by other sources such as the environmental context, the odors, the sounds or indirectly by the content of read or heard words or sentences. All of these emotional cues have an important role for social interaction and guide our behaviors. Past research has mainly focused on emotion perception from one source at a time, i.e. how emotions are perceived from a face presented in isolation or how emotions are perceived from an emotional scene. However, in real life, emotional faces of people around us are not seen in isolation and taking into account the contextual information to assess the emotional state of people can be critical; for example, if we see somebody crying in a church, it could be interpreted as reflecting happiness or sadness, depending on the context, a wedding or a funeral, respectively. Historically, [Goodenough & Tinker \(1931\)](#) and [Munn \(1940\)](#) were interested in the context in which facial emotion perception occurs, in

order to challenge the assumption that a person's emotional state could be extracted solely on the basis of objective facial features (Ekman, 1993; Ekman & Friesen, 1978). However, it is only recently that the influence of a context on facial emotional expression perception has been systematically investigated in studies using either visual body cues (Meeren et al., 2005; Aviezer et al., 2011), sentences (Aguado et al., 2019), odors (Leleu et al., 2015; Leppänen and Hietanen, 2003), other surrounding faces (Masuda et al., 2008), or colored backgrounds (Frühholz et al., 2009) and emotional scenes (Aviezer et al., 2008; Righart & De Gelder, 2008a, 2008b) (see Barrett et al., 2011; Aviezer et al., 2017 for reviews) as context.

Overall, behavioral studies have highlighted (in)congruency effects underpinned by better and faster recognition when the face and the visual context convey the same emotion or, on the contrary, by a worse and slower recognition when the face and the context convey an emotion of opposite valence (Yamashita et al., 2016; Righart et de Gelder, 2008a; Aviezer et al., 2011; Ito et al., 2013). Congruency effects between the valence of the facial expression and its emotional context have been observed from the age of 5 years, and is thought to improve the recognition of the emotions (Theurel et al., 2016).

This issue has also been addressed with EEG studies, which have the advantage of not requiring explicit emotional processing (e.g. Lindquist & Gendron, 2013 for a review). However, event-related potential (ERP) studies have revealed a lack of consistency in their findings about the influence of the context on emotional faces processing: whereas some study found a congruency effect on the N170 component (Hietanen & Astikainen, 2013), others found an incongruence effect (Diéguez-risqco, 2015) or only an effect of general arousal (i.e., a larger N170 amplitude for all the emotional expressions in negative scenes) (Righart & De Gelder, 2008a). These inconsistencies could be due to the use of distinct paradigms to investigate the effect of the context on face perception. While some studies have used a simultaneous presentation of the face and the context, i.e., a face superimposed either on a complex visual scene (Righart et De Gelder, 2008a, 2008b) or on an emotional body (Meeren et al., 2005), other studies have used affective priming (Hietanen & Astikainen, 2013; Diéguez-risqco, 2015; Aguado et al., 2019a, 2019b). Another explanation for the discrepancy between results could come from the variety of tasks used across the studies, such as categorization of the emotional faces (Meeren et al., 2005; Barrett & Kensinger, 2010), congruency judgement between the context and the faces (Aguado et al., 2018) or of the emotional valence (Aguado et al., 2018; Mermillod et al., 2018).

Irrespective of these discrepancies, an outstanding issue is whether these behavioral or electrophysiological effects reflect interactions between distinct representations of facial emotional expressions and their spatial context, or if these representations are truly integrated into an amodal emotional response.

The goal of the present study was to clarify the automatic integration of facial emotion and their spatial context and to provide answer to the specific question above by means of EEG frequency-tagging. In comparison to standard ERP studies, presenting stimuli at a periodic and often a relatively fast rate leads to electrophysiological responses identified objectively (i.e., at pre-defined frequencies) in the EEG spectrum, typically with a very high signal-to-noise ratio (SNR) and objectivity (i.e. response of interest is defined before the testing by the chosen stimulation frequency rate) (Regan, 1966; Norcia et al., 2015).

Most interestingly for the present purpose, this approach allows simultaneous presentation of two (or more) types of stimuli at different frequencies (e.g., two frequencies: F1 & F2), to concurrently measure the brain's response to each stimulus stream (f1 and harmonics vs. f2 and harmonics; Regan, 1973; Norcia et al., 2015 for review). Using this approach with synthetic images portraying a simple texture-defined figure and a frequency-tagging paradigm to monitor neural responses to figure and background regions separately, Appelbaum and colleagues (2006) found distinct neuronal networks responsible for the processing of each region (i.e., lateral occipital for the figure and medial occipital for the background). Using a similar approach with natural visual stimuli, Martens et al. (2011), analyzed the effects of semantic consistency and inconsistency between background and object on frequency-tagged EEG amplitudes and topography, showing that responses related to background processing showed higher amplitudes in the consistent as opposed to the inconsistent condition, whereas object-related SSVEPs showed the reversed pattern of effects.

Inspired by these studies but with a different approach implying the presentation of *different* stimuli at each stimulation cycle (following Rossion & Boremanse, 2011), here we concurrently presented human facial expressions and emotional scenes with two stimulation frequency tags (e.g. scenes flickering at F1, and emotional expression flickered at F2). In this way, we aimed at measuring the brain responses separately to the scenes and to the emotional expressions to test for congruency effects of concurrently presented stimuli (e.g.,

happy facial expressions with emotionally positive natural scenes vs. emotionally negative scene).

In addition, we also aimed at characterizing the nature of nonlinear interactions (e.g., $nf1 + nf2$ or $nf1 - nf2$) between the two frequency-tagged regions (Appelbaum et al., 2008; see also Boremanse & Rossion, 2013; 2014 for two facial parts). Neural activity at these intermodulation components, i.e. frequencies not presented in the stimulation, appear only if there is a neuronal population that receive inputs from the two stimuli (Zemon & Ratliff, 1984; Victor & Conte, 2000; Appelbaum, Wade, Pettet, Vildavski, & Norcia, 2008; Giani et al., 2012; Boremanse & Rossion, 2013; 2014; see Gordon et al., 2019 for review). In order to quantify the integration of emotional faces and scenes, we used three basic emotions (*Disgust, Fear and Happiness*) and two valences of scenes (*Positive and Negative*).

We hypothesized first that negative facial expressions (Disgust and Fear) and scenes should lead to higher neural responses (Keil et al., 2001; Turano et al., 2017; Dzhelyova et al., 2017) than positive expressions and scenes, and this in distinct brain regions for each type of stimulus (Sabatinelli et al., 2011). Second, in line with previous observations (Hietanen & Astikainen, 2013), we hypothesized to disclose (in)congruency effects between faces and scenes (i.e., higher or lower responses for Happy expressions in positive scenes than in negative scenes). Finally, we expected a higher amplitude of the IM components during congruent condition viewing between facial expressions and scenes.

II. Methods

1. Participants

Seventeen participants (8 males, mean age = 22.49 years, SD = 1.58 years, one left-handed) provided signed and informed consent and were paid for their participation in the experiment, which was approved by the ethical committee of the University of Louvain. None of the participants reported any history of psychiatric or neurological disorders, and all reported normal or corrected-to-normal vision.

2. Stimuli

For emotional faces, 57 images (different identities, 27 males) from three datas were selected (35 images from Karolinska Directed Emotional Faces (KDEF; Lundqvist, Flykt, & Öhman, 1998), 20 from the Radboud Faces Data (RaFD; Langner, Dotsch, Bijlstra, Wigboldus, Hawk, & van

Knippenberg, 2010), and two images from the Psychological Image Collection at Stirling (PICS; pics.stir.ac.uk)). For each identity, disgust, fear and happy emotional expression were selected, resulting in 57 images for each facial expression. Faces were cropped and replaced on a transparent background.

For scenes images, 128 positive scenes and 128 negative scenes from three datasets were selected in order to be used for emotional background. For negative scenes, 60 images were selected from the du Nencki Affective Picture System (NAPS; Marchewka, Żurawski, Jednoróg, Grabowska, 2014), 34 images from the Geneva Affective Picture Data (GAPED : Dan-Glauser, & Scherer, 2011) and 34 images from the International Affective Picture System (IAPS; Lang, Bradley, & Cuthbert, 1999). For positive scenes, 40 were selected from the NAPS, 58 images from the GAPED and 30 from IAPS. Luminance and global contrast of positive and negative scenes did not differ significantly (Luminance: $t = 1,51$; $p = .134$; Contrast: $t = 1,67$; $p = .097$).

3. Procedure

Participants were seated in a dimly lit room after electrode cap placement at a viewing distance of 80 cm from a computer monitor (LED screen (BenQXL2420T) with a 1920 x 1080 pixels resolution and a 120 Hz refresh rate). During stimulation, both stimuli (scenes and faces) appeared in the center of the screen. Emotional scenes displayed with 638 pixels x 478 pixels resolution and a size of 12.05 x 9.04 degrees of visual angle at this distance while facial expressions displayed with 149 x 160 pixels resolution and a size of 2.82 x 3.03 degrees of visual angle at this distance. To ensure that participants paid attention to the images, a central fixation cross appeared at the center of the face stimuli, and participants were instructed to detect each color change of the cross, which appeared randomly (12 times during a sequence, lasting 200 ms, from blue to red).

Pictures of faces and scenes were presented concurrently (i.e., overlapping of facial expression on a complex visual scene), using two stimulation frequencies (see e.g., Appelbaum et al., 2006; 2008; Martens et al., 2011). Each stimulation sequence started with a variable duration of 2-5 s of a blank screen, followed by 60 s of stimulation sequence and 2-5 s of a blank screen. Images were presented at two rates of stimulation, $F1 = 4.6147$ Hz (rounded to 4.6 Hz) and $F2 = 5.9991$ Hz (rounded to 6 Hz) (i.e. respectively, approximately 5 images per second and 6 images per second, corresponding to an image presentation duration of ≈ 217 ms and ≈ 167 ms) (Figures 1A). Frequency rates were counterbalanced between faces and scenes. Images were presented through a sinusoidal contrast modulation. The maximum of

the contrast was different for facial expression (90%) and scenes (100%) in order to visualize visual scenes in background. The full luminance value of the stimulus was reached for each pixel of the images after half a cycle, approximately 108 ms $((1000/4.6)/2)$ and 83 ms $((1000/6)/2)$ after the stimulus onset when the images were respectively presented at F1 and F2. In order to avoid low-level repetition effects, the size of face images randomly varied between 80 % and 120 % at every stimulation cycle.

Three *congruent* conditions (i.e., faces and scenes conveying the same valence of emotion: disgust superimposed on negative scenes, fear superimposed on negative scenes, happiness superimposed on positive scenes) and three *incongruent* conditions (i.e. faces and scenes conveying different valence of emotion: disgust superimposed on positive scenes, fear superimposed on positive scenes, happiness superimposed on negative scenes) were created (Figure 1B). Therefore, there were twelve conditions in total: 2 emotional scenes (positive and negative), 3 facial expressions (Disgust, fear and Happiness) and 2 stimulation frequencies (F1 = 4.6 Hz and F2 = 6 Hz). Each condition was repeated 2 times, resulting in 24 sequences. Four blocks of 6 sequences were created corresponding to an emotional expression (one expression) superimposed on a complex visual scene (one valence): 2 blocks with scenes flickering at 4.6 Hz and facial expressions at 6 Hz and for the 2 remaining blocks, stimulation frequencies were reversed. Blocks and sequences order was randomized for every participant.

In order to quantify brain responses to emotional expressions and scenes, responses at stimulation frequencies ($f_1 = 4.6$ Hz and $f_2 = 6$ Hz) and their harmonics ($2f_1 = 9.2$ Hz, $3f_1 = 13.8$ Hz etc. and $2f_2 = 12$ Hz, $3f_2 = 18$ Hz etc.) were considered. In order to quantify the integration responses to emotional expressions and scenes i.e. intermodulation (IM) components, only frequencies corresponding to the difference of the fundamental frequency and its harmonics (i.e. $f_2 - f_1 = 6 - 4.6 = 1.4$ Hz; $2f_1 - f_2 = 2 \times 4.6 - 6 = 3.2$ Hz; etc.) and to the sum of the fundamental frequency and its harmonics (i.e. $f_1 + f_2 = 10.6$ Hz; $2f_1 + f_2 = 15.2$ Hz; etc.) were considered.

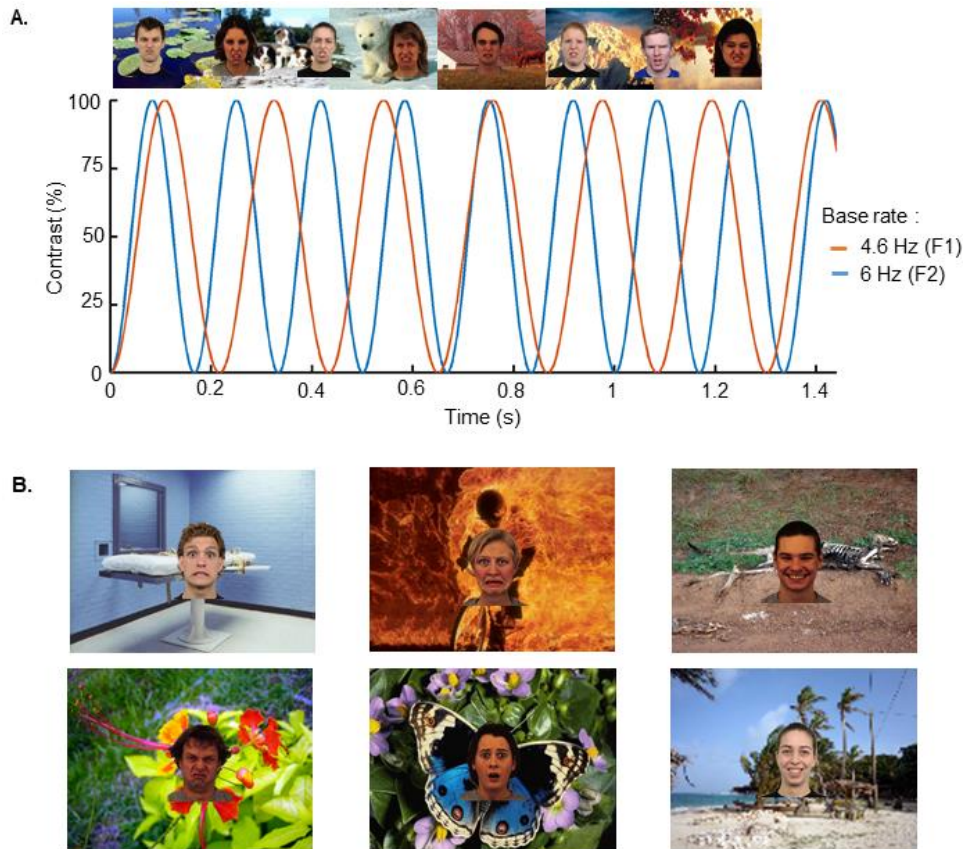


Figure 1. Stimuli and experimental design. **A.** Example of a sequence with the two stimulation frequencies, scenes (positive valence in this example) flickering at $F1 = 4.6$ Hz (orange line) and facial expressions (disgust in this example) at $F2 = 6$ Hz (blue line). The two stimulation frequencies were counterbalanced in order to avoid an effect of the stimulation frequencies. **B.** Illustration of the six conditions, the upper part representing negative scenes and the lower part representing positive scenes with the superimposed facial expression of disgust, fear and happiness (from left to right respectively). Note that due to the sinusoidal contrast modulation, faces and scenes most often overlapped at various levels of contrast, so that the scenes were clearly visible behind the face stimuli.

4. EEG Acquisition

Electroencephalographic (EEG) activity was recorded using a BIOSEMI Active-Two (common mode sense active electrode was used as reference and driven right leg passive electrode was used as ground) amplifier system (BioSemi, Amsterdam, Netherlands) with 128-channels, including both standard 10-20 system locations and additional intermediate position. Continuous EEG was sampled at 512 Hz. Electrode offset was reduced under reduced under $\pm 30 \mu\text{V}$ for each individual electrode. Eye movements were recorded with 4 external electrodes, 2 electrodes for vertical eye movements (above and below the right eye) and 2 electrodes for horizontal eye movements (corner of each eye).

a. EEG Analysis

All EEG processing steps were carried out using Letswave 5 (<http://nocions.webnode.com/letswave>) and Matlab R2014a (The Mathworks).

b. Preprocessing.

The continuously recorded data were first filtered using a bandpass filter at 0.01-120 Hz (Butterworth filter, fourth order) and then resampled to 256 Hz to save disk space and reduce computational load. The data were then cropped into 64 s segments (2 s before and 2 s after each stimulation sequence). No blink correction was applied since no any participant blinke above 0.1 times/ s on average (average number of blinks across participants = 0.08, SD = 0.06). Next, noisy or artifact-ridden channels were re-estimated using linear interpolation of the 3 nearest spatially neighboring electrodes (not more than 5% of the electrodes, on average 2.06 electrodes were interpolated across participants). All data segments were re-referenced to a common average reference.

c. Frequency-domain analysis.

Preprocessed data segments were cropped down to an integer number of the two stimulation frequencies (F1 and F2) and also to the smallest intermodulation frequency ($F2-F1=5.9991-4.6147 = 1.3844$ Hz) (Boremanse & Rossion, 2014). These cropped segments began immediately after the blank screen and until approximately 55.91 s (≈ 56 s, 258 cycles, 14313 time bins in total) for F1 (4.6147 Hz cycles), until 55.84 s (≈ 56 s, 335 cycles, 14295 time bins in total) for F2 (5.9991 Hz cycles) and until 55.62 s (≈ 56 s, 77 cycles, 14239 time bins in total) for the intermodulation component (1.3844 Hz cycles). For each of the 3 integer numbers of cycles, the EEG data of different stimulation sequences then averaged in the time domain, separately for every condition: Emotional scenes (Negative and Positive), Facial Expression (Disgust, Fear and Happiness) and Frequency Stimulation (F1 = 4.6 Hz, F2 = 6 Hz) for each participant. A Fast Fourier Transform (FFT) was then applied to these averaged segments and amplitude spectra were extracted for all channels. The FFT transformation yielded a spectrum ranging from 0 to 256 Hz with a high spectral resolution of about $1/56$ s, i.e 0.018 Hz.

The simultaneous presentation of faces superimposed on complex visual scenes generated clear responses at the two fundamental stimulation frequencies f1 (4.6 Hz) and f2 (6 Hz) and at their respective harmonics (Figure 2A). A similar pattern was observed when faces flickered at 6 Hz and scenes at 4.6 Hz (Figure 2A) and when fundamental frequencies were counterbalanced (Figure 2A). Distinct responses were also observed at a number of

frequencies corresponding exactly to the intermodulation components, the differences ($f_2 - f_1 = 1.3844$ Hz; $2f_2 - f_1 = 7.3893$ Hz etc.) as the sums ($f_1 + f_2 = 10.6075$; $2f_1 + f_2 = 15.228$ Hz etc.) of the frequencies of interest independently (Figure 2A)

To assess the significance responses at different harmonics of the stimulation rate (i.e., for scenes and faces flickering at both $F_1 = 4.6$ Hz and at $F_2 = 6$ Hz), the FFT spectrum was segmented into different frequency epochs. For each epoch, the frequency response of interest (e.g., $f_1 = 4.6$ Hz) was centered in the middle of the spectrum, with 12 neighboring bins on either side (i.e. a chunk length of 0.41 Hz; i.e., between 4.19 Hz and 5.01 Hz) (Figure 2B). Then, in order to analyze responses independently of the stimulation rate, the two stimulation frequencies were averaged for each participant and each condition, separately for each condition (Figure 2B). Z-scores were calculated on the segmented FFT grand-averaged data pooled across all participants and all electrodes for each condition and were computed using the mean and the standard deviation of the 20 frequency bins surrounding the frequency of interest (excluding the immediately neighboring bin and the 2 most extreme values; e.g. Liu-Shuang et al. 2014). For the following analyses, all consecutive harmonics that were significantly above 2.32 ($p < .01$, one-tailed, i.e. signal > noise) for all the conditions were considered. Based on this criterion, the response to visual scenes was quantified as the sum of the oddball harmonics until the 7th harmonic. In the same vein, the response to faces was quantified as the sum of the oddball harmonics until the 8th harmonic.

For the IM components, analyses were also performed on the averaged data, when scenes flickered at 4.6 Hz and faces at 6 Hz and the counterbalanced conditions. A Z-score transform was performed on the FFT grand-averaged data pooled across all participants and all electrodes for each condition (Figure 2A). The intermodulation responses based on the same criterion than for the stimulation frequencies was quantified as the difference of the stimulation frequencies of scenes and faces (i.e. $f_2 - f_1 = 5.9991 - 4.6147 = 1.384$ Hz, rounded to 1.4 Hz; $2f_2 - f_1 = 11.9982 - 4.6147 = 7.3893$ Hz, rounded to 7.4 Hz) and the sum of the two stimulation frequencies (i.e. $f_1 + f_2 = 4.6147 + 5.9991 = 10.6075$ Hz, rounded to 10.6 Hz; $2f_1 + f_2 = 11.9982 + 4.6147 = 15.228$ Hz, rounded to 15.2 Hz; $2f_2 + f_1 = 9.2294 + 5.9991 = 16.6124$ Hz, rounded to 16.6 Hz) (Figures 2A). Finally, the FFT spectrum were segmented into separate chunks corresponding to each of IM components (1.4 Hz, 7.4 Hz, 10.6 Hz, 15.2 Hz and 16.6 Hz) with the same criterion than for frequencies and then summed (Figure 2B).

SNR and baseline-corrected amplitude were then used to describe the response on the summed separate chunk at the particular EEG frequency for each participant. SNR corresponds to the amplitude value divided by the average amplitude of the 20 surrounding frequency bins (excluding the 2 most extreme bins and the immediately neighboring bin, resulting in 10 bins in each side; see e.g. [Liu-Shuang et al., 2014](#); [Rossion et al., 2020](#)). SNR spectra were used for data visualization, since the harmonic responses at high frequency ranges may be of small amplitude but with a high SNR. Baseline-correction to the amplitude was computed by subtracting the average noise level of the surrounding 20 bins.

For the statistical analysis, baseline-corrected amplitudes were averaged across participants. Then, based on visual inspection of the topographical maps and channels with the strongest activity (Figure 2C), regions of interest (ROI) were defined. Each ROI comprised the pooling of the five channels with the higher activity. For the responses to the stimulation frequencies, in order to compare complex visual scenes and emotional faces responses, three identical ROI were defined: a medial occipital (mO: Oz, Olz, Iz, POOz, POz) region, and two occipito-temporal regions, over the left (lOT: PO7, PO9, PO11, O1, POI1) and the right (rOT: PO8, PO10, PO12, O2, POI2) hemisphere. For the IM responses, corresponding to the integration of scenes and faces, three ROI were also defined: one on medial-occipital (mO: Oz, Olz, Iz, POOz, POz) regions and two over occipito-temporal sites, with more ventral channels than for the stimulation rate, in the left (lOT: PO7, PO9, POO5, O1, POI1) and in the right (rOT: PO8, PO10, POO6, O2, POI2) hemispheres.

Repeated-measures analysis of variances (ANOVA) were conducted on the line-corrected amplitudes with *Scenes* (Negative and Positive), *Expression* (Disgust, Fear, Happiness) and *ROI* as within-subject factors. Greenhouse-Geisser correction were applied to adjust degrees of freedom wherever the assumption of sphericity was violated (corresponding to the epsilon (ϵ) values). Alpha significance value used was 0.05, and for significant effects or interactions, post-hoc comparisons were perform using Bonferroni adjustment. Partial η^2 was used to estimate effect size.

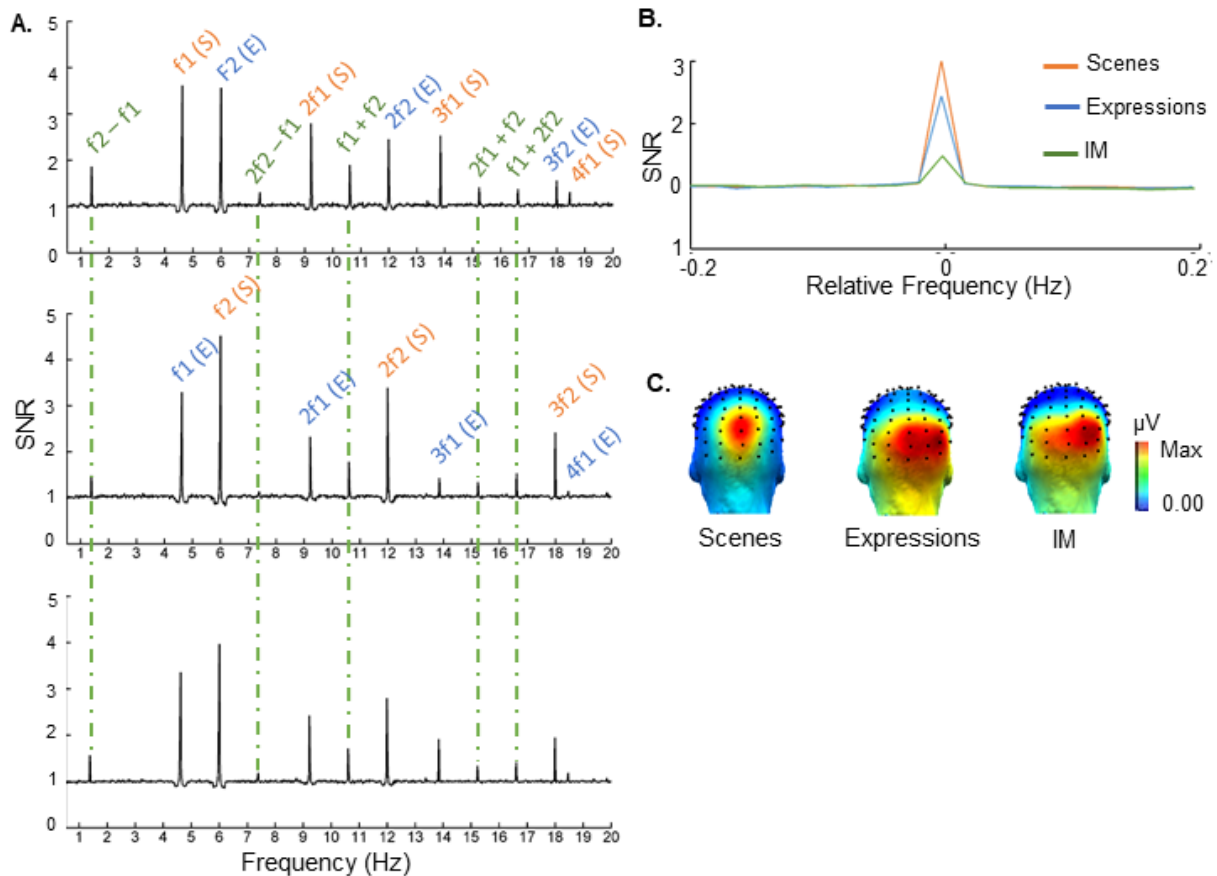


Figure 2. Neural responses to scenes, emotional faces and intermodulation components. **A.** Grand-averaged SNR spectra resulting of an average of the responses over all the channels and for both scenes (negative and positive) and the three emotional faces (disgust, fear, happiness). The upper spectrum represents neural responses when visual scenes flicker at 4.6 Hz (orange) and faces at 6 Hz (blue), the middle spectrum for the counterbalanced frequencies and the lower spectrum represents the average of both frequencies. Stimulation rate responses to Expressions (f_2 (E) and f_1 (E) – in blue), to Scenes (f_1 (S) and f_2 (S) – in orange) and to their harmonics ($2f_2 = 9.2$ Hz; $2f_1 = 12$ Hz; $3f_1 = 13.8$ Hz; $3f_2 = 18$ Hz etc.) are clearly identifiable. Intermodulation components (IM), corresponding to the difference and the sum of the two frequencies (i.e. $f_2 - f_1$; $2f_2 - f_1$; $f_1 + f_2$; $2f_1 + f_2$; $f_1 + 2f_2$ – in green) are observed on each spectrum. **B.** Spectra centered on the sum of the frequency and their significant harmonics (until the 7th harmonics for scenes in orange; the 8th harmonics for facial expressions in blue) and the summed significant IM (green line) independently of the stimulation frequencies. **C.** 3D topographic maps (posterior view) for scenes, expression and IM responses (from left to right respectively) (ranging scale from 0 to maximum). Brain responses to scenes are observed over medio-occipital sites while emotional expressions and IMs expand over occipito-temporal sites, with a right hemisphere advantage.

III. Results

1. Behavioral data of the change of fixation color task

Repeated-measures analysis of variance (ANOVA) with *Scenes* (Negative, Positive) and *Facial Expression* (Disgust, Fear, Happiness) as within-subject factors indicated no difference in task performance between negative and positive scenes (accuracy (Acc): $F(1, 16) = 1.36, p = .26$; Response Times (RTs): $F(1, 16) = 1.71, p = .21$) as well as between the different facial

expressions (Acc: $F(2, 32) = .50$, $\epsilon = .82$, $p = .58$; RTs: $F(2, 32) = .39$, $\epsilon = .82$, $p = .64$). Moreover, the interaction between Scenes and Facial Expression also did not reach significance (Acc: $F(2, 32) = .088$, $\epsilon = .89$, $p = .90$; RTs: $F(1, 16) = 2.26$, $\epsilon = .95$, $p = .12$). These data suggest that the participants focused their attention in a comparable way on each condition throughout the experiment (Table 1).

Table 1. Mean hit rates (SD) and reaction times (SD) for the behavioral change detection of the fixation color task

	Negative Scenes			Positives Scenes		
	Disgust	Fear	Happiness	Disgust	Fear	Happiness
Hit rates (%)	96.16	97.06	96.98	97.39	97.71	97.79
(SD)	(4.54)	(3.04)	(3.75)	(4.39)	(3.45)	(2.14)
Reaction Times (ms)	424	425	432	427	423	422
(SD)	(.03)	(.03)	(.03)	(.03)	(.03)	(.03)

2. Stimulation frequencies and harmonics

a. Visual responses to stimulation frequency of complex visual scenes

Scalp topographies of the sum of the 7 first rate harmonics of the complex visual scenes (i.e., on the average of the simulation of the scenes at 4.6 Hz and 6 Hz) showed the largest activity over medial occipito-parietal sites, with a larger response to negative scenes as compared to positive scenes, independently of the emotional expressions (Figure 3B).

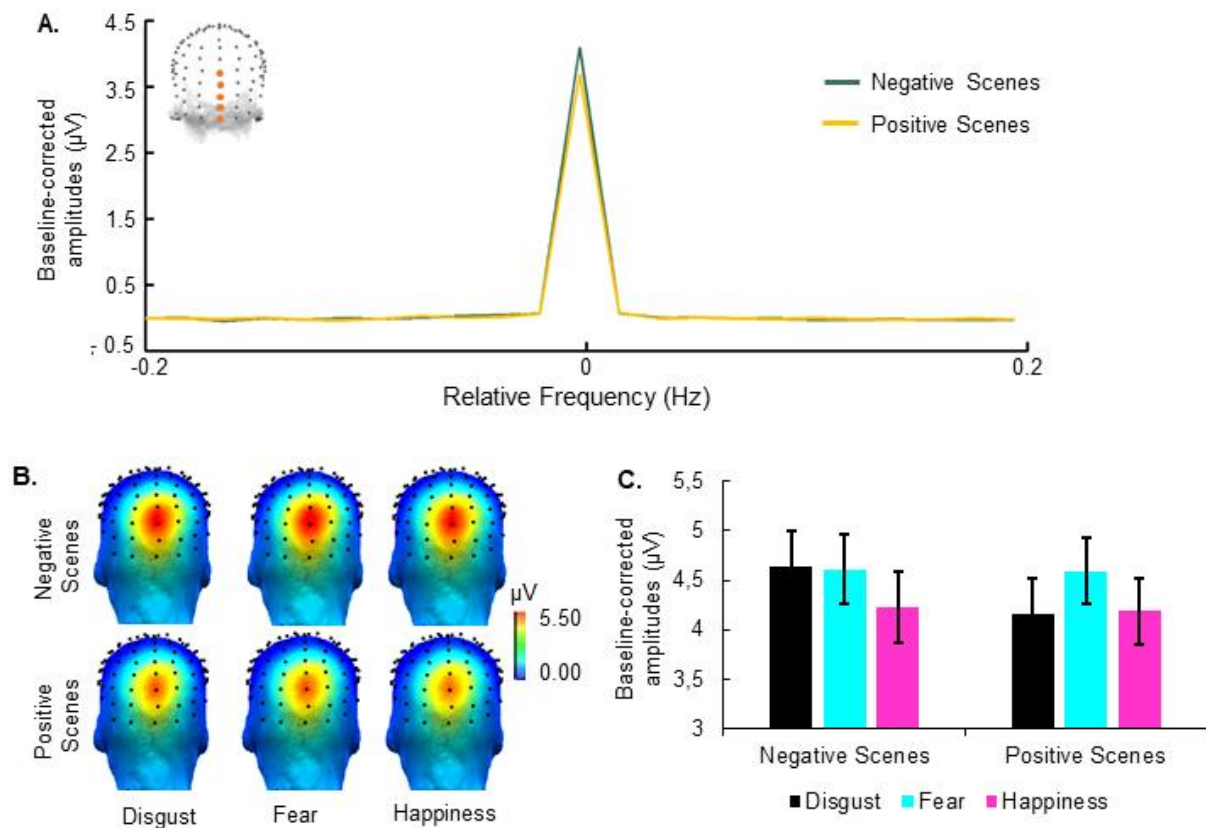


Figure 3. Neural responses to the visual scenes stimulation frequency. **A.** Baseline-corrected amplitude spectrum for negative and positive scenes, independently of emotional expressions, over the medial-occipital (mO) sites (average across channels Oz, Oiz, Iz, POz, POOz). **B.** Three-dimensions topography maps of the summed line-corrected amplitude (with the same scale from 0 to 5.50 µV) for the three emotional expression (*Disgust*, *Fear*, *Happiness*) superimposed either on negative or positive scenes. Neural responses to negative scenes are larger than to positive scenes. **C.** The summed baseline-corrected harmonics of scenes frequency rate over medial-occipital (mO) sites, plotted separately for each facial expressions superimposed over negative and positive scenes. Error bars are standard errors of the mean (SEM).

Response over the whole scalp

To test these observations without predefined ROIs, a repeated measures ANOVA on the amplitude responses averaged across the 128 channels with *Scenes* and *Facial Expression* as within-subject factors was first performed. This analysis has revealed only a main effect *Scenes* ($F(1, 16) = 20.46, p < .0001, \eta_p^2 = .56$), due to a larger response for negative than positive scenes.

ROI Analysis

To further explore these differences in brain activity between experimental conditions, the following analyses focused on the 3 regions of interest (mO, IOT and rOT). This analysis pointed a larger activity in medial-occipital site than in left and right occipito-temporal sites ($p = .0001$ for both comparisons) ($F(2,32) = 39.54, \epsilon = .98, p < .0001, \eta_p^2 = .71$). Across these 3 regions,

brain responses were also larger for negative scenes than for positive ones ($F(1, 16) = 19.45$, $p = .000$, $\eta_p^2 = .55$), especially over medial-occipital and right occipito-temporal sites (interaction between *Scenes* and *ROI*: $F(2,32) = 12.68$, $\epsilon = .96$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .44$) (Figures 3B and 3C). Finally, the main effect of *Facial Expression* did not reach significance ($F(2, 32) = 2.54$, $\epsilon = .91$, $p = .10$) but interacted significantly with *ROI* ($F(4,64) = 3.28$, $\epsilon = .72$, $p = .031$, $\eta_p^2 = .17$), due only to a larger response for Fear than Disgust over the right hemisphere ($p = .0004$) (Figures 3A and 3C). Neither the interaction between *Scenes* and *Facial Expression* ($F(2, 32) = 12.68$, $\epsilon = .97$, $p = .36$) nor the three-way interaction ($F(4, 64) = .498$, $\epsilon = .56$, $p = .63$) reached significance.

b. Visual responses to stimulation frequency of Emotional Expression

Contrary to the analysis on the scenes frequency rate, scalp topographies of the sum of the 8 first rate harmonics of the emotional expressions (i.e., on the average of the simulation of the expression at 4.6 Hz and 6 Hz) showed the largest activity over the right occipito-temporal sites but also for emotional expressions overlaid on positive scenes than on negative ones (Figure 4B).

Response over the whole scalp

A repeated measures ANOVA on the responses averaged over all the channels revealed a larger activity not only for positive scenes than for negative ones ($F(1, 16) = 16.71$, $\epsilon = 1.00$, $p = .001$, $\eta_p^2 = .51$) but also for the expression of disgust than for that of happiness ($F(2, 32) = 4.07$, $\epsilon = .78$, $p = .039$, $\eta_p^2 = .20$).

ROI Analysis

Taking into account the 3 main regions of interest (IOT, mO, rOT), the analysis revealed larger responses in the right than the left occipito-temporal sites ($p = .007$) but no difference between medial-occipital and left and right occipito-temporal sites (respectively $p = .08$ and $p = .35$) ($F(2, 32) = 7.31$, $\epsilon = .89$, $p = .004$, $\eta_p^2 = .31$) (Figures 4B and 4C). EEG amplitudes were also significantly different among the 3 expressions ($F(2, 32) = 4.05$, $\epsilon = .84$, $p = .04$, $\eta_p^2 = .20$) with a larger response for the expression of disgust than for happiness ($p = .02$), and no difference between disgust and fear ($p = .43$) and fear and happiness ($p = .57$). Finally, brain responses were larger when emotional faces were superimposed on positive scenes as

compared to negative ones ($F(1, 16) = 21.14, p = .0001, \eta_p^2 = .57$) (Figure 4A). Facial Expression did not interact with *Scenes* ($F(2, 32) = 1.29, p = .29$) or with *ROI* ($F(2, 32) = 1.59, \epsilon = .61, p = .22$). Finally, these three factors did not interact significantly ($F(4, 64) = .73, \epsilon = .89, p = .56$).

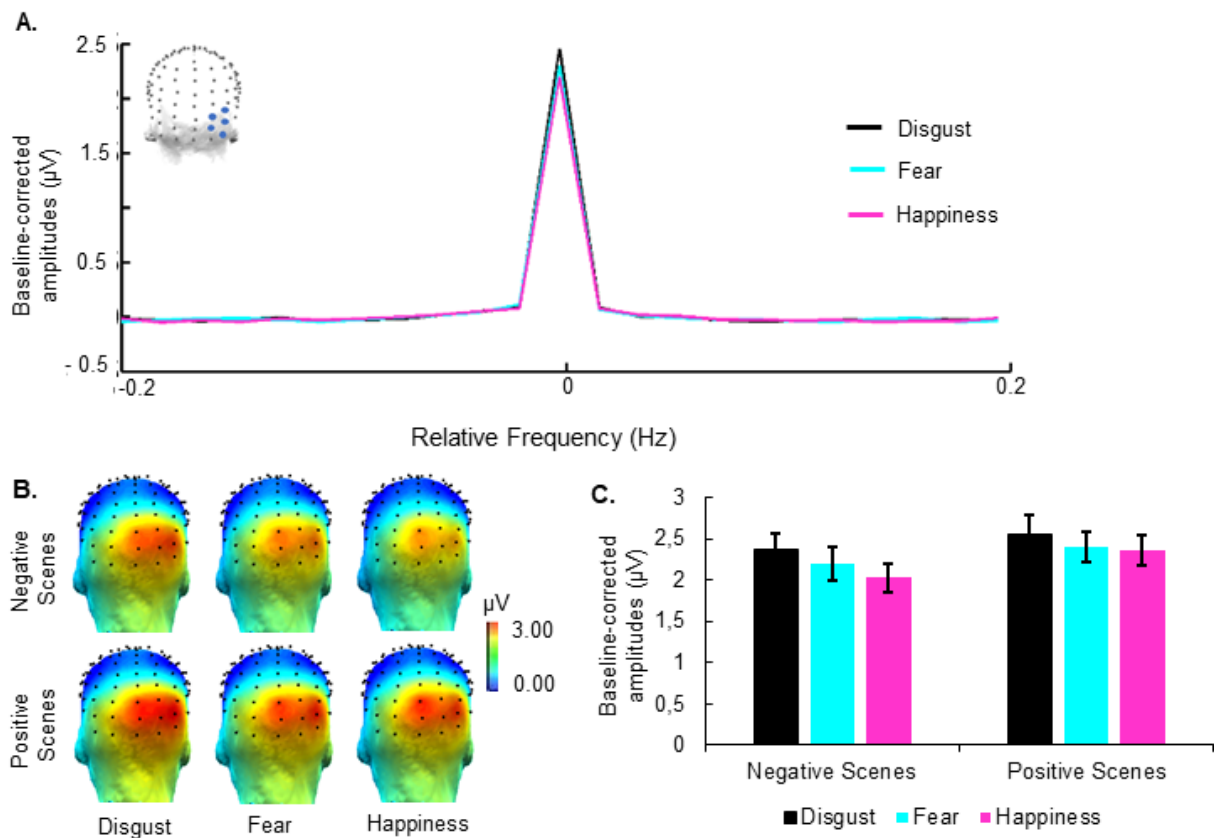


Figure 4. Neural responses to facial expressions stimulation frequency. **A.** Epoched baseline-corrected amplitude spectrum (in μV) for each emotional expression (Disgust, Fear, Happiness) independently of the valence of the scenes, over right occipito-temporal sites (rOT: average across channels PO8, PO10, PO12, PO12, O2) **B.** Three-dimensions topography maps of the summed line-corrected amplitude (with the same scale from 0 to 3.00 μV) for the three emotional expression (*Disgust*, *Fear*, *Happiness*) superimposed either on negative or positive scenes. Neural responses extended from medial-occipital to right occipito-temporal sites with a larger response for emotional expressions superimposed on positive scenes, especially for disgust. **C.** The summed baseline-corrected harmonics of expressions frequency rate over the right occipito-temporal (rOT) sites, plotted separately for each facial expressions superimposed over negative and positive scenes. Error bars are standard errors of the mean (SEM).

3. Intermodulation components

Scalp topographies of the sum of all the 5 IM components (i.e. $F2-F1 = 1.38$ Hz; $2F2 - F1 = 7.39$ Hz; $F1+F2 = 10.61$ Hz; $2F1+F2 = 15.23$; $2F2+F1 = 16.61$) (i.e. on the average of the simulation of the expression at 4.6 Hz and 6 Hz) showed the largest IM activity over a region extending from the right occipito-temporal sites to medial occipital site. IM frequencies responses appeared also larger in amplitude when faces were overlaid on negative scenes. (Figure 5A).

Whole scalp

A repeated measures ANOVA on the responses averaged across the 128 channels with *Scenes* and *Facial Expression* as within-subject factors revealed only a main effect *Scenes* ($F(1, 16) = 41.79, p = .0001, \eta_p^2 = .72$) due to higher IM activity for negative scenes than positive scenes.

ROI Analysis

Since the distribution of intermodulation (IM) responses was more extensive than that of the frequency of scenes and expressions, three other regions of interest in the right, the left hemisphere and medial occipital site were defined (mO, IOT and rOT, see methods). A repeated measures ANOVA on EEG amplitudes revealed that the IM components were larger over the right OT more than over the left OT and medial occipital sites ($p = .001$ for both contrast) ($F(2,32) = 10.43, \varepsilon = .86, p = .001, \eta_p^2 = .395$).

IMs were also larger for negative scenes than for positive ones ($F(1, 16) = 55.83, p = .000, \eta_p^2 = .78$), and for happiness than for disgust expressions ($p = .03$) ($F(2, 32) = 3.97, \varepsilon = .91, p = .03, \eta_p^2 = .199$) (Figures 5A and 5B).

More interestingly, the three way interaction between *Scenes*, *Facial Expression* and *ROI* was also significant ($F(4,64) = 4.24, \varepsilon = .73, p = .01, \eta_p^2 = .21$). This interaction was explained by a significant interaction between the factors *Facial Expressions* and *ROI* only in negative scenes ($F(4,64) = 3.49, \varepsilon = .89, p = .02, \eta_p^2 = .18$; positive scenes : $F(4,64) = 1.77, \varepsilon = .78, p = .16$). While over the right occipito-temporal and medial-occipital sites, the *Expression* factor did not reach significant ($p > .05$), over the left hemisphere, happiness and fear elicited stronger activity than disgust in negative scenes ($p < .001$ and $p = .006$ respectively) (see Figures 5A and 5C).

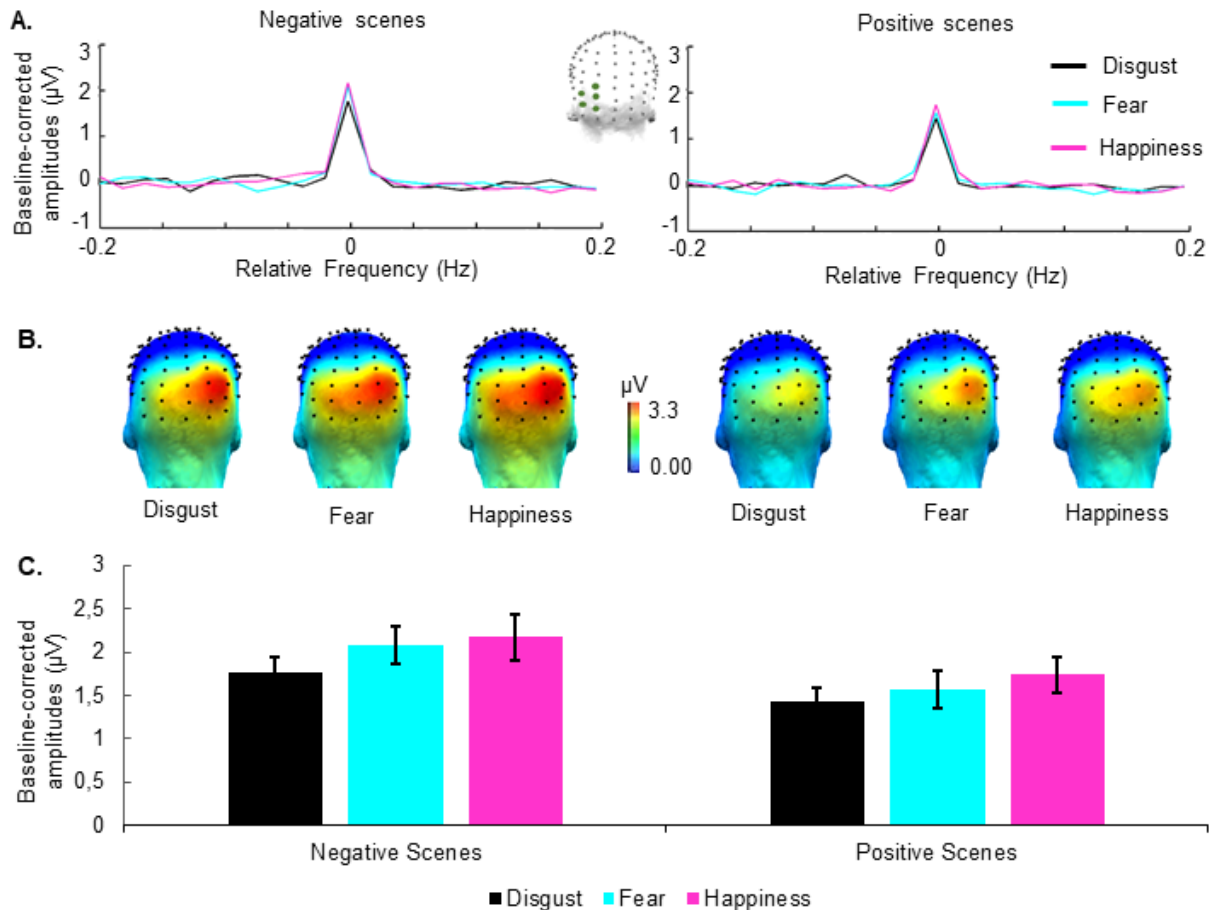


Figure 5. Integration of both stimulus: intermodulation (IM) responses. Neural responses are presented for the sum of all the IM components. **A.** Chunked line-corrected amplitude spectrum showed separately for negative (left part) and positive (right part) over left occipito-temporal sites (IOT : average across channels PO7, PO9, POO5, O1, POI1) centered to 0 for disgust (black line), fear (blue line) and happiness (pink line). **B.** Three-dimensions topography maps of the summed line-corrected amplitude (with the same scale from 0 to 5.30 μV) for IM responses. Integration of complex visual scenes and emotional expressions seemed to engage the same regions than emotional expressions, however, integration are higher when faces are superimposed on negative compared to positive scenes. **C.** The summed line-corrected harmonics of IM responses over the left occipito-temporal (IOT) sites, plotted separately for each facial expressions superimposed over negative and positive scenes. Error bars are standard errors of the mean (SEM).

IV. Discussion

The aim of the present study was to investigate the influence of complex visual scenes on the perception of emotional facial expressions and the integration of these two sources of information by the human brain using an EEG frequency tagging approach. For that, we explored for the first time during the same experiment not only brain activity related to emotional scenes and to facial expressions, corresponding to the responses at the rate frequencies but also the neural signature of the integration of both stimuli, corresponding to intermodulation components (i.e., nonlinear neural activity corresponding to the difference

or the sum of the two frequency rates). Our observations revealed common and distinct neural correlates for scenes, facial expressions and the integration response. While complex visual scenes elicited activity mainly over the medial occipito-parietal region, emotional faces and intermodulation responses elicited activity mainly over right occipito-temporal regions. Generally, negative valence stimuli (scenes and faces) generated larger brain activity than positive stimuli, but the emotional background also modulated brain responses to emotional expressions since larger activity was observed when faces were overlaid on positive than on negative scenes. Finally, we found that the two kinds of stimuli are integrated over occipito-temporal sites, with larger activity for negative than positive scenes. However, while no distinction was observed between the emotional expressions superimposed on positive scenes, happiness and fear showed higher activity over the left occipito-temporal regions than disgust when they were superimposed on negative scenes (explained in term of incongruence effects in section 4.3 below).

1. Distinct neural correlates for complex visual scenes and emotional expressions

In our study, we observed general visual responses at the stimulation rate, reflecting isolated human brain activities either to complex visual scenes or to emotional expressions, during the simultaneous presentation of these two types of stimuli.

Only few studies have used both kinds of stimuli in the same experiment ([Thom et al., 2014](#), [Mavratzakis et al., 2016](#); [Britton et al., 2006](#); [Hariri et al., 2002](#)) but they were always presented at different times rather than concurrently. Here, our findings revealed distinct cerebral regions involved in the processing of these two stimuli: while the processing of emotional faces engaged mainly the right occipito-temporal regions, the processing of complex visual scenes involved medial-occipital/occipito-parietal regions. This observation is in line with findings from the frequency-tagging study of [Appelbaum et al. \(2006\)](#) with synthetic images of distinct neuronal networks responsible for the processing of a figure embedded in a background (i.e., lateral occipital for the figure, without hemispheric dominance, and medial occipital for the background). More specifically, these results are also in line with neuroimaging studies which point out to overlap but also a specificity of brain areas involved in processing of faces and visual scenes. In a meta-analytic review on emotional perception of scenes and faces in functional neuroimaging studies, [Sabatinelli et al. \(2011\)](#) identified regions involved in the processing of both stimuli (amygdala, medial prefrontal

cortex, inferior frontal/orbitofrontal cortex, inferior temporal cortex and extrastriate occipital cortex) as well as distinct brain regions involved specifically for faces (anterior fusiform gyrus and middle temporal gyrus) or for scenes (lateral occipital cortex, pulvinar, medial dorsal nucleus of the thalamus). Furthermore, fMRI studies ([Britton et al., 2006](#); [Hariri et al., 2002](#)), comparing emotional scenes and expressions in the same experiment, showed that despite the activation of the amygdala and the visual cortex for both stimuli, the latter region was more engaged in complex visual scenes than in emotional faces processing ([Britton et al., 2005](#)) while the reverse pattern was observed for amygdala ([Hariri et al., 2002](#)). Thus, the occipito-temporal responses observed in the present study to emotional faces could be driven by the activation of cortical regions such as the superior temporal sulcus ([Adolphs, 2002](#); [Dricu & Frühholz, 2016](#), [Riley et al., 2015](#)) and the fusiform gyrus ([Hariri et al., 2000](#); [Morris et al., 1998](#); [Riley et al., 2015](#); [Harry et al., 2013](#)).

Similarly, an ERP study ([Mavratzakis et al., 2016](#)) revealed, during the 150-190 ms interval in occipito-temporal regions (corresponding to the N170 component for faces and the N1 for scenes), a larger N170 component in response to emotional faces in the right hemisphere than in the left hemisphere, whereas for emotional scenes, the N1 component was not lateralized. This difference of hemispheric lateralization at early visual processes is consistent with our observations, since presentation of faces generated a right lateralized activity whereas visual scenes were associated with a more medial-occipital activity. Thus, overall, our study with simultaneous presentation of stimuli in frequency-tagging supports distinct neural correlates involved in the processing of faces and visual scenes.

2. Larger brain activity for negative valence stimuli

As expected, considering the responses over the whole scalp and over the regions of interest (especially, medio-occipital sites for scenes and occipito-temporal sites for expressions), negative scenes and expressions (disgust) elicited higher responses than positive scenes and (happy) faces respectively.

These observations are in line with the “negative bias” in emotion perception, which refers to a processing advantage of negative over positive stimuli. This bias has been observed at neural level, with larger brain activations for negative emotions of faces (in ERPs: [Caharel et al., 2005](#); [Batty et Taylor, 2003](#); [Turano et al., 2017](#); in EEG with FPVS: [Dzhelyova et al., 2017](#); [Leleu et al. 2018](#); [Poncet et al., 2019](#); IRMf : [Morris et al., 1998](#); [Gorno-Tempini et al., 2001](#);

Comte et al., 2016) and scenes (ERPs : Carretié et al., 2004; Ito et al., 1998; IRMF : Frank & Sabatinelli, 2019). One account for the processing advantage for negative stimuli comes from an evolutionary point of view stating the biological relevance of threat (Lang et al., 1997; Schupp et al., 2004). From this point of view, organism would respond rapidly and efficiently to threatening or dangerous stimuli (see, Cacioppo & Gardner, 1999). Emotion would have adaptive and social communication functions. For example, the expression of fear would have an alarming role of possible threat (Ohman & Mineka, 2001; Susskind & Anderson, 2008), disgust would have a role in warning about aversive food (Rozin et al., 1994) while happiness would signal a lack of threat (Preuschoft & Van Hoof, 1997) (see Shariff & Tracy, 2011 for a review).

A second account refers to the attention processes involved predominantly for emotional stimuli compared to neutral stimuli. An eye-tracking study emphasized that attention was driven more by the emotional saliency than the visual saliency in the scenes, particularly for the negative ones (Niu et al., 2012). Our results can find support through this interpretation. Indeed, while a larger response for negative scenes was observed on the stimulation rate for scenes, during the frequency of faces presentation, the processing of emotional faces induced conversely more important activity when they were superimposed on positive scenes than on negative ones. Our finding can be explained either by the fact that negative scenes captured attention reduced available resources for emotional faces processing, or alternatively, by more attention allocated for the processing of emotional faces when the latter are superimposed on positive scenes.

3. Integration of emotional scenes and faces at a single glance

Our analyses identified EEG activity reflecting integration of the two kinds of stimuli at the neural level, reflected by the intermodulation components (IM) mainly over right occipito-temporal regions. Moreover, incongruence effects between the emotional expressions and scenes were found at left occipito-temporal regions (described below). These results are particularly interesting since, unlike previous studies in which integration is evaluated by comparing the responses obtained following the appearance of both stimuli presented either simultaneously or separately (e.g. Mermillod et al., 2018; Meeren et al., 2005), they provide an objective measure of integration, i.e. shared representations.

At the level of the IM components, we observed a larger neural response for happiness and fear than disgust when the faces were presented on negative scenes over the left occipito-temporal sites (Figures 5B and 5C). In the present study, scenes were categorized along the two dimensions of valence, i.e. negative or positive, without taking into account the discrete categorization of the scenes (i.e. disgust, fear, happiness). In order to evaluate the emotion specific category, we conducted a priori a study in which we asked a second pool of 22 subjects (4 males; mean age = 20.69, SD = .93) to categorize the emotional scenes according to the basic emotions used for the faces (i.e. disgust, fear and happiness). Positive scenes were evaluated as mostly reflecting happiness (95.92%) whereas negative scenes were evaluated as predominantly reflecting disgust than fear (64.95 % disgust, 33.45% fear). These observations suggest that fearful faces, unlike the expression of disgust, were not congruent with the context and could explain the higher integration (i.e. higher IM responses) observed in negative scenes for both fearful and happy faces. Thus, a more effortful cognitive process of the mismatch between fearful and happy faces with disgust scenes content could explain the larger IM amplitude observed in these conditions. Additionally, the fact that this incongruence effect is only observed for negative scenes could be related to the special biological relevance of negative stimuli as discussed in section 4.2. Therefore, the higher integration for happy and fearful faces adds new evidence to an incongruence effect at the neural level (Diéguez-Risco et al., 2015; Aguado et al., 2019a).

Finally, through our results, we observed a similar occipito-temporal distribution between the neural responses for the integration and the emotional faces. This suggests that integration of both kinds of stimuli recruit, at least partially, the same structures than emotional faces processing which is in line with previous indirect evidence (ERPs: Werheid et al., 2005; Hietanen & Astiainen, 2013; Righart & de Gelder, 2008a; fMRI: Bublatzky et al., 2020; Comte et al., 2016; Mobbs et al., 2006).

Finally, in our study, IM responses were also larger over the left hemisphere of occipito-temporal sites during incongruent conditions (i.e. fear and happiness overlap on negative scenes). Neuroimaging studies have highlighted cerebral regions with higher activity during congruent conditions but also during incongruent conditions (Mobbs et al., 2006). Among the regions with the higher activity during incongruent conditions, previous studies have also shown a preferential implication of left hemisphere in occipito-temporal sites (Bublatzky et al., 2020; Comte et al., 2016; Mobbs et al., 2006; Kim et al., 2004) but also in the

amygdala (Comte et al., 2016; Kim et al., 2004). This pronounced neural activity over the left hemisphere has been explained by the requirement of more elaborate processing in order to integrate unexpected and deviant information (Bublitzky et al., 2020). Accordingly, even if the neural sources of the scalp activity were not analyzed, our results corroborates the role of the left hemisphere during a mismatch between a context and an expressive face which could be due to the recruitment of more elaborate processing.

V. Conclusions

To conclude, the present study provides objective measurement of the integration of emotional expression and context using a frequency tagging EEG approach. Through the concurrent presentation of stimuli enabled by this approach, we isolated distinct neural substrates involved in the processing of these two stimuli, namely the right occipito-temporal regions for faces and the medio-occipital regions for visual scenes, with stronger activities in these regions for negative stimuli (faces and scenes). Most interestingly, since we used a short presentation times for each exemplar of faces and scenes ($F1 = 4.6$ Hz and $F2 = 6$ Hz – around respectively 214 ms and 167 ms stimulus onset asynchrony for each image), our findings highlight the capacity of the human brain to integrate, at a glance, complex visual scenes and emotional faces. Even though this integration more strongly engaged the right occipito-temporal regions, the left occipio-temporal cortex revealed a higher involvement during incongruent situation viewing.

Chapitre 2

Rapid and automatic categorization of facial expression changes in highly variable natural images (Expérience 2)

L'expérience présentée ici a fait l'objet de deux communications affichées et une communication orale (avec acte *) :

***Matt S.**, Dzhelyova M., Lighezzolo-Alnot J., Maillard L., Rossion B., Caharel S., (Mai 2019). Natural brief facial expression changes detection at a single glance: evidence from Fast Periodic Visual Stimulation. *Annual Meeting of the Vision Sciences Society (VSS)*. St. Pete Beach: Florida. (Conference abstract: *Journal of Vision*, 19, 181c. doi:10.1167/19.10.181c)

***Matt S.**, Dzhelyova M., Lighezzolo-Alnot J., Maillard L., Rossion B., Caharel S., (Août 2019). Natural brief facial expression changes detection at a single glance: evidence from Fast Periodic Visual Stimulation. *Annual Meeting of the European Conference on Visual Perception (ECP)*. Leuven: Belgium.

***Matt S.**, Dzhelyova M., Lighezzolo-Alnot J., Maillard L., Rossion B., Caharel S., Human brain detection of natural brief facial expression at a single glance. (Juin 2019) *4èmes Journées de Neurophysiologies Cliniques (JNC)*. Nancy. (Conference abstract: *Neurophysiologie Clinique*, 49, 3, 199. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2019.05.051>).

Synthèse de l'article

Le cerveau humain est en mesure de détecter rapidement et automatiquement les émotions véhiculées par un visage (Tracy & Robbins, 2008). Les recherches se sont attachées ces dernières années à utiliser des méthodologies plus écologiques pour étudier les mécanismes qui sous-tendent la perception des expressions, avec notamment l'étude de l'impact du contexte comme nous l'avons vu dans l'étude précédente, ou bien encore par le biais d'une présentation dynamique des stimuli. Néanmoins, concernant ce dernier aspect, les temps de présentation restent malgré tout relativement longs. En comparaison à des photographies statiques, la présentation dynamique des expressions faciales entrainerait non seulement un avantage au niveau comportemental (Yitzhak et al., 2018 ; Calvo et al., 2016) mais également des activités cérébrales plus conséquentes (Zinchenko et al., 2018). Qui plus est, tel que mentionné précédemment, ces études utilisent des photographies prototypiques

(expressions exagérées posées par un acteur sur un fond homogène) qui s'avèrent très éloignées de ce que l'on peut observer dans la vie quotidienne.

Ainsi, l'objectif de notre seconde étude est d'évaluer les mécanismes qui entrent en jeu dans la détection de changements expressifs dynamiques et rapides de visages intégrés au sein d'un contexte naturel. Pour cela, nous avons dans un premier temps collecté, à partir de recherches sur internet, des visages expressifs ($n = 303$) variant selon le point de vue, l'identité, le genre, l'âge, l'origine ethnique mais aussi le contexte en arrière-plan. Suite à l'évaluation de ces images (catégorisation selon les émotions de base et évaluation de l'intensité), 10 visages pour chacune des 6 émotions de base (dégoût, peur, joie, colère, surprise, tristesse) et 50 visages neutres ont été sélectionnés pour l'étude en EEG. Dans un deuxième temps, l'approche de stimulation visuelle périodique rapide couplée à l'enregistrement EEG est à nouveau employée. Le paradigme consiste à présenter des séquences de 50 secondes au cours desquelles sont présentés des visages neutres (différentes identités) à une fréquence de 6 Hz (F) dans deux orientations (à l'endroit et à l'envers). Tous les cinq visages, un visage (nouvel identité) apparaît véhiculant l'une des six émotions de base, chaque séquence comportant une seule émotion (par exemple : Neutre Neutre Neutre Neutre Expressif Neutre Neutre Neutre Neutre Expressif ...). La réponse EEG à 6 Hz et ses harmoniques reflètent le traitement visuel général, c'est-à-dire la réponse à la fois aux visages neutres et expressifs, tandis que la réponse à $F/5 = 1,2$ Hz et ses harmoniques ($2F/5 = 2,4$ etc.) reflètent la détection d'un bref changement d'une expression faciale. L'approche de stimulation visuelle périodique rapide permet d'apporter l'illusion d'un changement d'expression dynamique et rapide car chaque photographie de visage est présentée environ 167 ms (pour protocole similaire, voir [Dzhelyova et al., 2017](#) ; [Leleu et al., 2018](#)). Malgré la grande variabilité des images, une réponse à 1,2 Hz, c'est-à-dire à la fréquence spécifique de présentation des visages expressifs, est observée pour tous les changements expressifs chez chaque participant, ce qui souligne un traitement catégoriel robuste des expressions faciales émotionnelles. Au niveau du groupe, la réponse de catégorisation est observée au sein des régions occipito-temporales avec des topographies corticales et des latéralisations hémisphériques distinctes selon les expressions. Qui plus est, ces différences sont uniquement observées lors de la présentation des visages à l'endroit, éliminant ainsi la contribution des caractéristiques visuelles de bas niveau. Ainsi, par le biais de visages expressifs naturels, la tristesse entraîne une réponse plus importante, notamment au sein de l'hémisphère gauche, tandis que la peur

entraîne la réponse la plus faible. De plus, une dominance de l'hémisphère droit lors du changement de visages neutres vers l'expression de peur, et de l'hémisphère gauche lors du changement de visages neutres vers l'expression de tristesse et de surprise est également observée. Ces observations sont discutées à la lumière des résultats de la littérature.

Mots clé : Expression Faciale, Contexte Naturel, Perception, Stimulation visuelle périodique rapide, EEG.

I. Introduction

The ability to quickly and accurately extract someone's emotional state from their face is crucial for social interaction. [Ekman \(1993\)](#), defined six emotions as basic (*Disgust, Fear, Happiness, Anger, Surprised and Sadness*) which are described as discrete entities. In line with Darwin's evolutionary work (1872), basic emotions have been suggested to be universally recognized through specific patterns of facial movements called Action-Units ([Ekman & Friesen, 1978](#); but see, [Jack et al., 2012](#)).

Electrophysiological studies, using event-related brain potentials (ERPs), have assessed the rapidity of facial expression recognition but have pointed to discrepancy about the time course of facial expression processing. Indeed, the earliest electrophysiological differences between emotional expressions and neutral faces are observed either at around 100 ms following stimulus onset (at the level of the visual P1 component: [Batty & Taylor, 2003](#); [Holmes et al., 2008](#); [Luo et al., 2010](#)), or at 170 ms (at the N170 level: [Caharel et al., 2005](#); [Batty & Taylor, 2003](#); [Luo et al., 2010](#); for a review, see [Hinojosa et al., 2015](#)) or even later, at 400 ms (at the level of the late positive potential (LPP): [Leppänen et al., 2007](#); [Schupp et al., 2004](#); [Duval et al., 2013](#)).

Recently, Fast Visual Periodic Stimulation (FPVS, [Rossion, 2014](#)) combined with electroencephalographic (EEG) recording has been used to measure the human brain's detection of brief and dynamic changes of facial expression ([Dzhelyova et al., 2017](#); [Leleu et al., 2018](#); [Poncet et al., 2019](#)). This approach is based on a longstanding observation that the presentation of a periodic flickering stimulus elicits a periodic brain response exactly at the frequency at which the stimulus is presented, this response being objectively (i.e., at the known stimulation frequency) captured in the EEG frequency spectrum ([Adrian & Matthews, 1934](#); [Regan, 1966](#); for recent reviews, see [Norcia et al., 2015](#); [Rossion et al., in press](#)). FPVS is

uniquely informative because, compared to standard behavioral approach, it does not require explicit behavior (Barrett et al., 2007). In comparison to standard event-related brain potential studies, it is characterized by high signal-to-noise ratio (SNR). In a recent study using this approach, a neutral face is presented at a 6 Hz rate with an expressive face appearing every 5 images (i.e., 1.2 Hz). The short presentation latency (166 ms stimulus onset asynchrony - SOA) creates an illusion of a dynamic change of expression. Brief changes in facial expressions (from neutral to expressive faces) elicited responses on occipito-temporal sites with specific patterns of activation according to the emotional expression: a strongest ventral occipito-temporal activation was found for disgust and fear, while happiness elicited a more dorsal activation (Dzhelyova et al., 2017). Using this approach, more recent studies have extended these results to anger and sadness (Leleu et al., 2018) and assessed expression categorization among other facial expressions (Poncet et al., 2019). Despite these impressive results, all of these studies, as well as behavioral studies of human facial expression recognition in general, have used homogenous sets of visual stimuli, usually full front faces of adults with posed expressions. Moreover, previous research has focused on the study of facial expression processing by using posed exemplars with exaggerate features (e.g. “Karolinska Directed Facial Expression Database”, Lundqvist et al., 2008; “NimSTIM”, Tottenham et al., 2009; “Radboud Faces Database”, Langner et al., 2010). However, in real life situations, it is necessary to quickly recognize emotional expressions from a wide variety of faces viewed from different angles, in different viewing conditions or posed by individuals of different ethnicities and ages (Figure 1). How the human brain rapidly and automatically categorize facial expression in this context remains unknown.

To address this issue, we provide a quantified electrophysiological measure of the detection of brief changes in natural facial expressions in the human brain with FPVS. To do that, we selected natural emotional faces of the six basic emotions embedded in a naturalistic context: were faces of children and adult, varying in viewpoint, identity, gender, ethnical origin. Moreover, faces were in their originally background, so that scenes varied within each emotional category as well as between each of these categories.

II. Methods

1. Participants

Seventeen participants (7 males, mean age = 23.16, SD = 2.24, range = 19.25-27.5; all right-handed) provided signed and informed consent and were paid for their participation in the experiment, which was approved by the ethical committee of the University of Louvain. They reported normal or corrected-to-normal vision. None of the participants reported any history of psychiatric or neurological disorders.

2. Stimuli

One hundred images of natural facial expressions were selected on the basis of a pilot experiment carried out on a larger set of images collected on the internet ($n = 303$). The selected images for the experiment varied in point of view, identities, ages, ethnical origins, lighting and surrounding background. These stimuli were rated by an independent group of participants ($n = 23$, mean age = 21.23, SD = .19, range = 20.01 – 23.10). In the pilot study, participants were asked to categorize the displayed expression in a seven-alternative forced-choice task (*disgust, fear, happiness, anger, sadness, surprised, neutral and undefined*) and evaluate its intensity on a scale ranging from 1 (low intensity) to 9 (very high intensity). In order to select the stimuli, a cut-off of 70% for each image was used as the lower recognition rate. Based on this criterion but also on the matching of the stimuli according to their intensity rating, forty faces images corresponding to a neutral expression and ten images for each basic emotion (disgust, fear, happiness, surprised, anger and sadness) were selected (see Table 1). For these remaining images, the hit rate was very high (mean hit rates = 91.83 %, SD = 6.00). Repeated-measures analysis of variances (ANOVA) with *Emotion (Disgust, Fear, Happiness, Anger, Surprised, Sadness and Neutral)* as within-subject factor were conducted both for hit rates and intensity ratings on this set images. A significant effect of emotion was observed on intensity ratings ($F(6, 132) = 4.21, \epsilon = .42, p = .01, \eta_p^2 = .16$). Post-hoc analyses with Bonferroni correction for multiple comparisons showed that the neutral expression was less intense than fear, happiness, sadness and surprise (respectively $p = .0017, p = .003; p = .0057$ and $p = .003$). The main effect of emotion on hit rates was also significant ($F(6, 132) = 6.96, \epsilon = .54, p = .0003, \eta_p^2 = .24$), due to the fact that fear was less well recognized than anger ($p = .03$), happiness ($p < .0001$), sadness ($p = .003$) and surprise ($p = .03$), and neutral faces were less recognized than happiness ($p = < .0001$) and sadness ($p = .006$). This observation is consistent with previous

studies with homogenous image sets showing that fear is less recognized and often confused with surprised (Tracy & Robins, 2008).

Table 1. Mean hit rate (SD) and mean intensity (SD) for selected images for each emotional expression category

	Fear	Disgust	Happiness	Sadness	Anger	Surprised	Neutral
Hit rates (%)	83.48	91.74	99.57	96.09	94.91	93.91	84.13
(SD)	(16.64)	(10.72)	(2.09)	(7.22)	(7.83)	(10.33)	(15.61)
Intensity	7.14	6.79	7.11	7.07	6.92	7.11	6.25
(SD)	(1.10)	(1.55)	(1.14)	(1.19)	(1.35)	(1.17)	(2.01)

3. Procedure

The procedure was similar to a previous study (Dzhelyova et al., 2017) using fast periodic visual stimulation (FPVS) to identify a neural signature to the detection of brief changes of facial expressions. After electrode cap placement, participants were seated in a dimly lit room, at a viewing distance of 80 cm from a computer monitor (LED screen (BenQXL2420T) with a 1920 x 1080 pixels resolution and a 120 Hz refresh rate). During stimulation, stimuli appeared in the center of a uniform light gray background and displayed with 383 pixels x 383 pixels resolution and a size of 7.249 x 7.249 degrees of visual angle at this distance. During the experiment, a fixation cross was displayed in the center of the images and the participants were instructed to press the “space bar” when they noticed a brief and random color change of the fixation cross from blue to red (lasting 200 ms, 12 times during a sequence). This orthogonal task ensured that participants paid attention to the screen during the sequence.

Each sequence started with a variable duration of 2-5 s of a blank screen, 2 s of gradually fading in of the stimuli presentation, followed by 50 s of stimulation sequence and 2 s of gradually fading out of the stimuli. Images were presented at a base rate stimulation of 5.9991 Hz (i.e., approximately 6 images per second, image presentation duration \approx 167 ms) with the constraint that every fifth images an emotional expression was presented (expression-specific rate = $6/5 = 1.2$ Hz), resulting in a sequence $N_{neutral} N_{neutral} N_{neutral} N_{neutral} E_{expressive} N_{neutral} N_{neutral} N_{neutral} N_{neutral} E_{expressive}$ (see Figure 1). For each sequence, different individuals with a neutral expression were randomly selected as the base face (A) and different individuals with a given emotional expression (B) were randomly inserted at the expression-specific rate. Image were presented through a sinusoidal contrast modulation (0-100%). Each pixel of the

images reached the full luminance value of the face stimulus after half a cycle, approximately 83 ms after the stimulus onset ($(1000/5.9991)/2$). A practical advantage of the sine mode of stimulation is that it is a smoother stimulation than square wave stimulation and it is defined with a single parameter (stimulus onset asynchrony (SOA) or rate). Another advantage is that the visual stimulation is present almost all the time, thus giving a continuously changing percept.

In order to respect equiprobability presentation of the pictures, the entire set of images was repeated 6 times within every sequence ($6 \text{ Hz} \times 50 \text{ sec} = 300$ pictures presented during each sequence, including 60 expressive faces ($= 300/5$) and 240 neutral faces). In order to control for low-level effects, each sequence, assessing the discrimination of one specific emotional expression compared to neutral faces, was presented both at upright and inverted orientations. The presence of an inverted face condition was motivated by the fact that, while images-based cues are preserved by inversion, high-level processing of faces, including facial expression processing, is impaired by this manipulation of orientation (e.g. [Belle et al., 2010](#); [Farah et al., 1995](#); [Calvo & Nummenmaa, 2008](#)). In total, twelve conditions were implemented: 6 emotional expressions (disgust, fear, happiness, surprised, anger and sadness) and 2 orientations (upright or inverted). Each condition was repeated 4 times, resulting in 48 sequences. 8 blocks of 6 sequences were created corresponding to each emotional expression (one orientation per block). Blocks' and sequences' order were randomized for every participant.

By presenting faces at 6 Hz, we should observe a response at 6 Hz and at the harmonics (i.e. 12 Hz, 18 Hz etc.) which reflect the general visual responses to the faces. In order to quantify the discrimination response to emotional expressions, only frequencies corresponding to the presentation rate of the expressive faces were considered, namely the expression-specific frequency ($F/5 = 1.1998 \text{ Hz}$, rounded to 1.2 Hz) and its harmonics (i.e. $2F/5 = 2.3996 \text{ Hz}$, $3F/5 = 3.5994 \text{ Hz}$, $4F/5 = 4.7992 \text{ Hz}$, rounded to 2.4 Hz, 3.6 Hz and 4.8 Hz respectively).

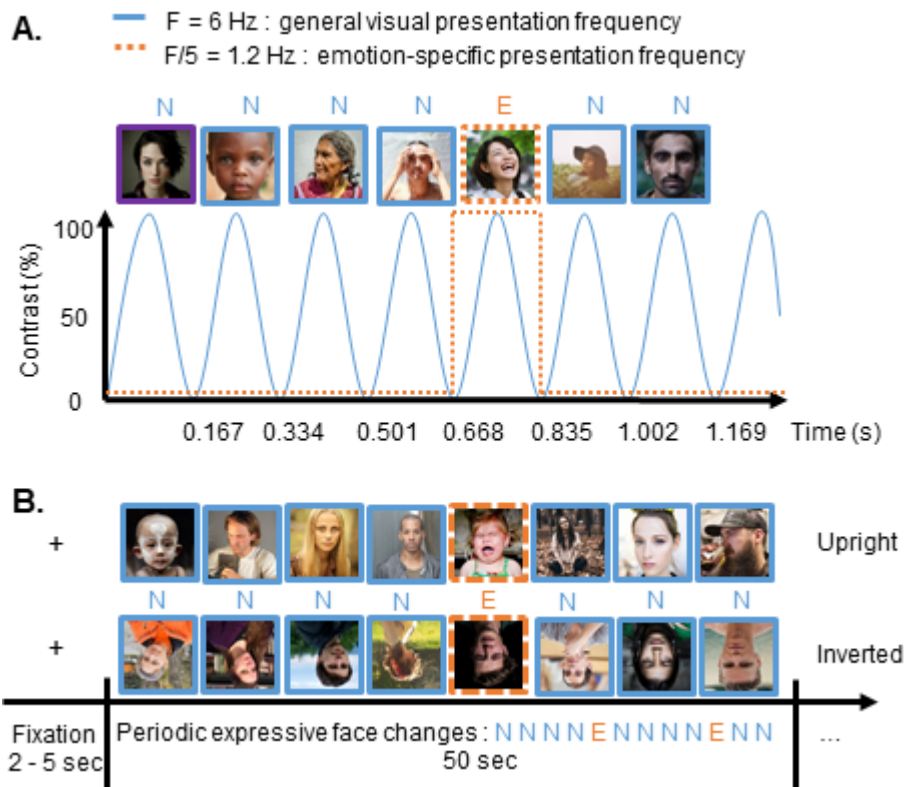


Figure 1. Stimuli and experimental design. A. Example of a sequence with neutral expression faces at the base rate (6 Hz – blue line) with the constraint that every five faces an emotional expression, happiness in this example, was periodically inserted at the expression-specific rate of 1.2 Hz (6 Hz/5 = 1.2 Hz – orange dotted line). B. Each sequence started with a fixation cross presentation which varied between 2-5 seconds, followed by a 2 seconds fade-in, 50 s of stimuli presentation and finished with a 2 seconds fade-out. Each sequence was presented with two orientations: upright and inverted faces, and presented four times resulting in 48 sequences (2 orientations; 6 expressions – *Disgust, Fear, Happiness, Surprised, Anger and Sadness* - and four presentations).

4. EEG Acquisition

Scalp electroencephalographic (EEG) activity was recorded using a 128-channels BIOSEMI Active-Two (the common mode sense active electrode was used as reference and the driven right leg passive electrode was used as ground) system (BioSemi, Amsterdam, Netherlands), including both standard 10–20 system locations and additional intermediate positions. Electrode offset was reduced 30 μ V for each individual electrode. Eye-movements were monitored with 4 external electrodes, included 2 electrodes for vertical eye movements placed above and below the right eye and 2 electrodes for horizontal eye movements placed at the corner of each eye. Continuous EEG was sampled at 512 Hz.

5. EEG Analysis

All EEG processing steps were carried out using Letswave 5 (<http://nocions.webnode.com/letswave>), and Matlab R2014a (The Mathworks).

a. Preprocessing

The continuously recorded data were first filtered using a bandpass filter at 0.1-120 Hz (Butterworth filter, fourth order) and then resampled to 256 Hz to save disk space and reduce computational load. The data were then cropped into 56-s segments (4 s before and 2 s after each stimulation sequence corresponding to the 2 s fading in, 2 s fading out and 2 extra s). For 5 participants who blinked on average above 0.1 times/s (average number of blinks across participants = 0.1, SD = 0.07), blinks were corrected by means of independent component analysis (ICA) using the runica algorithm (Bell and Sejnowski, 1995; Makeig et al. 1996), as implemented in EEGLAB. This algorithm outputs a square mixing matrix in which the number of components corresponds to the number of channels. For each of these 5 participants, only the first component, accounting for most of the variance, representing vertical eye movements was removed. Next, noisy or artifact ridden channels (not more than 5% of the electrodes) were re-estimated using linear interpolation of the 3 nearest spatially neighboring electrodes, (on average, 1.8 electrodes were interpolated). All data segments were re-referenced to a common average reference.

b. Frequency-domain analysis

Preprocessed data segments were cropped down to an integer number of 1.2 Hz cycles beginning immediately after the fade in, until approximately 49.18 s (≈ 50 s, 59 cycles, 12589 time bins in total) in order to separate each condition. Data were then averaged in the time domain, separately for each condition (Orientation (Upright, Inverted) and Facial Expression (Disgust, Fear, Happiness, Surprised, Anger, Sadness)) and for each participant. A Fast Fourier Transformation (FFT) was then applied to these averaged segments and amplitude spectra were extracted for all channels. The FFT transformation yielded a spectrum ranging from 0 to 256 Hz with a high spectral resolution of about $1/49$ s, i.e. 0.02 Hz. Z-scores were calculated on the FFT grand-averaged data pooled across all electrodes for each condition in order to assess the significance of the responses at different harmonics. Z-scores were computed as in a previous study, using the mean and the standard deviation of the 20 frequency bins

surrounding the frequency of interest (excluding the immediately neighboring bin and the 2 most extreme value, e.g. [Liu-Shuang et al., 2014](#)), resulting in 10 bins in each side. For the following analyses, we considered for the expression-specific response all consecutive harmonics that were significant with a Z-score above 2.32 ($p < .01$, one tailed, i.e. signal > noise) in at least one condition since one might expect differences in the strength of the discrimination responses depending on the facial expression. For the base rate response, reflecting the general visual processing of the faces, as we expected no differences for the different expression discriminations, harmonics were considered as significant until the Z-score was no longer above 2.32 ($p < .01$) for all the conditions. Based on this criterion, the expression-specific response was quantified as the sum of the expression-specific response harmonics until the 8th harmonic (i.e. $8F/5 = 9.598$ Hz, rounded 9.6 Hz), excluding the 5th harmonic corresponding to the base frequency rate $F = 6$ Hz. The response at the base frequency rate was quantified as the sum of the base rate until the 5th harmonic (i.e. $5F = 30$ Hz) (see Figure 2). SNR and baseline-corrected amplitude were used to describe the response at the frequency of interest. SNR was computed as the amplitude value at the bin of interest divided by the average amplitude of the 20 surrounding frequency bins (excluding the 2 most extreme bins and the immediately neighboring bin, resulting in 10 bins in each side, e.g. [Liu-Shuang et al., 2014](#)). SNR spectra were used for data visualization, since the harmonic responses at high frequency ranges may be of small amplitude but with a high SNR. In order to combine expression-specific response harmonics (i.e. $f/5 = 1.2$ Hz; $2f/5 = 2.4$ Hz etc.), we first applied a baseline-correction to the amplitude by subtracting the average noise level of the surrounding 20 bins and then summed the baseline-corrected amplitudes 8 expression-specific frequency harmonics. For the group analysis, grand-averages of the SNR and baseline-corrected amplitudes were computed across participants for each condition and electrode separately. In order to better visualize hemispheric differences for each emotion, we cropped the FFT spectrum in different epochs, centered at the expression-specific response (1.2 Hz and the subsequent harmonics until 9.6 Hz), surrounded by 10 neighboring bins, representing the noise level. Then, we summed the epochs corresponding to the expression-specific frequencies excluding 5th epoch corresponding to the base rate (6 Hz). Similarly, for the general visual response, we cropped the FFT spectrum in different epochs, centered this time at 6 Hz and the 5 harmonics, surrounded by 10 neighboring bins, and summed these epochs. We applied a baseline-correction by subtracting the average noise level of the surrounding 10

bins excluding the immediately adjacent and the maximal ones. To visualize data at the group level, we average each condition and electrode separately. Then, we averaged for each expression changes the electrodes corresponding to the ROI defined below.

For the statistical analysis, based on previous research (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018) and visual inspection of topographical maps, we determined regions of interest (ROIs). Each ROI corresponded to the pooling of the four channels with the strongest activation. Thereby, we defined, for general visual response one medial ROI comprising the medial occipital (mO) sites (mO: Oz, Olz, Iz and O2) and for expression-specific response 2 ROI, the left and right posterior-occipital (lOT; rOT) sites (P9, PO7, PO9, PO11 and P10, PO8, PO10, PO12 respectively).

Repeated-measures analysis of variances (ANOVA) were conducted on the baseline-corrected amplitudes with *Expression* (Disgust, fear, Happiness, Surprised, Anger, Sadness), *Orientation* (Upright, Inverted) and *ROI* as within factors. Greenhouse-Geisser correction were applied to adjust degrees of freedom wherever the assumption of sphericity was violated (corresponding to the epsilon (ϵ) values). For significant effects or interactions, post-hoc comparisons were performed using Bonferroni adjustment. Effect size was estimated with partial η^2 . The alpha significance value used was 0.05.

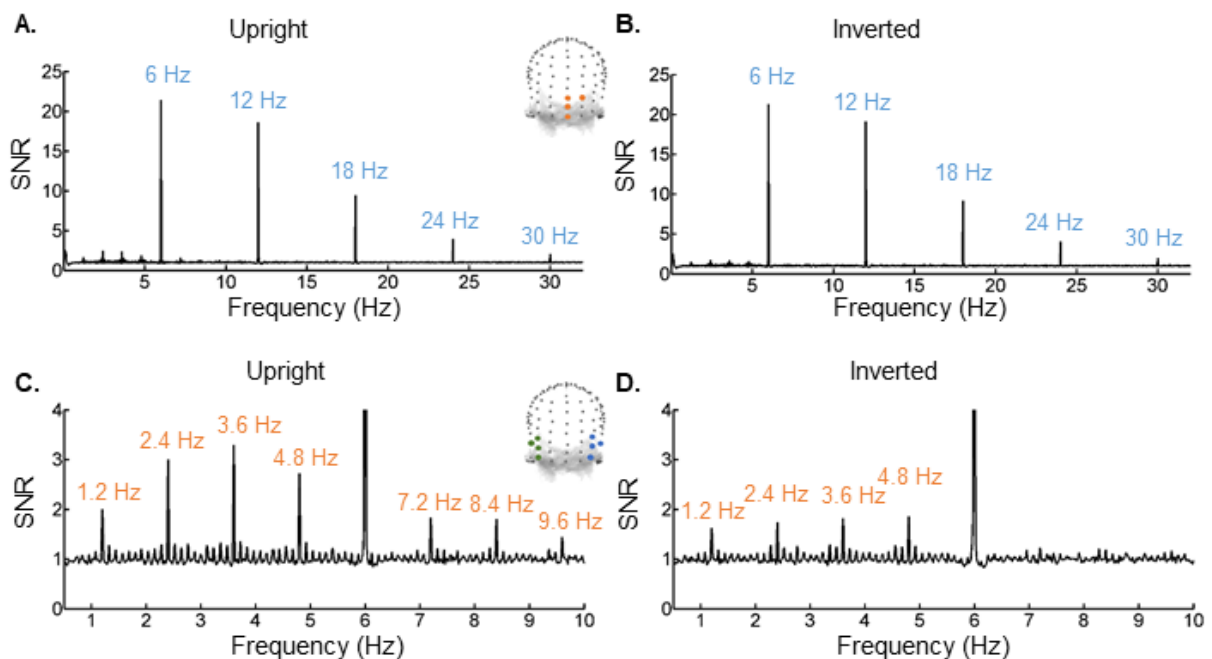


Figure 2. Grand-average EEG spectra in SNR of all emotional expressions (average across disgust, fear, happiness, surprised, anger and sadness). The upper part of the figure represents neural response to the base rate (6 Hz)

and its significant harmonics ($2F = 12$ Hz, $3F = 18$ Hz, $4F = 24$ Hz and $5F = 30$ Hz) in blue over a medial occipital extended slightly to right occipito-temporal hemisphere region of interest (ROI) averaged across channels (Oz, Olz, Iz & O2) shown separately for **A.** upright faces and **B.** inverted faces. Lower part of the figure represents emotional-specific response ($F/5 = 1.2$ Hz) and its significant harmonics ($2F/5 = 2.4$ Hz, $3F/5 = 3.6$ Hz, $4F/5 = 4.8$ Hz, $6F/5 = 7.2$ Hz, $7F/5 = 8.4$ Hz and $8F/5 = 9.6$ Hz) in orange over occipito-temporal ROI (averaged across left and right occipito-temporal channels, P9, PO7, PO9 & PO11 and P10, PO8, PO10 & PO12 respectively) shown separately for **C.** upright and **D.** inverted faces.

c. Individual Analysis

The response to facial expression was also evaluated at the individual level for upright faces. In order to visualize the overall response for each individual participant, we cropped the FFT spectrum in different epochs, centered at the expression-specific response (1.2 Hz and the subsequent harmonics until 9.6 Hz), surrounded by 10 neighboring bins, representing the noise level. Then, we summed the epochs corresponding to the expression-specific frequencies excluding the 5th epoch corresponding to the base rate (6 Hz). For each participant and condition, we computed an average of responses in each of the ROI defined at the group level (PO7, PO9, PO11, P9 and PO8, PO10, PO12, P10 for the left and right hemisphere respectively). Then, we calculated Z-scores on the FFT spectrum (see group level analysis for the method) in order to assess the significance of the responses in both ROIs for each expression at the individual level. We also applied a baseline-correction by subtracting the average noise level of the surrounding 10 bins excluding the immediately adjacent and the maximal ones. Interhemispheric differences for each expression were estimated by pairwise *t*-tests to compare left and right ROI amplitude per participants.

d. Brain topographical analysis

Previous studies (Dzhelyova et al., 2017, Leleu et al., 2018, Poncet et al., 2019) showed distinct brain responses according to the facial expression in the occipito-temporal regions. Thus, to examine potential topographical differences, individual baseline-corrected FFT spectrum data for each facial expression in upright and inverted orientation were normalized. For each participant, the baseline-corrected spectrum for each condition was first scaled by dividing the value at each electrode by the scalp-wide root-mean-square value (i.e. the square root of the sum of squares for all the 128 electrodes) (McCarthy & Wood, 1985). These normalized amplitudes were then summed for the significant harmonics and evaluated with repeated measures ANOVA with Facial Expression (Disgust, Fear, Happiness, Surprised, Anger and

Sadness) and Electrode separately for 2 scalp halves: anterior/frontal and posterior. The scalp was split through the midline and 69 channels formed the anterior/frontal half while the remaining 59 channels formed the posterior half. Importantly, an interaction between Facial Expressions and Electrode would indicate differences between the topographical distributions, thus hinting at partly distinct neural generators of the observed scalp response.

e. Time-domain analysis

In order to visualize the shape of the periodic changes time-locked to the emotional expression stimulus and estimate the speed and time course of facial expression changes, we performed time-domain analysis. Preprocessed and re-referenced data were low-pass FFT filtered at 30 Hz. A FFT notch filter with 0.05 width selectively removed the dominating base frequency, 5.9991 Hz and its harmonics (i.e. 11.9982 Hz, etc.). The first and last 2 s of the sequence corresponding to the fade in and fade out were excluded. Overlapping, locked to the expression-specific presentation epochs were segmented, lasting for an overall duration of 2000 ms (12 cycles of the base rate). For each sequence, 57 epochs were available per repetition for each condition (57 expression-specific images x 833 ms per cycle = 47 510 ms). These epochs were averaged for each participant and baseline-corrected by subtracting the signal within the 167ms pre-stimulus presentation, corresponding roughly to 1 cycle of the base rate. A *t*-test comparing when the waveforms were significantly different from 0 ($p < .05$, for at least 5 consecutive points, approximately 20 ms) was performed.

III. Results

1. Behavioral Data of the Change of Fixation Color Task

Repeated-measures analysis of variances (ANOVA) with *Orientation* (Upright, Inverted) and *Facial Expression* (Anger, Disgust, Fear, Happiness, Sadness, Surprised) as within-subject factors indicated no differences in task performance between upright and inverted faces (accuracy: $F(1, 16) = 1.04$, $\epsilon = 1.00$, $p = .32$; Response Times (RTs): $F(1, 16) = 2.65$, $\epsilon = 1.00$, $p = .12$) as well as between the different facial expressions (accuracy: $F(5, 80) = 1.01$, $\epsilon = .72$, $p = .41$; RTs: $F(5, 80) = .76$, $\epsilon = .43$, $p = .48$). The interaction between Orientation and Facial Expression also did not reach significance (accuracy: $F(5, 80) = .98$, $\epsilon = .70$, $p = .42$, RTs: $F(5, 80) = .78$, $\epsilon = .39$, $p = .46$).

2. EEG Data: Frequency Analysis

a. Base Frequency: General Visual Stimulation

Although it was not the main purpose of this study, we analyzed the responses obtained at the base rate frequency, reflecting the general response of the visual system of the stimulation. As in previous studies using the same paradigm (Dzhelyova, et al., 2017), we observed robust responses at this frequency with higher responses over medial occipital sites, extending slightly towards the right lateral occipital sites (see Figure 3). In order to evaluate the effects of *Orientation* and *Expression* at the base rate frequency in these regions, we performed repeated measures ANOVAs on the summed baseline corrected amplitudes over the medial occipital region (mO: Oz, Olz, Iz and O2) (sum of the 5 base rate harmonics (i.e., until 29.99 Hz over these sites). A main effect of *Facial Expression* was revealed, $F(5, 80) = 4.08$, $\epsilon = .696$, $p = .008$, $\eta^2 = .20$, due to a lower response for sadness compared to happiness and anger, for both orientations combined ($p = .005$ and $p = .004$, respectively). However, neither the effect of *Orientation* ($F(1,16) = .008$, $\epsilon = 1.00$, $p = .931$), nor the interaction between *Orientation* and *Expression* ($F(5,80) = .56$, $\epsilon = .74$, $p = .68$), were significant.

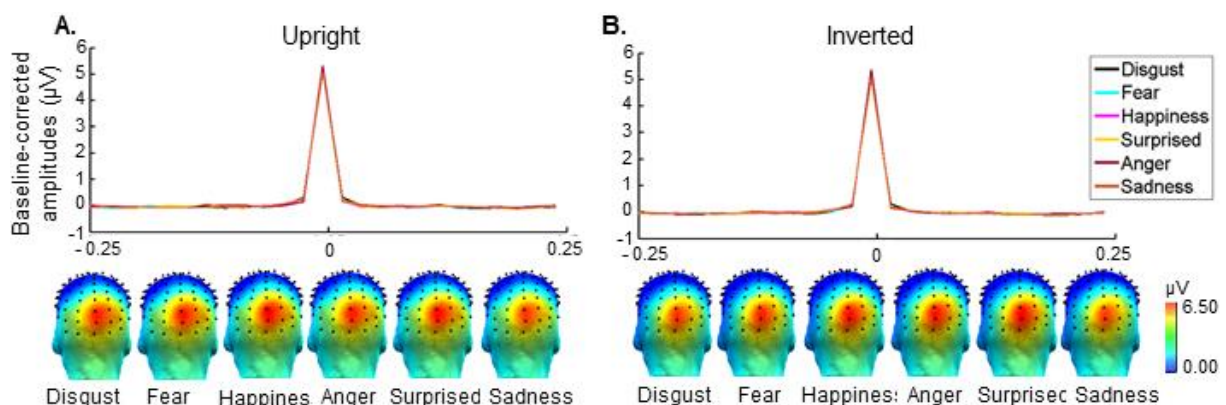


Figure 3. Neural response to the General Visual Stimulation (base frequency) for **A.** upright faces and **B.** inverted faces. Upper part corresponds to baseline-corrected amplitudes (in μV) spectra centered on the sum of the base rate frequency ($F = 6$ Hz) and its significant harmonics (until the fifth harmonics, i.e. 30 Hz) for each emotion (color line). Color line are superimposed indicating no differences between the expressions. Lower part corresponds to 3D-topographic scalp maps (posterior view) for each emotional expression individually (same scale are used for each emotional expression and for both orientation, ranging from 0 to 6.5 μV). Brain response to the general visual stimulation are observed over medial occipital sites, extending slightly to the right occipito-temporal hemisphere.

b. Expression-specific Frequency: Discrimination of Emotional Expression

Despite the heterogeneity and the brevity of the presentation of the images, responses corresponding to the frequency of expression change (from a neutral face to an expressive face) were clearly observable at 1.2. Hz and its harmonics (see Figure 2). Scalp topographies of the summed responses of the first 8 harmonics (i.e., $f/5$; $2f/5$ etc., until 9.6 Hz excluding the base rate) (see Figure 4) showed that the expression-specific responses were higher on the occipito-temporal regions. In addition, interhemispheric differences in these regions emerged according to the different types of expression change.

While the change from a neutral to a fearful or happiness expression seemed to engage mainly the right hemisphere, a change to a sad expression seemed to further engage the left hemisphere (see Figure 5). The other changes, especially to the expression of disgust, surprise and anger, seemed to be bilaterally distributed. Interestingly, among all the expressions used, the largest response was observed for faces expressing sadness. Moreover, these occipito-temporal activities were reported only for upright faces, thus confirming that face inversion strongly disrupts the processing of emotional expressions (see Figures 4 & 5) (Liu-Shuang et al., 2014).

Response over the whole scalp

To test these observations without predefined ROIs, a repeated-measures ANOVA was first carried out on the grand-averaged summed baseline-corrected amplitudes across all the 128 channels response with *Orientation* and *Facial Expression* as within-subject factors. This analysis revealed a main effect of both *Facial Expression*, $F(2, 80) = 3.62$, $\epsilon = .62$, $p = .018$, $\eta_p^2 = .18$ and *Orientation*, $F(1, 16) = 56.77$, $\epsilon = 1.00$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .78$. The interaction between *Orientation* and *Facial Expression* was also significant, $F(5, 80) = 3.62$, $\epsilon = .795$, $p = .01$, $\eta_p^2 = .18$, and was explained by a significant effect of *Facial Expression* only for upright orientations (Upright: $F(5,80) = 4.16$, $\epsilon = .64$, $p = .009$, $\eta_p^2 = .002$; Inverted: $F(5,80) = 2.24$, $\epsilon = .81$, $p = .07$). This last effect was due to higher amplitudes for changes to anger than for changes to fear and to happiness ($p = .018$ and $p = .01$, respectively).

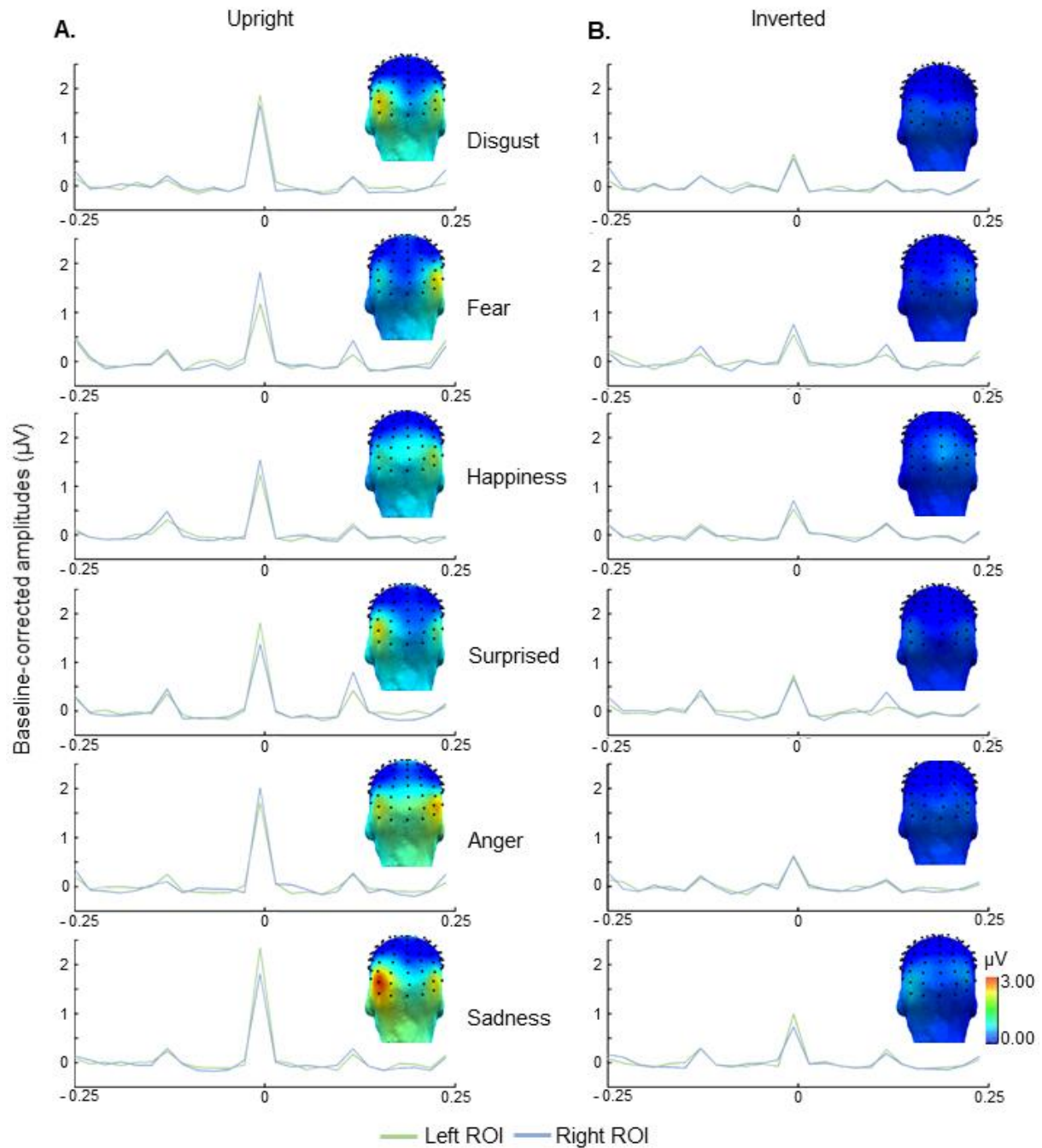


Figure 4. Neural responses to expression-specific frequency. The summed baseline corrected amplitudes (in μV) over the left (average across channels P9, PO7, PO9, PO11; green line) and the right (average across channels P10, PO8, PO10, PO12; blue line) ROI for the expression-specific frequency (1.2 Hz) and its significant harmonics (until the eight harmonics, i.e. 9.6 Hz, excluding the base rate at 6 Hz) centered to 0 for each emotional expression separately and for A. upright and B. inverted faces. Three-dimensions scalp topographies (in μV) shown for each expression (*Disgust*, *Fear*, *Happiness*, *Surprised*, *Anger* and *Sadness*) separately with the same scale (from 0 to 3.00 μV) for the summed baseline corrected amplitude of the 1.2 Hz response and its subsequent significant harmonics. Neural responses to emotional expression are largely reduced for inverted faces compared to upright faces.

ROI Analysis

Since the discrimination response to emotional expression was distributed mainly over the occipito-temporal sites, two main regions of interest in the right and the left hemisphere were defined for further analysis. Each ROI comprised 4 electrodes, P9, PO7, PO9 and PO11 for the left hemisphere and the corresponding electrodes in the right hemisphere (see Figure 4). Thus, as above, a repeated-measures ANOVA was carried out on the amplitudes by adding the ROI (Left Hemisphere, Right Hemisphere) factor. This analysis revealed that the expression-specific response was larger for upright than for inverted orientations, $F(1, 16) = 90.31$, $\epsilon = 1.00$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .85$. The amplitudes were also significantly different among the 6 expressions, regardless of their orientation, $F(5, 80) = 4.6$, $\epsilon = .52$, $p = .0095$, $\eta_p^2 = .22$. However, the main effect of ROI did not reach significance, $F(1,16) = 0.10$, $\epsilon = 1.00$, $p = .76$. More interestingly, the two-way interactions with *Facial Expression* reached significance (*Expression x ROI*: $F(5,80) = 17.09$, $\epsilon = .796$, $p < .0001$, $\eta_p^2 = .52$, and *Expression x Orientation*: $F(5, 80) = 2.94$, $\epsilon = .66$, $p = .037$, $\eta_p^2 = .16$) as well as the 3-way interaction between *Expression*, *Orientation* and *ROI*, $F(5,80) = 4.96$, $\epsilon = .53$, $p = .006$, $\eta_p^2 = .24$. This last interaction was explained by the same level of activity in left and right hemisphere ($p > .05$) for inverted faces. However, for upright faces, higher responses were measured in the right hemisphere for fear expressions ($p < .0001$) and in left hemisphere for sadness ($p = .002$) and surprised ($p = .02$) expressions. No other interhemispheric difference reached significance for the other expressions ($p > .05$) (see Figure 5). Additionally, regardless of the ROI, the main effect of Expression was significant only for upright orientation (*Upright*: $F(5,80) = 4.63$, $\epsilon = .56$, $p = .008$, $\eta_p^2 = .22$; *Inverted*: $F(5,80) = 1.86$, $\epsilon = .72$, $p = .13$). Indeed, sadness elicited a stronger activation than fear and happiness ($p = .01$ and $p = .001$ respectively with a Bonferroni correction for multiple comparisons). These differences were further evaluated in a brain topographical analysis (see section 3.2.4).

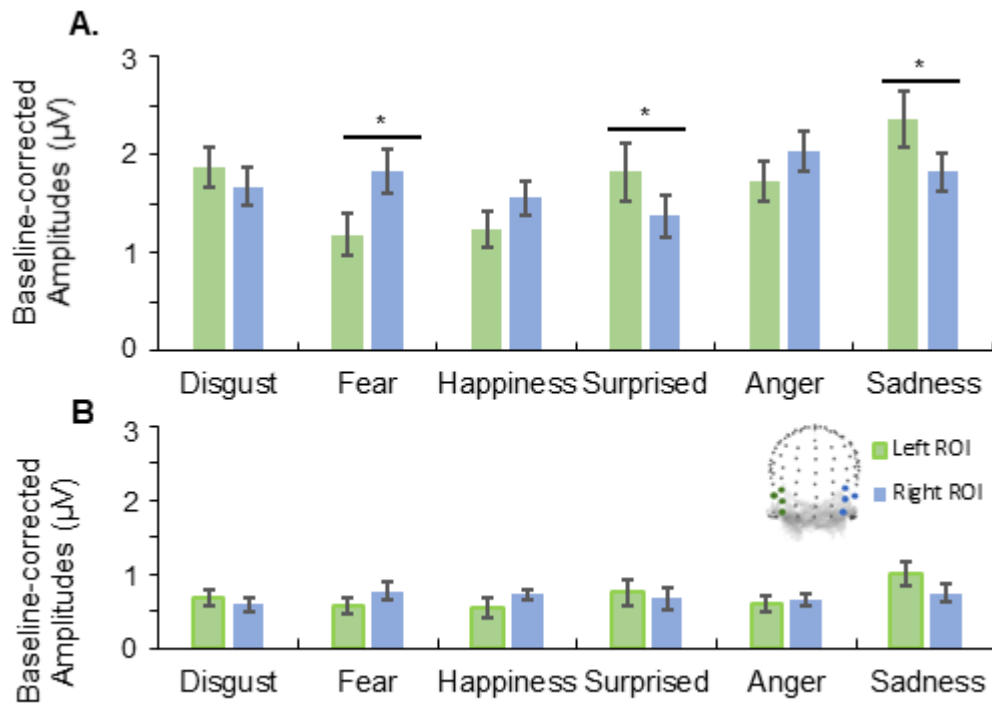


Figure 5. Sum of the expression-specific responses and its significant harmonics (until 8F/5, i.e. 9.6 Hz, excluding the base rate at 6 Hz) over left (average across channels P9, PO7, PO9, PO11; green bars) and right (average across channels P10, PO8, PO10, PO12; blue bars) ROI plotted separately for each facial expression and for A. upright and B. inverted faces. Error bars are standard errors of the mean (SEM). * indicate a significant difference between left and right ROI for the concerned emotional expression.

3. Responses to facial expression changes at individual level

Despite the high variability of the images and the brevity of expression change, all individual participants showed significant responses for each of the 6 expression changes presented in upright faces, either in the left, the right or both left and right ROI (Z -score > 1.96 , i.e., $p < .05$) (See Figure 6). Moreover, t -tests were performed at individual level on the baseline-corrected amplitude data to examine the interhemispheric differences for each expression (see Figure 7). In a large number of participants, higher activations were observed in right hemisphere than in left hemisphere, especially for disgust (4 participants against 2, and 11 had activation in both hemisphere), fear (7 against 2, and 8 with no differences), happiness (5 against 2, and 10 with no differences) and anger (7 against 1, 9 with no differences). In return, higher activity was observed in the left hemisphere for surprised (in 5 participants against 4 in the right hemisphere, 8 with no differences) and sadness (6 against 2, 9 with no differences).

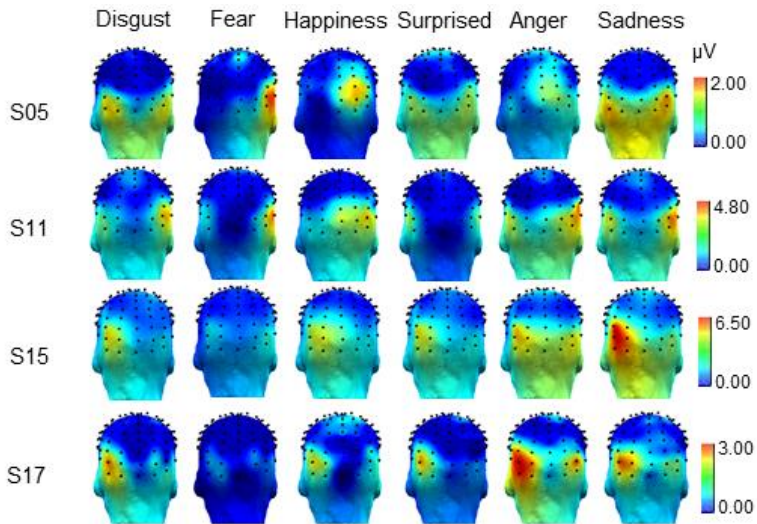


Figure 6. Example of individual responses to the expression-specific frequency for four subjects. Three-dimensions scalp topographies (in μV) of the summed expression-specific frequency response (i.e. 1.2 Hz) and its significant harmonics (until $8F/5$, i.e. 9.6 Hz, excluding the base rate at 6 Hz) for each facial expression. The color scale indicates the range from 0 to the maximum individually for each subject, the same scale is used for the distinct expression for each subject.

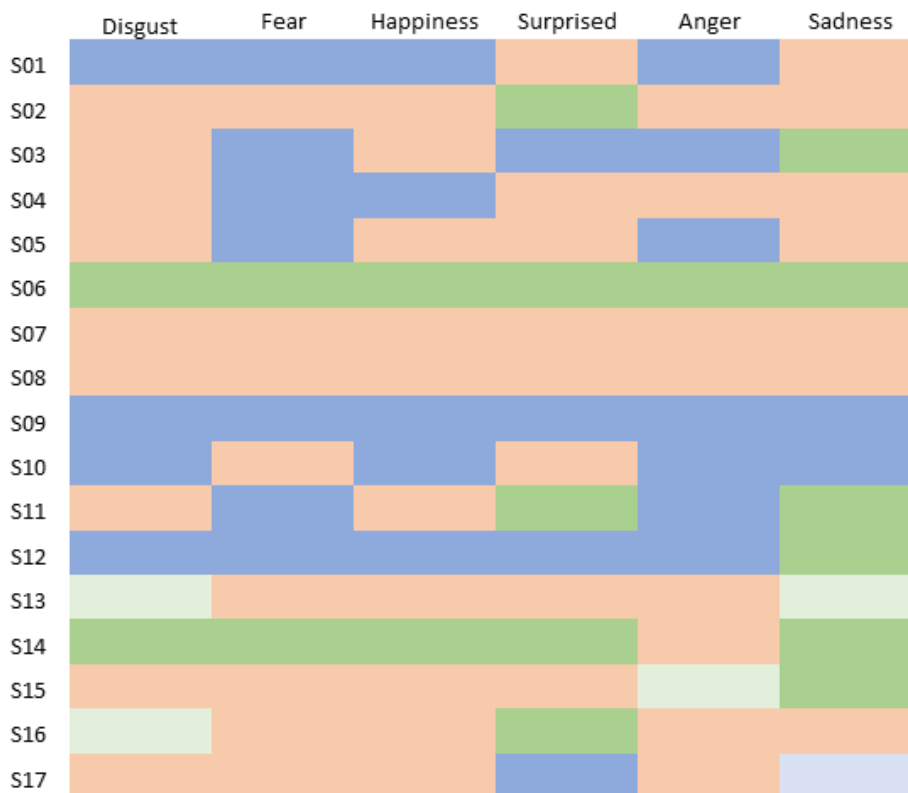


Figure 7. Hemispheric lateralization at individual level for each expression change, dark blue indicated a higher amplitude in the right than in the left hemisphere; dark green indicated a higher amplitude in the left than in the right hemisphere ($p < .05$). Light color (blue or green) indicated a trend toward significance ($.05 < p < .07$). Orange indicate a significant response in both left and right ROI without interhemispheric difference.

4. Brain topographical analysis

This analysis was performed to test for spatial differences between the responses to the different kinds of expression changes when presented at upright orientation, separately for the 2 halves (posterior and anterior) of the scalp, split along the midline (see Methods).

When evaluating the anterior/frontal half of the electrodes only, the interaction between *Facial Expression* and *Electrode* did not reach significance ($F(340, 5440) = 1.22, \epsilon = .65, p = .27$) indicating that the topographical differences were mainly driven by variations at posterior sites.

For posterior channels, the repeated-measures ANOVA with *Facial Expression* and *Electrode* (59 posterior electrodes) revealed a main effect of *Facial Expression* ($F(5,80) = 3.14, \epsilon = .71; p = .026, \eta_p^2 = .16$) and *Electrode* ($F(58, 928) = 3.14, \epsilon = .09; p < .0001, \eta_p^2 = .67$). More importantly, there was a significant interaction between *Facial Expression* and *Electrode* ($F(290, 4640) = 3.72, \epsilon = .04, p < .0001, \eta_p^2 = .19$) pointing to spatial differences between the 6 types of facial expression changes. To further explore this interaction, an ANOVA was conducted on a restricted number of channels with *Facial Expression* and *ROI* (Left: P9, PO7, PO9, PO11; Right: P10, PO8, PO10, PO12 and medial: POz, POOz, Oz, Olz) as within-subject factor. The main effects of *Facial Expression* ($F(5,80) = 6.38, \epsilon = .68, p = .0005, \eta_p^2 = .29$) and *ROI* ($F(2,32) = 27.17, \epsilon = .73, p < .0001, \eta_p^2 = .63$) and more importantly, the interaction between *Facial Expression* and *ROI* ($F(10, 160) = 8.7, \epsilon = .52, p < .0001, \eta_p^2 = .35$) were all significant. This last interaction was due to a significant effect of *Expression* in the left ROI ($F(5,80) = 12.93, \epsilon = .78, p < .0001, \eta_p^2 = .45$) as well as in the medial region of interest ($F(5,80) = 12.096, \epsilon = .74, p < .0001, \eta_p^2 = .43$), whereas for right ROI, this effect was not significant ($F(5,80) = 2.38, \epsilon = .67, p = .07$). In the left hemisphere (ROI), higher activity was recorded for disgust, surprised and sadness than for fear and happiness (all $p < .01$) and for sadness compared to anger ($p = .005$). In medial region, happiness and anger elicited higher responses than disgust, fear, surprised and sadness (all $p < .02$) (see Figure 8).

For inverted faces, the interaction between *Facial Expression* and *Electrode* did not reach significance neither for the anterior/frontal halves ($F(340, 5440) = 1.08, \epsilon = .04, p = .38$) nor over posterior sites ($F(290, 4640) = 1.75, \epsilon = .04, p = .05$).

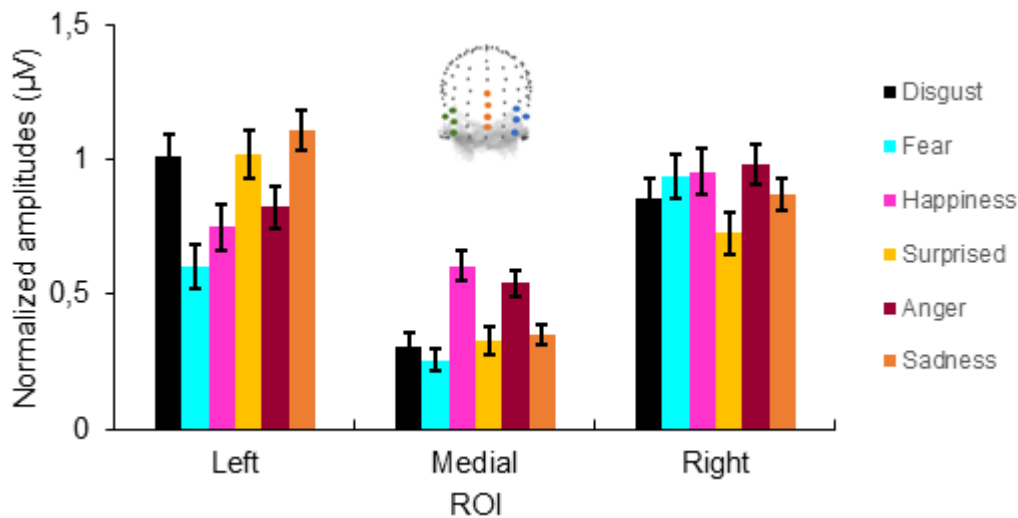


Figure 8. Scalp topography differences between emotional expressions. The summed normalized amplitudes (in μV) expression-specific responses (1.2 Hz) and its significant harmonics (until $8F/5$, i.e. 9.6 Hz, excluding the base frequency at 6 Hz) plotted separately for the left (average across channels P9, PO7, PO9, PO11), the medial (average across channel POz, POOz, Oz, Olz) and the right (average across channels P10, PO8, PO10, PO12) ROI for each emotional expression (*Disgust, Fear, Happiness, Surprised, Anger and Sadness*). Error bars are standard errors of the mean (SEM).

5. Time-domain analyses

These analyses, by subtracting Upright *minus* Inverted faces, revealed the succession of two clear deflections in occipito-temporal (PO9/PO10) sites following the presentation of an emotional expression (see Figure 9): a negativity peaking at around 235 ms and lastly, followed by a positivity at around 397 ms. Time-point analyses ($p < .05$, for at least 5 consecutive points, approximately 20 ms) on differential waveforms for each expression change showed significant during the time window from 189 ms to 346 ms, over bilateral occipito-temporal sites for all the expressions, except for surprise over the right occipito-temporal sites and happiness in neither the right nor the left. Finally, significant differences appeared between 349 and 431 ms over bilateral occipito-temporal sites for all the expressions, except for surprise and disgust for which the response appeared only on the left hemisphere and sadness for which responses did not appear either in left or in the right hemisphere (see Table 2).

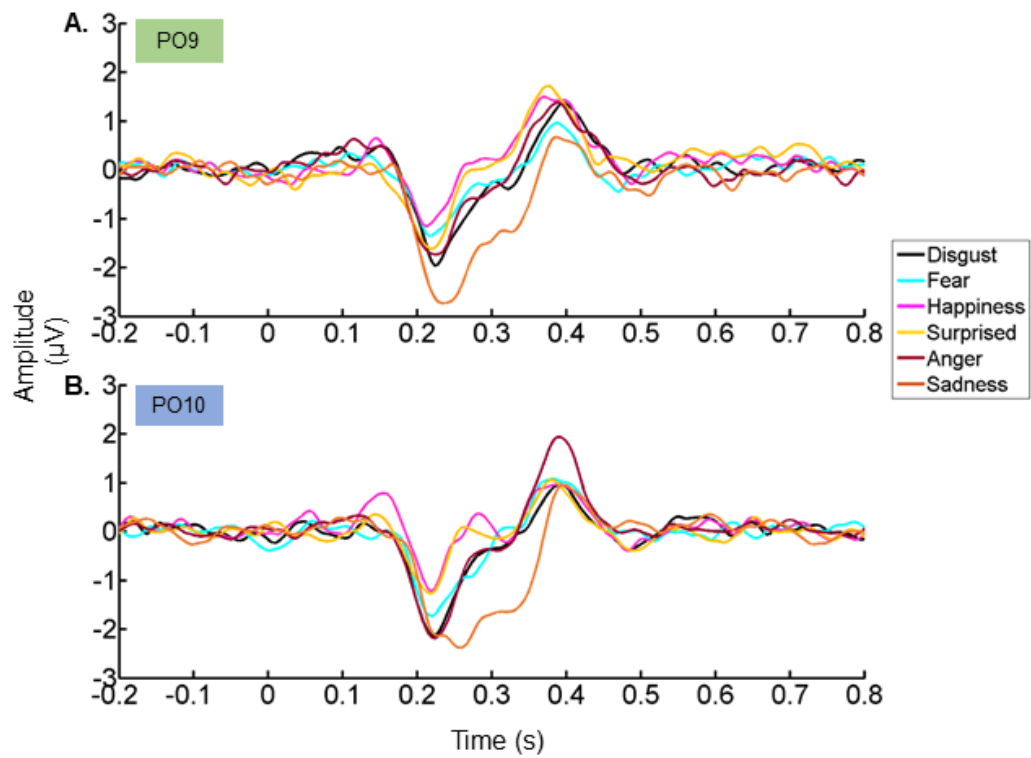


Figure 9. Temporal dynamics of the brief expression changes detection response on the subtraction upright minus inverted faces shown independently for each emotional expression (distinct colour line) on two occipito-temporal channels in the left hemisphere A. PO9 and the contralateral channel B. PO10. Data are displayed for a segment of 1 second locked to the presentation of the emotional expression and these EEG data are shown with the signals at 6Hz and its harmonics filtered out in order to reveal the distinct components.

Table 2. Time course (in ms) of the significant components, a first negative components and a second positive components for each emotional expression for A. a left hemisphere channel, PO9 and B. a right hemisphere channel, PO10.

PO9	Second component		Third component	
	Start	End	Start	End
Disgust	208	263	380	415
Fear	204	240	388	403
Happiness			349	415
Surprised	189	231	361	403
Anger	204	286	361	431
Sadness	208	333		

PO10	Second component		Third component	
	Start	End	Start	End
Disgust	208	255		
Fear	212	271	376	423
Happiness			369	415
Surprised				
Anger	208	259	369	411
Sadness	224	345		

IV. Discussion

With FPVS-EEG, we provided evidence of the human brain's ability to detect brief emotional changes from extremely heterogeneous natural images, in terms of background, viewpoint, people ages, luminance, ethnical origins. In particular, emotional faces detection elicited activity over occipito-temporal sites, with distinct cortical topographies and hemispheric lateralization according to the specific expression. While happiness and anger elicited stronger response over medial occipital regions, the other expressions (disgust, fear,

surprised and sadness) activated more lateral posterior regions. Moreover, while there were no differences between expressions in the right hemisphere, , sadness showed the strongest activity while fear showed the weakest response over the left occipito-temporal hemisphere. Finally, taking into account interhemispheric differences, sadness and surprise elicited larger responses over the left hemisphere whereas fear elicited a larger response over the right hemisphere. The other emotions (disgust, happiness, anger) activated both hemispheres similarly.

1. Robust electrophysiological marker of detection of brief emotional changes from faces

This study highlighted the capacity of the brain to automatically detect the changes of natural facial expression without requiring an explicit categorization task. Faces were presented very briefly (with a 170 ms SOA) in a continuous train of stimulation and despite the brief changes to expressive faces which appeared every five faces (i.e. at a 1.2 Hz rate), highly significant neural responses were observed at the frequency of interest in the EEG spectrum. Moreover, despite the great variability of the images, these responses were observed not only at the group level but also at the individual level, thus underlining the robustness of the responses observed with this FPVS paradigm. The originality of our study lies in the use of facial stimuli integrated in natural environments varying in many points. These images are more ecologically valid than posed exemplar previously used and represent everyday situations. So far, the processing of emotional facial expressions has been studied mainly with stereotypical face stimuli.

Several elements suggest that the recorded neural response to expression changes reflect high-level processes. Indeed, even if picture size did not vary across the experiment, size of the faces in the images varied within expression, so that the changes of expression could not be captured by simple local (i.e. pixelwise) changes of the stimuli (Dzhelyova & Rossion, 2014). Additionally, the base rate response (i.e. 6 Hz), recorded over medial occipital sites and reflecting a mixture of low- and high-level processes (Leleu et al., 2018), did not differ significantly between upright and inverted faces, contrary to the expression-specific response (i.e. 1.2 Hz) which was significantly reduced for inverted faces, again suggesting its association with high-level processes. Behavioral results at the orthogonal task did not differ either between inverted and upright condition or between emotional expression, indicating that the increased neural responses for upright faces at the expression-specific frequency could not be

attributed to the difficulty of the task or to the attention of the participants. Moreover, in the previous EEG studies using similar FPVS paradigms ([Dzhelyova et al., 2017](#), [Leleu et al., 2018](#)), facial expression images were considered as ‘oddball images’ as they were less often presented than neutral faces, thus suggesting that the measured effects could be driven by the rareness of the image presentation rather than the facial expression itself. To overcome this issue, we took as a precaution in the present study that the probability of appearance of each image (neutral or expressive faces) in each stimulation sequence was equal. Yet, one limitation of our study would be the small number of pictures used for each emotional expression, in order to equalize the repetition of each image.

Overall, all these elements suggest that the neural responses to the detection of expression changes are related to high-level processes linked to emotion processing rather than to low-level processes linked to the visual characteristics of the images.

2. Human brain detection of facial expression according to emotion

Considering neural responses across the whole scalp, we found stronger activity for the expression of anger, which can be explain by a more distributed neural recruitment for anger compared to fear and happiness.

However, when considering responses over occipito-temporal sites, we observed, contrary to our expectations and previous reports ([Turano et al., 2017](#); [Poncet et al., 2019](#), [Leleu et al., 2018](#); [Batty and Taylor 2003](#)), the weakest activation for fear and the strongest activation for sadness, compared to other expressions. Indeed, in the few studies evaluating all basic emotional expressions, fear generally elicited the higher neural response ([Batty and Taylor, 2003](#); [Turano et al., 2017](#); [Poncet et al., 2019](#)), whereas the lower neural responses were reported for sadness ([Leleu et al., 2018](#)). While sadness has been shown to be confused with neutral expression in some behavioral studies ([Palermo & Coltheart, 2004](#); [Tottenham et al., 2009](#)), we observed in our study a clear discrimination between neutral and sadness expressions. Our results are nonetheless consistent with those of [Lynn and Salisbury \(2008\)](#) who showed a higher occipito-temporal activity for sadness. Here, our mixed observations could be explained by the high variability and amount of information contained in the images, while the majority of studies on emotional perception used stereotypical and posed faces. Previous behavioral and neuroimaging studies actually showed that gaze direction (directed or averted; e.g. [Sander et al., 2007](#); [Milders et al., 2011](#); [Conty et al., 2007](#); [Adams et al., 2012](#)),

head orientation (e.g. [Hess et al., 2007](#); [Sauer et al., 2014](#)), ethnical origin ([Jack et al., 2009](#); [Beaupré & Hess, 2006](#); [Krämer et al., 2014](#); see [Nelson and Russel, 2013](#) for a review) but also emotional scenes in background (e.g. [Righart et de Gelder, 2008a, 2008b](#) ; [Xu et al., 2017](#)) could influence the perception and recognition of emotional expressions and underlying neural activities. It was also assumed that human brain response had higher activity with increased intensity of the different type of emotion, with a 40 % threshold for all the expressions, except for sadness for which the detection intensity threshold was 60 % ([Leleu et al., 2018](#)). While our results could not be explained by a difference in intensity as all the images were paired based on the pre-test intensity rating, it was not the case in previous studies reporting neural activity differences between expressions ([Batty & Taylor, 2003](#); [Poncet et al., 2019](#); [Turano et al., 2017](#)). Moreover, by using morphing from neutral to expressive faces to create dynamic changes, some authors found, in varying the rhythm of the sequence from a neutral to an expressive face, that the rhythm would influence differently the accuracy response as well as the naturalness rating of expression as a function of the emotion ([Kamachi et al., 2001](#); [Sato and Yoshiawa, 2004](#)). In the present study, we created a periodic dynamic change while each face was presented for almost 170 ms ($1/6 \text{ Hz} = 166.67 \text{ ms}$) with the constraint that every fifth faces, an emotional expression was presented in a continuous flow of neutral faces. The stimulation rate was the same for all the expressions, but it may be that this high presentation rate generates differential activations depending on the type of expression, especially stronger activations for sadness and conversely lower activations for fear.

Through our results, we also observed a different lateralization of brain responses depending on facial expressions, with stronger activity over left than right occipito-temporal sites for sadness and surprise and the opposite for fear, which could be due to a different involvement of holistic and part-based feature processing depending of the expression. Using eye tracking, [Calvo and Nummenmaa \(2008\)](#) pointed out that participants focus preferentially on critical regions to categorize a given expression, for example on the mouth for happiness and disgust and on the eye region for fear, sadness and anger ([Wegrzyn et al., 2017](#); [Bombardi et al., 2013](#)). According to [Calvo and Beltran \(2014\)](#), interhemispheric differences in emotional face processing could be interpreted as a difference in attentional capture from salient features of the face. In fact, it was previously assumed in face perception that the right hemisphere is dedicated for holistic processing of the face ([Hillger and Koenig, 1991](#); [Caharel](#)

et al., 2013; Rossion et al., 2011; Sergent, 1988; Sergent et al., 1992; Jacques and Rossion, 2009) and the left hemisphere is involved in analytical processing (Hillger and Koenig, 1991; Sergent, 1982). These observations were also reported recently for emotional expression perception (Calvo and Beltran, 2014). Here, we can expect that the saliency of the eye region, and possibly the tears, in sad faces could lead to part-based feature processing subtended by the left hemisphere, whereas the detection of fear would be more based on holistic processing subtended by the right hemisphere. In contrast, the lack of difference of interhemispheric activation for disgust, anger and happiness suggests that the detection of these expressions would be based on a combination of both holistic and feature-based processing. Moreover, holistic processing for fear could explain the reduced activity, as this emotion could be discriminate at a glance without checking every single part of the face thus leading to a lesser attentional cost. Rossion (2013) emphasize on the advantage of holistic processing, with an easier and faster recognition of faces. In the same vein, the higher activity for sadness could be explained by a higher attentional recruitment to be processed part by part. Another potential explanation for the higher activation to sad faces is that the possible presence of tears on sad faces and its important social meaning could amplify the differences of neural activation between neutral and sadness expressions. Finally, although surprise has been less frequently studied (Leleu et al., 2018; Poncet et al., 2019; Lynn and Salisbury, 2009), it was previously assumed that diagnostic features are not clear for this facial expression (Calvo et Beltran, 2014; Calvo et al., 2018). However, the left hemisphere advantage observed when processing this facial expression in our study with natural images suggests that it could be processed part by part rather than holistically.

3. Differential spatial distributions depending on emotional expressions

Although occipito-temporal activations were recorded for each of the 6 expressions, our study highlighted two distinct neural signatures according to the expression. More specifically, happiness and anger produced stronger activations over medio-occipital region compared to other expressions, while disgust, surprise and sadness produced stronger activations over the left lateral occipito-temporal region. Accordingly, an fMRI study (Harry et al., 2013) also found a similar pattern of emotional expression decoding in lateral face-selective region (the fusiform face area - FFA). In fact, the right FFA was shown to decode all

the emotional expressions whereas the contralateral hemisphere was involved in decoding all the emotional expressions except anger and happiness (Harry et al., 2013).

Distinct spatial occipito-temporal distributions were also previously found by means of a similar FPVS-EEG paradigm (Dzhelyova et al., 2017, Leleu et al., 2018). In particular, Dzhelyova et al. (2017) observed more dorsal occipito-temporal distribution for happiness and more ventral occipito-temporal distribution for fear and disgust expression. These authors interpreted this distinct distribution in terms of regions involved in avoidance or approach-related expressions (see Elliot and Covington for a review). These two motivational systems would be underpinned by distinct neural substrates (Pizzagalli et al., 2005). In line with this interpretation, our observations pointed out more medio-occipital distributions for anger and happiness, both being associated with approach-related expression (Davidson, 1992; Carver and Harmon-Jones, 2009). In contrast, the other expressions, that is to say disgust, surprise and sadness (except fear), activating more lateral occipito-temporal regions, were generally associated to avoidance (Lee & Lang, 2009). Despite discrepancy between the distinct differences on the scalp mentioned above (dorsal/ventral occipito-temporal distribution for Dzhelyova et al., 2017 and medio-occipital/lateral occipito-temporal in the present study), our study gave new evidence of reliable discrimination of the different emotional expressions.

4. Time course of facial expression discrimination

Our analyzes revealed two time-domain responses during which expressive faces were discriminated from neutral faces, with specific patterns according to emotional expressions. A first temporal window appeared early between 189 and 346 ms and a second temporal window occurred later between 349 and 431 ms over occipito-temporal regions. Neural time course of the processing of facial expressions was assessed with neurophysiological measures, such as event-related potentials (ERPs), with the identification of different components reflecting distinct neural processing. Even if a strict comparison cannot be drawn between our results obtained through the FPVS approach and those obtained in ERPs, the time windows that we have described were relatively close to some observed in ERPs. In particular, we observed a large (189-346 ms) window during which a bilateral negativity occurred over occipito-temporal sites for all expressions (except happiness in both hemisphere and surprise in the right hemisphere) that could be put in parallel with the well-known N170 component, a negative component, peaking between 140 and 200 following stimulus onset. This face-

sensitive component (see [Rossion & Jacques, 2008](#) for review), associated with structural encoding of faces ([Bentin et al., 1996](#)), has been shown to be modulated by facial expression (e.g. [Batty & Taylor, 2003](#), [Caharel et al., 2007](#), [Leppänen et al., 2007](#); [daSilva et al., 2016](#)). Notably, the amplitude of the N170 was reported as being larger for negative expressions than for positive ones on occipito-temporal sites (e.g. [Turano et al., 2017](#); [Batty & Taylor, 2003](#); [Caharel et al., 2007](#); see [Hinojosa et al., 2015](#) for a meta-analysis).

Finally, a second positive response appeared for all the expressions bilaterally (except for sadness in both hemisphere and surprise and disgust in the right hemisphere) peaking between 349 and 431 ms. This second component could be linked to the late positive potential (LPP: e.g. [Leppänen et al., 2007](#); [Schupp et al., 2004](#); [Duval et al., 2013](#)) occurring over fronto-central and centro-parietal sites around 400 ms after stimulus presentation until 600 ms or even later (1000 ms after stimulus presentation). This component has been previously found to be modulated by emotional expression, with a higher amplitude for negative and positive stimulus compared to neutral one (e.g. [Dillon et al., 2006](#); [Hajcak and Olvet, 2008](#)). The LPP is thought to reflect higher-level processing such as cognitive appraisal of the emotional content, memory processing and also attention allocation. Even if we observed a higher amplitude for anger than the other expressions, all the expressions were detected during this time window, except sadness. Altogether, we observed a clear discrimination response of rapid and brief changes in emotional expression appearing from early perceptual processing stages until later ones.

V. Conclusions

To conclude, the present study provides objective evidence for automatic detection of brief changes of facial expressions in the human brain based on highly variable natural images. Specifically, our findings highlighted for the first time that this ability of the human brain to detect facial emotions can be generalized across changes of identity, viewpoint, gender, ethnic origin, but also across the context of the image (natural environments). This effect is extremely robust since it was observed for each change of expression in all the participants, emphasizing the reliability and sensitivity of the FPVS-EEG approach. They call for further studies to clarify the mechanisms of perception of dynamic facial expressions presented in natural environments, that is to say in an ecological way.

Chapitre 3

Human intracerebral recordings in the human amygdala and fusiform gyrus during rapid changes in facial expressions (Expérience 3)

Synthèse de l'article

Parmi les questionnements qui ont guidé les recherches sur les émotions ces dernières années, les bases cérébrales qui en sous-tendent le traitement à partir du visage ont été largement étudiées. Plusieurs structures cérébrales ont ainsi été identifiées comme ayant un rôle critique dans le traitement des expressions faciales, telles que l'amygdale, le sillon temporal supérieur, l'insula (Adolphs, 2002). Lorsque l'on s'intéresse à la place des émotions au sein des modèles neuronaux du traitement des visages (Haxby et al., 2000, 2002 ; Duchaine & Yovel, 2015), deux voies de traitement séparées sont communément décrites. L'une est impliquée dans le traitement des aspects invariants, notamment pour la reconnaissance de l'identité, et la seconde dans le traitement des aspects changeants, telles que les expressions faciales émotionnelles. Parmi les régions cérébrales impliquées, l'amygdale a fait l'objet de nombreuses recherches et semble avoir une implication spécifique dans le traitement des émotions négatives (Krolak-Salmon et al., 2004 ; Sato et al., 2011). Selon les modèles précédemment cités (Haxby et al., 2000, 2002 ; Duchaine & Yovel, 2015), le gyrus fusiforme, décrit dans la littérature comme étant sélectivement impliqué dans le traitement des visages, d'où son appellation « l'aire fusiforme des visages » (Fusiform Face Area – FFA, Kanwisher et al., 1997), aurait une moindre implication dans le traitement des émotions. Toutefois, certaines études soulignent une implication de cette structure dans les mécanismes de reconnaissance des émotions (Wegrzyn et al., 2015; Tsuchiya, et al., 2008; Pourtois et al., 2010 ; Matsuda et al, 2013), mais son rôle reste encore à ce jour méconnu.

Par conséquent, l'objectif de cette dernière étude est d'investiguer et comparer l'implication de deux structures, que sont l'amygdale et le gyrus fusiforme, dans la perception des changements dynamiques et brefs d'expressions émotionnelles. Pour ce faire, nous avons eu recours, comme dans nos études précédentes, à l'approche de stimulation visuelle périodique rapide combinée cette fois-ci à des enregistrements électrophysiologiques intracérébraux (stéréo-électroencéphalographie-SEEG) chez un large groupe de patients épileptiques (N = 30) présentant une épilepsie temporale pharmaco-résistante. Nous nous sommes par ailleurs intéressés au mode de traitement (holistique et analytique) des expressions faciales au sein de ces deux régions par le biais du paradigme d'inversion (Yin et al., 1969 ; Tanaka & Farah, 1993). Ce dernier a permis de montrer que la rotation de 180° d'un visage dégrade de façon disproportionnée les performances de reconnaissance des visages, phénomène qui a été attribué à la prépondérance du traitement holistique/configural des visages à l'endroit.

Le protocole de stimulation visuelle périodique rapide que nous avons utilisé est le même que celui d'une étude précédente lors d'enregistrement électrophysiologique (EEG) en surface (Dzhelyova et al., 2017). Un visage expressif apparaît toutes les cinq images dans un flot continu de visages neutres, présenté à la fréquence de base de 6 Hz (soit 6 images par seconde). La réponse spécifique aux expressions faciales correspond donc à la réponse observée à 1,2 Hz et ses harmoniques (c'est-à-dire $f/5 = 1,2$ Hz ; $2*(f/5) = 2,4$ Hz etc.). Ces séquences de stimulation sont présentées selon deux orientations, à l'endroit et à l'envers, dans le but d'observer les effets d'inversion. Dans un premier temps, nos analyses révèlent que la proportion des contacts significatifs ainsi que l'amplitude des réponses sont plus importantes dans le gyrus fusiforme latéral comparativement à l'amygdale. Cependant, tandis que des réponses spécifiques aux émotions (1,2 Hz et ses harmoniques) et des réponses plus générales à l'ensemble des visages (6 Hz et ses harmoniques) sont observées au sein du gyrus fusiforme latéral, dans l'amygdale, seules les réponses spécifiques aux émotions (1,2 Hz et ses harmoniques) sont observées. Ces résultats soulignent une implication différentielle de ces deux régions. En effet, tandis que l'amygdale semble engagée spécifiquement dans le traitement des émotions, le gyrus fusiforme latéral semble quant à lui impliqué dans le traitement des émotions et plus globalement, dans celui des visages. En outre, alors que l'amygdale répond quasiment exclusivement aux expressions faciales négatives (peur et dégoût) avec une très faible proportion de contacts significatifs à la joie, le gyrus fusiforme

latéral répond à l'ensemble des expressions faciales émotionnelles, avec toutefois une activité plus conséquente pour les émotions négatives. Enfin, tandis que la proportion des contacts significatifs et l'amplitude des réponses diminuent avec l'inversion dans l'amygdale uniquement pour l'expression de dégoût, dans le gyrus fusiforme un effet d'inversion est observé pour l'ensemble des émotions. En conclusion, ces observations soulignent des rôles distincts et complémentaires de l'amygdale et du gyrus fusiforme latéral dans la détection rapide du changement d'expressions faciales chez l'humain. Ces différents résultats sont discutés à la lumière des observations de la littérature.

Mots clés : Expression faciale, Amygdale, Gyrus Fusiforme Latéral, Stimulation visuelle périodique rapide, SEEG

I. Introduction

Being able to quickly decode emotional expression changes from a person's face is critical for human social interactions. Despite a large amount of scientific research over the past 4 decades, the neural basis of facial expression recognition remains heavily debated. On the one hand, the contribution of medial temporal lobe structures, in particular the amygdala (AMG), has been emphasized for processing emotional stimuli, especially facial expression from faces (Krolak-Salmon et al., 2004; Meletti et al., 2012; Pourtois et al., 2010; Sato et al., 2011; for review, see Murray et al., 2014). However, whether the AMG is involved in the recognition of negative expressions, in particular fear (Krolak-Salmon et al., 2004; Sato et al., 2011) or also for positive expressions (Juruena et al., 2010; Sato et al., 2019; Diano et al., 2017) remains debated, with some researchers even arguing that the AMG is not sensitive to the valence but to the intensity of emotional expressions (Williams et al., 2005; Habel et al., 2007). In addition, the question of whether the AMG is involved early and automatically by the presentation of facial expressions (Sato et al., 2011) or rather during late affective judgments (Harris et al., 2014; Wang et al., 2014), is also controversial (Wegrzyn et al., 2015). Finally, whether faces are encoded holistically/configurally (i.e., as a single representation) or in terms of independent facial features in this structure, is also contentious (Sato et al., 2011; Meaux & Vuilleumier, 2016).

On the other hand, influential neuro-functional models of human face processing that are mainly based on neuroimaging findings have proposed a dominant role of the superior

temporal sulcus (STS) in processing facial expressions (Haxby et al., 2000; Duchaine & Yovel, 2015). According to this view, ventral occipito-temporal face-selective regions, such as the lateral fusiform gyrus (FG), would rather be involved in the recognition of invariant aspects of faces such as gender or (most significantly) identity. Yet, recent fMRI and intracerebral EEG studies support a significant, even dominant, contribution of the FG in decoding facial expressions (Wegrzyn et al., 2015; Tsuchiya, et al., 2008; Pourtois et al., 2010). While some studies have shown FG activity more specifically to negative expressions (Surguladze et al., 2003), others report responses to all emotional expressions (Harry et al., 2013; Kessler et al., 2011; Flack et al., 2015). Several studies also point to a larger activation of the FG with an increase of intensity (Matsuda et al., 2013; Surguladze et al., 2003; Lin et al., 2006). Moreover, some sources of evidence point to holistic processing of expressive faces without distinction between emotions in the FG (Flack et al., 2015; Meaux & Vuilleumier, 2016).

Overall, it is fair to say that the respective contributions and temporal dynamics of the AMG and cortical structures, in particular (face-selective) regions of the FG, in recognizing human facial expressions, is heavily debated (Pessoa & Adolphs, 2010; Méndez-Bértolo et al., 2016). The goal of the present study is to shed significant light on this debate by reporting intracerebral recordings in these two structures from a large cohort of human subjects (n= 30) tested during rapid changes of facial expression. Specifically, we performed intracerebral recordings of neural activity of patients suffering from refractory temporal epilepsy with stereo-electroencephalography (SEEG; Talairach & Bancaud, 1973), an approach based on the implantation of multi-contacts depth electrodes that record electrical activity directly from specific brain areas with high anatomical resolution (Rossion et al., 2018; Cardinale et al., 2019). The protocol used here is similar to that used in a series of recent scalp EEG studies, in which responses to brief (i.e., single glanced) changes of facial expression are isolated with fast periodic visual stimulation (FPVS; Dzhelyova et al., 2017; see also Leleu et al., 2018; Van der Donck et al., 2019): the picture of a face with a neutral expression is presented at a fast rate of 6 Hz (i.e., 6 faces/second) for a stimulation sequence of about 1 minute, with the insertion of an expressive face every fifth stimuli (i.e., 1.2 Hz). The same face identity is used for the change from neutral to an expression, recording selective changes of facial expression ever 5 stimuli. While neural responses at the base stimulation rate (6 Hz) reflect the general visual response to faces (regardless of emotion), potential responses at 1.2 Hz and harmonics reflect a selective response to the emotional faces. Without requiring any explicit recognition

task, this frequency-tagging approach carries significant advantages in terms of sensitivity (i.e., high signal-to-noise ratio, SNR) and objectivity in detection and quantification of responses of interest at an experimentally-defined frequency (Norcia et al., 2015; Rossion et al., 2018; Rossion et al., 2020). Here, we contrast recordings in the two key structures defined anatomically in each patient, to changes of a neutral facial expression to either a fearful, happy or disgusted expression. Presentation of faces at upright or inverted orientation (in different stimulation sequences) allows isolating responses to changes of facial expressions that go beyond the strict physical differences between stimuli.

II. Methods

1. Participants

The study included 30 participants undergoing clinical intracerebral evaluation with depth electrodes [SEEG; Talairach & Bancaud, 1973] for refractory partial epilepsy at the Epilepsy Unit of the University Hospital of Nancy (CHRU-Nancy). Participants were included in the study if they had at least one intracerebral electrode implanted in the amygdala. They gave written informed consent for these data to be used for research purpose according to the ethical committee of the Nancy University Hospital.

2. Intracerebral Electrode Implantation and Recording

Intracerebral electrodes were stereotactically implanted within the participants' brains to delineate their seizure onset zones. Each 0.8-mm diameter intracerebral electrode contains 8–15 independent recording contacts of 2 mm in length separated by 1.5 mm from edge to edge (for details about the electrode implantation procedure, Salado et al., 2017). Intracerebral EEG was sampled at 512 Hz and referenced to either a midline prefrontal scalp electrode (FPz) or an intracerebral contact in the white matter.

3. Stimuli

Full-front colored photographs of two face identities (1 female) were selected from the Karolinska Directed Emotional Faces (Lundqvist et al. 1998). Each face displayed four emotional expressions (neutral, fearful, disgusted and happy) and was presented in upright or inverted (vertically flipping) orientation. The background of the images was replaced by a gray color (127/255, 127/255, 127/255). Mean pixel luminance of faces, excluding the pixels

defined as the background mask, was equalized online during stimulation. They had an average size of 5.72 and 8,57 degrees of visual angle.

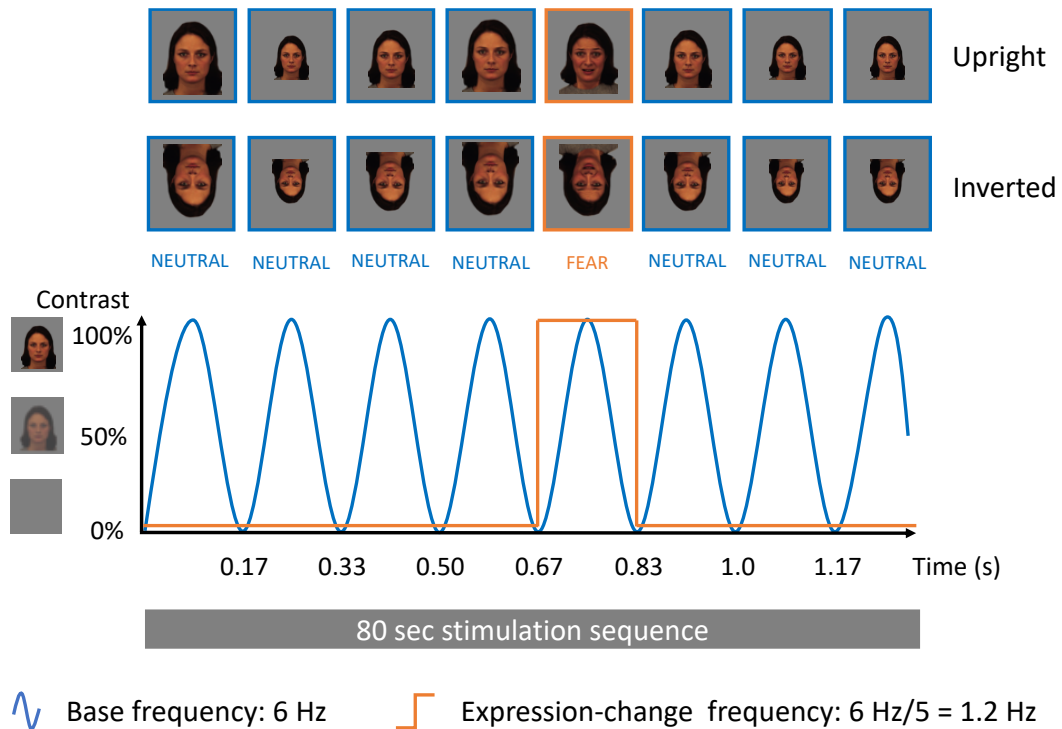


Figure 1 : Fast periodic visual stimulation paradigm (from Dzhelyova et al., 2017). Emotionally neutral face was presented by sinusoidal contrast modulation at a rate of 6 stimuli per second (6 Hz) and every fifth stimuli, one of the 3 emotional expressions of the same individual (e.g., fear is represented in the figure) was displayed (i.e., appearing at the frequency of $6/5 = 1.2 \text{ Hz}$). For each of the 3 expression changes, the sequences were presented in upright and inverted orientation. A stimulation sequence lasted 84 s, flanked at the beginning and at the end by 2 s of fade in and fade out during which the image contrast gradually increased or decreased, respectively (80 s of stimulation).

4. Procedure

The procedure was the same as a study reported in scalp EEG (Dzhelyova et al., 2017). Participants viewed continuous sequences with face stimuli presented at a rate of 6 Hz through sinusoidal contrast modulation (Figure 1). A sequence started by a fixation cross displayed for 2-5 s, followed by 84 s of stimulation, including 80 s of stimulation at full contrast flanked by 2 s of fade-in and fade-out, where contrast gradually increased or decreased, respectively (from 0 to 100 % or conversely). To avoid low-level repetition effects, the size of the images was randomly varied between 117% and 143% at every stimulation cycle. Each face identity was included in 6 different sequences (6 conditions), depending of the orientation (2) and the emotional expression (3), for a total of ~10 min of testing time, including short breaks. The experiment was presented two times (both with the female and

male face) for 23 of 30 participants (i.e., each condition was repeated 2 times), and only one time (with only the female or male face) for 7 of the participants (i.e., each condition was presented only one time). During each sequence, emotionally neutral face was displayed at a rate of 6 Hz (i.e., 6 images/second) and periodically every fifth face, the same individual but with an emotional expression (e.g., fear, disgust or happiness) was inserted (i.e., at 1.2 Hz = 6/5 Hz). Sequence order was randomized. Participants were not informed about the periodicity of the facial expression changes and were unaware of the objectives of the study. No participant had seizures in the 2 h preceding the recordings. During the sequences, participants were instructed to fixate on a small black cross which was presented continuously at the center of the stimuli and to detect brief (500 ms) nonperiodic color changes (black to red, 10 times per sequence) of this fixation cross by responding manually on a key press.

5. Intracerebral EEG Analysis

Intracerebral EEG analysis largely followed a procedure of recently reported group study on the neural basis of selective face perception (Lochy et al., 2018; Hagen et al., 2020).

a. Frequency domain processing.

Segments of SEEG corresponding to stimulation sequences were cropped, starting 2 s after the onset of the sequence (i.e., after the fade-in period) until ~82 s (before stimulus fade-out) so as to contain an integer number of 1.2 Hz cycles (~80 s). No artifact rejection was performed because intracerebral EEG artifacts that are more broadly distributed across the frequency spectrum than the frequencies of interest, falling in narrow frequency bins (i.e., 1.2 Hz and 6 Hz, as well as their respective harmonics) (Regan, 1989; see Jonas et al., 2016). Sequences were averaged in the time domain separately for each condition and each participant, and amplitude spectrum was computed for each contact with FFT.

b. Emotional expression discrimination responses.

The discrimination responses to emotional expression were determined at frequencies corresponding to those at which an expression change occur, namely at 1.2 Hz and its harmonics (2.4 Hz, 3.6 Hz, 4.8 Hz, etc.). Responses significantly above noise level at the expression-change frequency (1.2 Hz) and its harmonics were determined in each condition as follows: (i) the FFT spectrum was cut into segments centered at the expression-change frequency and the four first harmonics (1.2, 2.4, 3.6, and 4.8 Hz), and surrounded by 25

neighboring bins on each side; (ii) the amplitude values of these four FFT segments were summed; (iii) the summed FFT spectrum was transformed into a Z score. Z scores were computed as the difference between the amplitude at the expression-change frequency bin and the mean amplitude of 48 surrounding bins (25 bins on each side, excluding the 2 bins directly adjacent to the bin of interest, i.e., 48 bins) divided by the SD of amplitudes in the corresponding 48 surrounding bins. An expression discrimination contact was considered as showing a significant response if the Z score at the frequency bin of expression-change stimulation exceeded 2.32 (i.e., $P < 0.01$, one-tailed: signal > noise) in at least one of the 6 conditions.

c. Quantification of response amplitude.

Baseline-corrected amplitudes were computed as the difference between the amplitude at each frequency bin and the average of 48 surrounding bins (i.e., 50 bins, excluding the 2 bins directly adjacent to the bin of interest, i.e., 48 bins) (Jonas et al., 2016). Expression discrimination and general visual responses were then quantified at each expression discrimination contact as the sum of the baseline-subtracted amplitudes across harmonics for each of the 6 conditions. The range over which expression-change and base frequency harmonics were summed was constrained by the highest significant harmonic across participants (z score > 2.32; $P < 0.01$). Across all participants, no significant expression discrimination response was found above the 14th harmonic (i.e., 16.8 Hz), and no significant base frequency response was found above the 4th harmonic (i.e., 24 Hz). Expression discrimination responses were therefore quantified as the sum of the baseline-subtracted amplitudes at the expression-change frequency harmonics from the 1st until the 14th (1.2 until 16.8 Hz), excluding the 5th and 10th harmonics (6 and 12 Hz) that coincided with the base frequency. General visual responses were similarly quantified by summing the amplitudes from the 1st until the 4th base frequency harmonics (6 until 24 Hz). Thus, for each expression discrimination contact, we obtained two amplitude values that respectively represented the overall expression discrimination response and the overall general visual response (6 conditions, 12 values in total). SNR spectra were also calculated as the ratio between the amplitude at each frequency bin and the average of the corresponding 48 surrounding bins for display purposes and comparison across studies.

d. Contact Localization in the Individual Anatomy

The exact position of each contact in the individual anatomy was determined by fusing the post-operative CT scan with a T1-weighted MRI. Contacts in the amygdala and the lateral section of the Fusiform gyrus (latFG) were located in the individual anatomy. For the the latFG, a topographic parcellation of the VOTC was used based on predefined well-established anatomical landmarks (Jonas et al., 2016). We focused on the lateral fusiform gyrus because this is the region where face-selective responses are the most prominent, both in fMRI (Weiner and Grill-Spector 2010) and intracranial recordings (Jonas et al., 2016; Hagen et al., 2020).

III. Results

A total of 166 individual recording contacts across both hemispheres (left hemisphere: 75; right hemisphere: 91) were implanted in the amygdala (AMG) of 30 participants. For 19 of these patients, 79 contacts were also implanted in the latFG (left hemisphere: 30; right hemisphere: 49).

Clear (i.e., high SNR) responses were recorded both in the AMG and the latFG exactly at the expression-change frequency (1.2 Hz) and several harmonics (2.4 Hz, etc.), whether at individual recording contacts (Figure 2A) or through an averaging of all significant contacts for a given condition (Figure 3A). Significant expression discrimination responses were determined based on a combination of the first four harmonics (i.e., 1.2, 2.4, 3.6, and 4.8 Hz; Figures 2B and 3B) and a z-score transform ($z > 2.32$, $P < .01$; Figure 2C). Responses occurring at 6 Hz and harmonics (12 Hz, etc.), reflecting the common responses to face stimuli (i.e., general visual response), were also observed, especially in the latFG (Figures 2A and 3A).

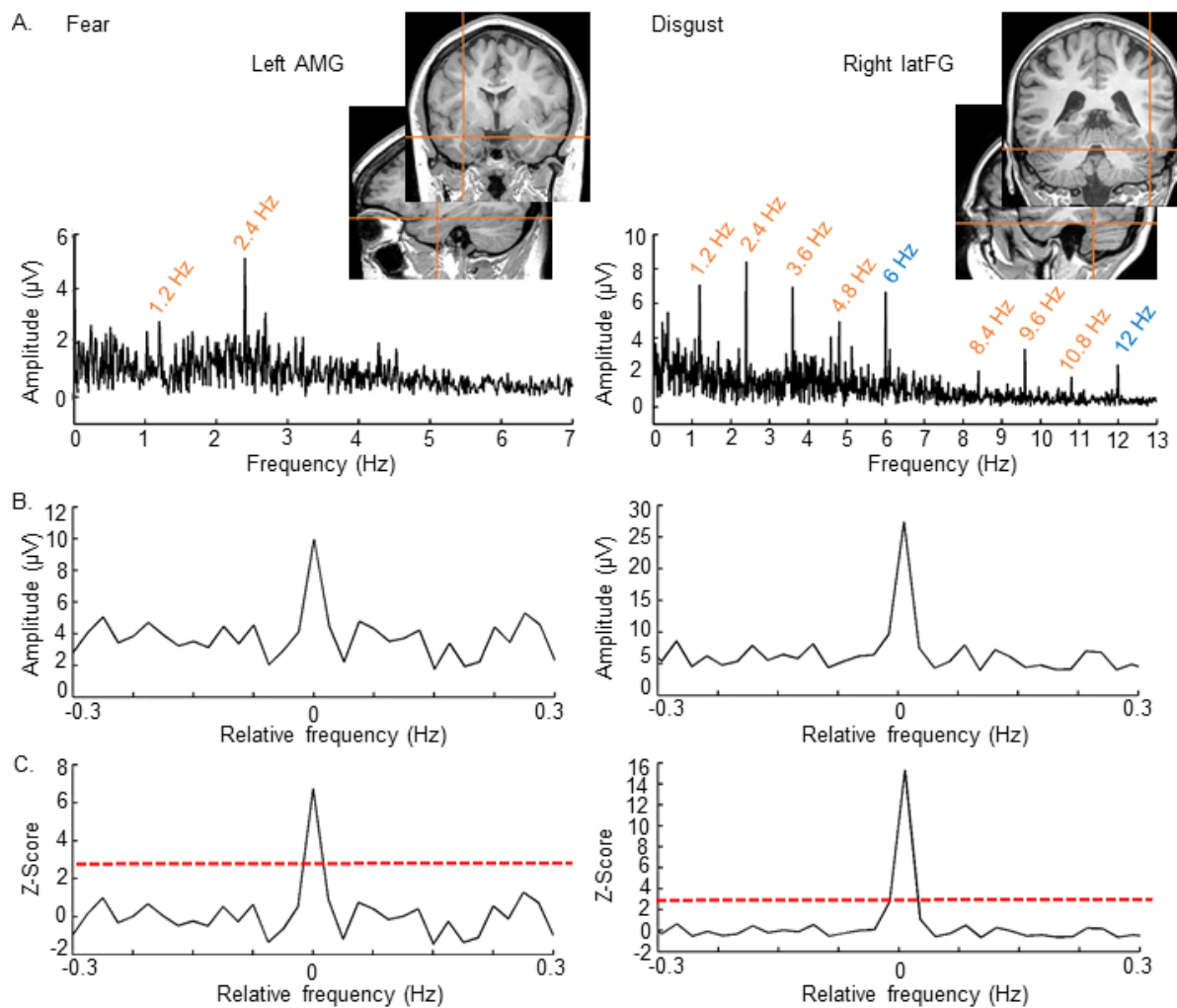


Figure 2. Examples of high SNR intracerebral expression discrimination responses recorded in the AMG and latFG of two individual participants. **A.** SEEG frequency-domain responses (raw FFT amplitude) recorded at an individual recording contact located in the left AMG for the expression of fear (Left), and in the right LFG for the expression of disgust (Right) (for upright orientation). The anatomical locations of the contacts (indicated by the junction of the two orange axes) are shown using a postoperative CT coregistered to a preoperative MRI. Expression discrimination responses were observed at the exact expression-change frequency and its harmonics in the AMG (mainly at 1.2 and 2.4 Hz) and in the right latFG (from 1.2 until 10.8 Hz). General visual responses occurring exactly at the base frequency (6 Hz) and harmonics are visible mainly in the latFG. **B.** Significant expression discrimination responses were determined by first segmenting the FFT spectrum into 4 segments centered at the expression-change frequency and its harmonics up to 4.8 Hz (i.e., 1.2, 2.4, 3.6, and 4.8 Hz). The 4 segments, containing both the signal and the surrounding noise, were then summed and represented here. The 0 mark corresponds to the expression-change frequency. **C.** Z-score transformation of the summed FFT spectrum for statistical purpose. Z-score at the expression-change frequency exceed 2.32 ($P < .01$), indicating that these contacts shows a significant response to expression discrimination.

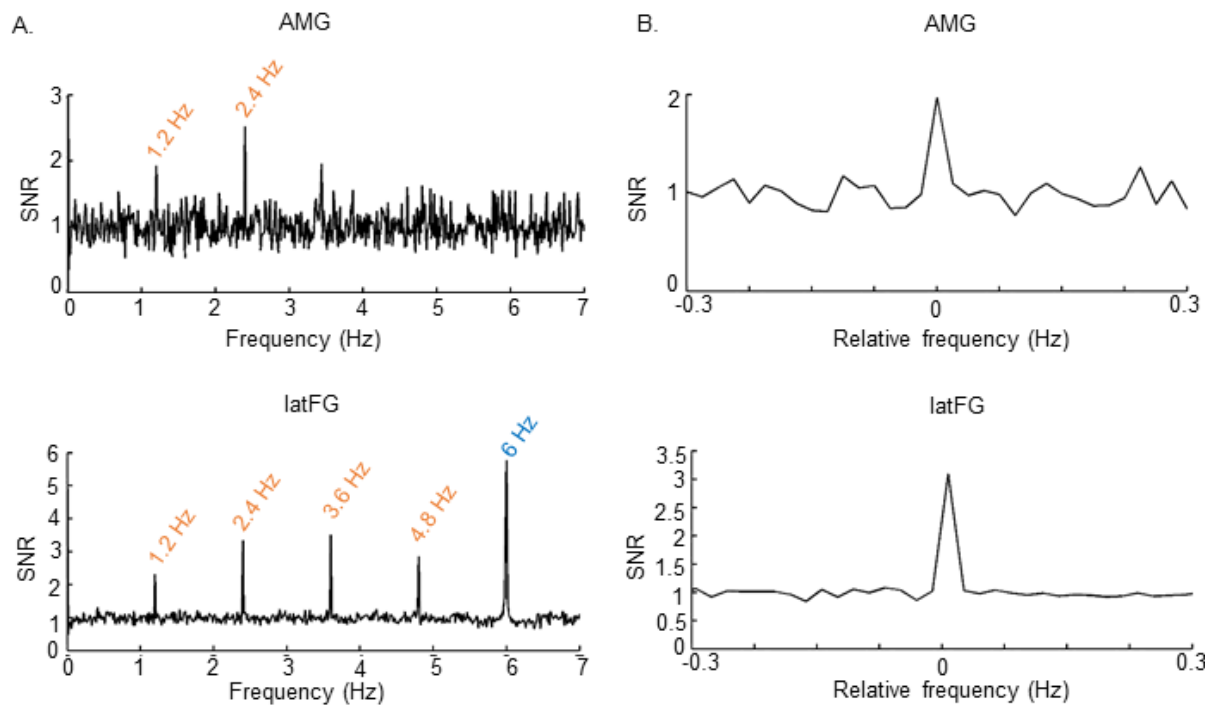


Figure 3 : SEEG discrimination responses for the expression of Fear recorded in the two anatomical regions of interest. **A.** SNR frequency spectra averaged across all significant expression discrimination contacts located in the AMG (Top) and in the latFG (Bottom) (for upright orientation, 16 contacts in the AMG and 43 contacts in the latFG, see Figure 4A). SNR was computed by comparing amplitude at the frequency bin of interest to the averaged amplitudes at neighboring bins. **B.** Data from A replotted as summed-harmonic segmented FFT spectra (summed FFT spectra were averaged across all significant contacts separately for the expression of fear and then transformed to SNR).

1. Spatial distribution of discrimination responses to facial expression changes in the Amygdala and the lateral Fusiform Gyrus.

The distribution of contacts in these two regions of interest was determined according to their significant responses obtained to at least one of the expression changes, presented either upright or upside-down (Table 1).

In the AMG, we found 42 significant contacts to expression discrimination in 15 of the 30 patients with contacts implanted in this region (with a Z score of 2.32, $P < .01$), i.e. 25.3% of all recorded contacts (42 out of 166). The proportion of significant contacts was larger in the left than on the right hemisphere (left hemisphere: 23 out of 75, 30.7%; right hemisphere: 19 out of 91, 20.9%) although the difference was not significant ($z = 1.44$; $P = .15$) (Table 1).

In latFG, we found 58 significant contacts to expression changes in 18 participants (with a z score of 2.32, $P < .01$), that is, 73.4% of all recorded contacts (58 out of 79). Their proportion was homogeneously distributed across both hemispheres (left hemisphere: 21 out of 30, 70%;

right hemisphere: 37 out of 49, 75.5%), with no significant difference between hemispheres ($z = 0.537$; $P = .59$) (Table 1).

In summary, out of the total number of recorded contacts, the proportion of significant contacts was much higher in the latFG (73,4%) than in the AMG (25,3%). There was a slight advantage of the left hemisphere for the AMG, and the right hemisphere for the latFG, but the hemispheric differences were not significant.

Table 1 : Number of significant electrode contacts, with corresponding number of participants (in parentheses) showing discrimination response to facial expression changes in upright and/or in inverted orientation in each of the anatomical regions of interest.

Regions	Left Hemisphere	Right Hemisphere	Both Hemispheres
AMG	23 (8)	19 (7)	42 (15)
latFG	21 (7)	37 (11)	58 (18)

2. Spatial dissociation of effects of stimulus orientation and facial expression

Figure 4A illustrates the number of significant contacts separately for each change of facial expression and for each stimulus orientation in the anatomical regions of interest (AMG and latFG). Although the responses were distributed through both the AMG and the latFG, with respectively 51 and 178 responses independently of the orientation and the expression (Figure 4A and Table 2), they were overall much higher in latFG of the right hemisphere.

Table 2. Number of significant responses and corresponding number of participants in parenthesis depending on the changes in facial expression and orientation.

	Happiness		Fear		Disgust	
	Upright	Inverted	Upright	Inverted	Upright	Inverted
Left AMG	2 (2)	3 (1)	10 (4)	4 (1)	5 (2)	2 (1)
Right AMG	-	-	6 (2)	10 (4)	9 (4)	-
Total AMG	2 (2)	3 (1)	16 (6)	14 (5)	14 (6)	2 (1)
Left latFG	9 (3)	5 (2)	15 (6)	11 (2)	17 (7)	9 (3)
Right latFG	23 (8)	9 (2)	28 (8)	15 (6)	22 (7)	15 (6)
Total latFG	32 (11)	14 (4)	43 (14)	26 (8)	39 (14)	24 (9)

In the AMG, the number of significant contacts was significantly larger for faces presented at upright than at inverted orientation (respectively, 32 vs. 19; $z = 2.57$; $P = .01$). This number was also larger for the expression of *Fear* ($n = 30$) than *Disgust* ($n=16$) ($z = 2.78$; $P = .005$) and much lower for *Happiness* (only 5 responses for both orientations) ($z = 5.21$; $P <$

.0001; $z = 2.69$; $P = .007$ in comparison to Fear and Disgust, respectively). Additionally, a significant decrease of response with inversion was found only for Disgust ($z = 3.27$; $P = .001$) (Happiness: $z = .46$; $P = .64$; Fear: $z = .43$; $P = .67$) (Figure 4A).

In the latFG, the number of responses was much larger for upright than for inverted faces (respectively, 114 vs. 64; $z = 5.3$; $P < .0001$). There was also a larger number of significant contacts for both negative expressions, *Fear* ($n = 69$) and *Disgust* ($n = 63$) (with no significant difference between these last two conditions: $z = 0.66$; $P = .51$), relatively to *Happiness* ($n = 46$) (respectively, $z = 2.61$; $P = .009$; $z = 1.95$; $P = .051$). Importantly, the number of responses decreased significantly with inversion for each emotional expression (Fear: $z = 2.28$; $P = .023$; Disgust: $z = 2.08$; $P = .038$; Happiness: $z = 2.84$; $P = 0.004$) (Figure 4A).

To summarize, there was a clear preference for responses to negative expressions in the AMG, with almost no significant response when neutral faces changed to a Happy expression. In the latFG, all expression changes, regardless of their valence, led to significant responses, with a slightly higher number of responses also for negative expressions. In addition, while there was a large decrease of response for inverted faces in the latFG, for any type of expression change, an inversion effect was observed in the AMG only for the expression of disgust. These observations point to a differential sensitivity to rapid facial expressions changes in the AMG and the latFG.

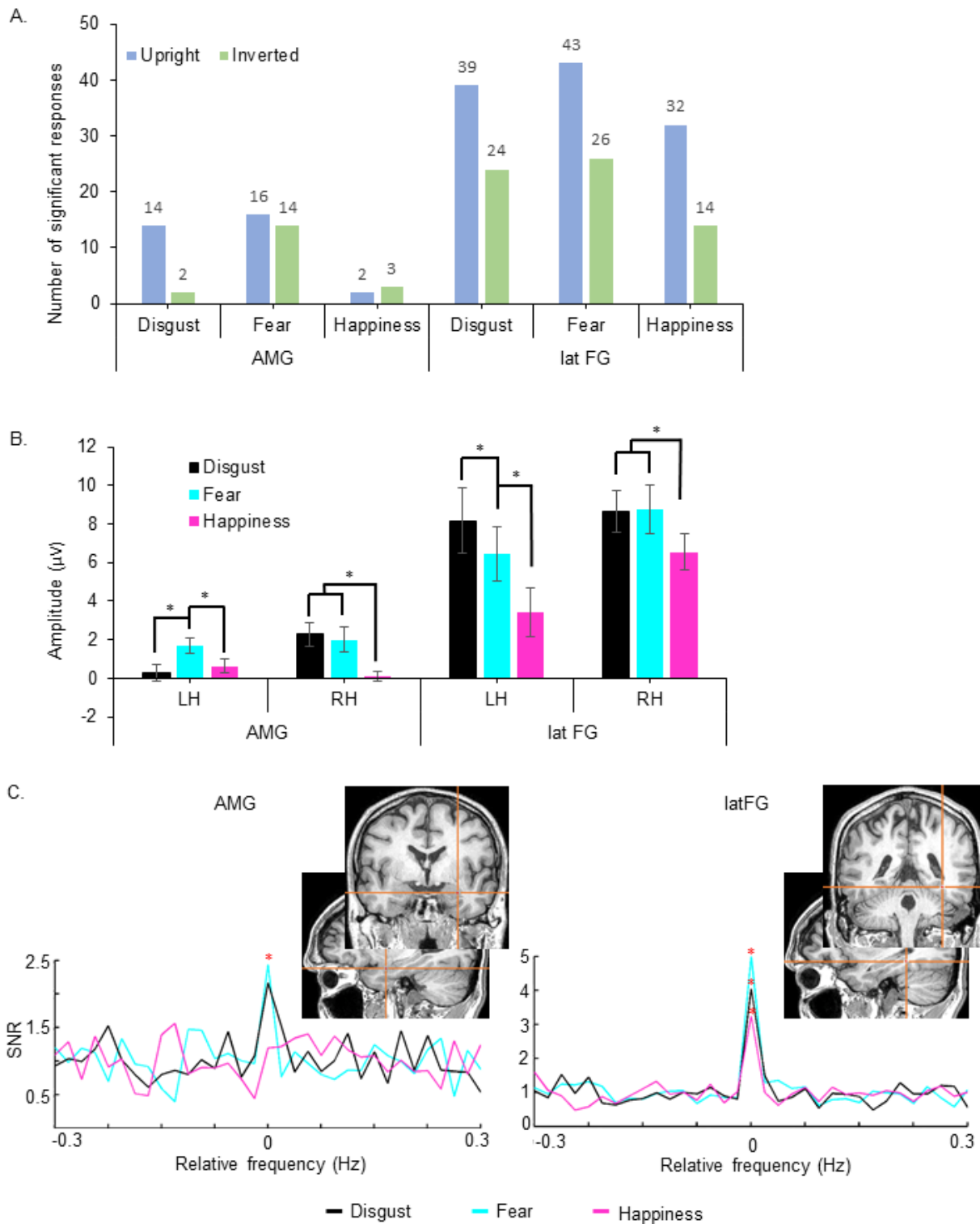


Figure 4 : **A.** Number of significant responses depending on the changes in facial expression and orientation. **B.** Quantification of the response amplitudes for each expression change presented in upright orientation in the left (LH) and the right hemisphere (RH) of the 2 main anatomical regions of interest. Response amplitudes were quantified in each hemisphere of these 2 regions as the average of the amplitudes across all significant contacts for at least one expression change either in upright and/ or in inverted orientation, separately for each 3 expressions. Error bars correspond to the SEM across contacts. (* $P < .05$). **C.** Illustration of intracerebral responses for each emotional expression changes in upright orientation recorded at two individual contacts (of a same participant) located in the right AMG (left) and in the right latFG (right). Example of summed segments FFT spectra centered at the expression-change frequency and its harmonics for each expression then transformed to

SNR. In the AMG, significant responses were observed only for the two negative expressions (fear and disgust). In contrast, in latFG, significant responses were observed for each of the 3 expression changes. The asterisk (*) indicated statistically significant responses ($Z > 2.32$, $P < 0.01$).

3. Quantification of response amplitudes to facial expression changes for upright orientation in the Amygdala and the lateral Fusiform Gyrus.

The differential responses to facial expression changes in the AMG and the latFG were also illustrated by quantifying and comparing response amplitudes for each expression and orientation in each significant contact. Figure 4.C displays the pattern of responses for each facial expression change presented at upright orientation in one individual participant, both in the AMG and the latFG. High SNR discrimination responses were visible and significant for each expression change in the latFG, but only for negative expressions (Disgust and Fear) in the AMG.

To evaluate the effect of *Emotional Expression* for upright orientation on SEEG responses, we carried out a repeated-measures analysis of variances (ANOVA) in each of the regions of interest, considering, separately for the right and in left hemisphere, the response amplitudes for each expression on all significant contacts to at least one change of expression either at upright and/or inverted orientation (i.e. in each expression discrimination contact) (see Table 1 for the number of contacts included in the analyses; see Figure 4B).

In the AMG of the right hemisphere, the effect of *Expression* was significant ($F(2, 36) = 6.33$, $\epsilon = .98$, $P = .005$, $\eta^2 = .260$), due to larger amplitude responses to both negative expressions (Disgust and Fear) as compared to Happiness (both $P < .007$). In the left AMG, *Fear* generated a significantly larger response than the expressions of *Disgust* and *Happiness* ($P = .004$ and $P = .033$ respectively) ($F(2, 44) = 4.84$, $\epsilon = .88$, $P = .016$, $\eta^2 = .18$).

In the latFG, the amplitude was smaller for the expression of *Happiness* relatively to the two negative expressions in both hemispheres (all $P < .005$), and was larger for *Disgust* than for *Fear* in the left hemisphere only ($P = .009$) (LH: $F(2, 40) = 30.0$, $\epsilon = .61$, $P < .001$; $\eta^2 = .60$; RH: $F(2, 72) = 5.85$, $\epsilon = .83$, $P = .007$; $\eta^2 = .14$).

Overall, these observations on response amplitude again highlight the functional differences between the two brain regions of interest. In the AMG, we found a stronger activation for the negative expressions, in particular for fear. Moreover, the weak responses observed for the positive expression, also associated with a very small number of significant responses, again indicates a lesser implication of this region for their processing, which would

preferentially be involved in that of negative expressions. In the lat FG, beyond a higher number of contacts responding to negative emotions, we observed stronger activations for these expressions, especially for *Disgust* in the left hemisphere.

4. The face inversion effect in amplitude for each expression change

Next, we evaluated the face inversion effect for each expression in each region. Figure 5 illustrates SEEG expression discrimination responses according to the expression change and the orientation in each region of interest (summed-harmonic segmented FFT spectra were averaged across all significant contacts for each expression change both in upright and/or inverted orientations). While a clear inversion effect appears for each facial expression change in the latFG, this effect appears in the AMG only for faces expressing disgust.

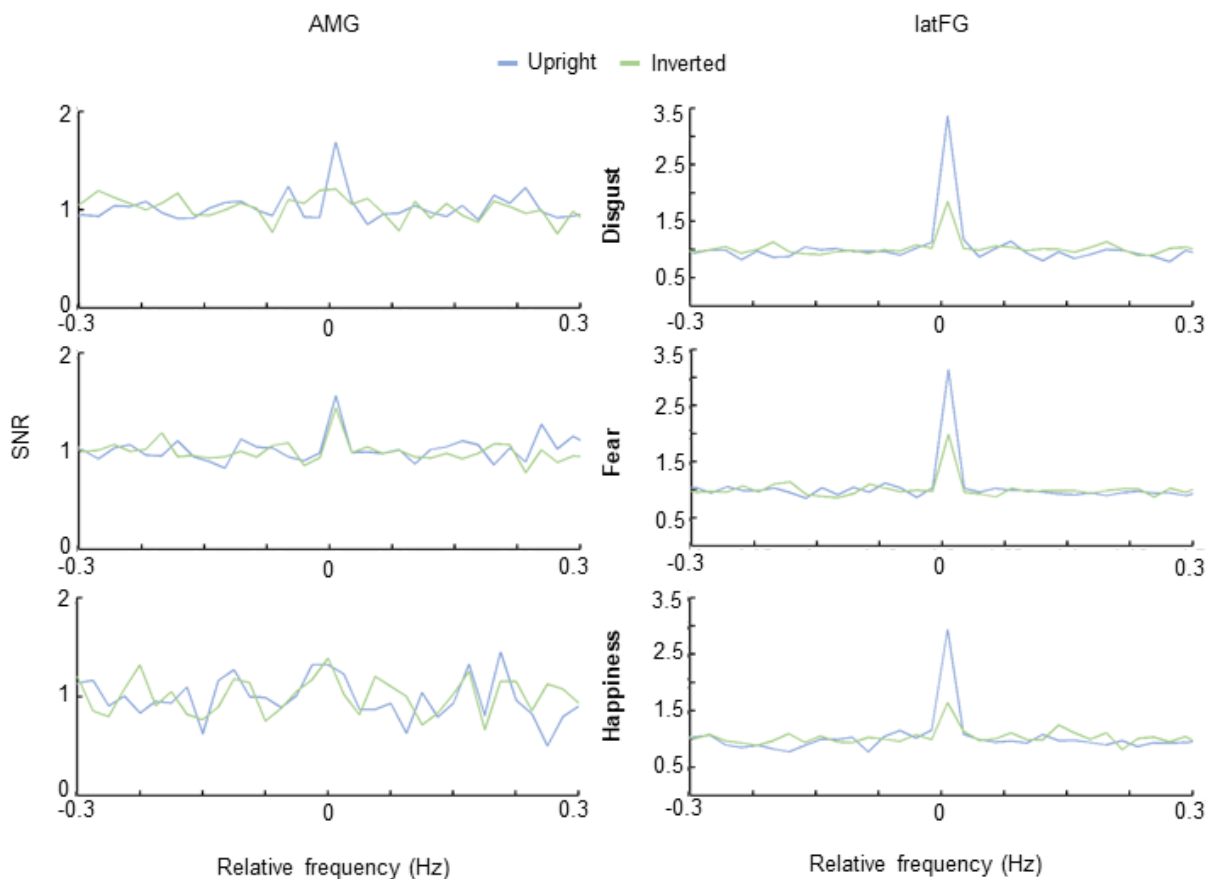


Figure 5 : SEEG expression discrimination responses according to the expression change and the orientation in the 2 main interest regions, **A.** the AMG and **B.** the latFG. Summed-harmonic segmented FFT spectra were averaged across all significant contacts for each expression change presented in upright and/or inverted orientations in each region of interest, separately for each expression and orientation, and then transformed to SNR.

To test the inversion effect for each expression, we quantified the amplitudes for each expression in both orientations, taking into account, as previously, the responses on all significant contacts to at least one change of expression at upright and/or at inverted orientation (see Table 1 for the number of contacts included in the analyses; see Figure 6).

In the AMG, there was an effect of *Orientation* (smaller response for inverted faces) only in the right hemisphere for *Disgust* and *Happiness* (two-tailed permutation tests, $P = .004$ and $P = .02$ respectively) (Fear, $P = .24$) (Figures 5 and 6).

In the right latFG, smaller responses for inverted faces were significant for each of the 3 expressions, all P s $< .001$). In the left hemisphere, this effect was found for Fear ($P < .006$) and Disgust ($P < .001$) with a non-significant trend for *Happiness* ($P < .057$) Figures 5 and 6). In summary, observations made on response amplitudes are in agreement with observations regarding the proportion of significant contacts in the two regions. While large effects of inversion (i.e., reduction of response for inverted faces) are found for all facial expressions in the latFG, there is no effect of inversion for Fear in the amygdala. The small inversion effect for Happiness should be considered with caution given the low number of significant responses ($n = 5$) and the response below baseline observed for inverted faces in this condition. In the AMG, inversion only decreased significantly the response to Disgust.

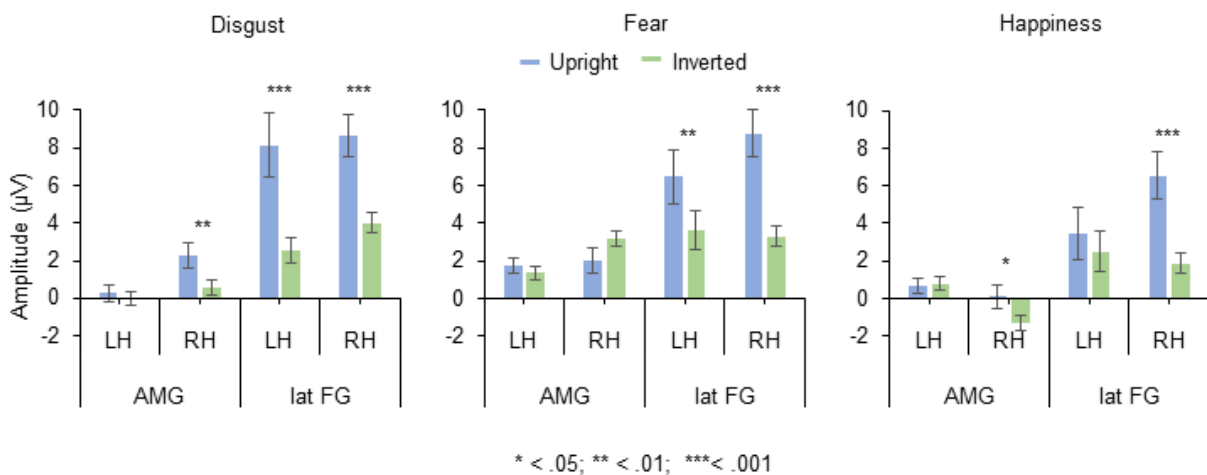


Figure 6: Quantification of the response amplitudes for each expression change and each orientation (upright and inverted) in the left (LH) and the right hemisphere (RH) of the 2 anatomical regions of interest. Response amplitudes were quantified in each hemisphere of these 2 regions as the average of the amplitudes across all significant contacts for at least one expression change either in upright and/or in inverted orientation, separately for each expression and orientation. Error bars correspond to the SEM across contacts. (* $P < .05$, ** $P < .01$, *** $P < .001$).

5. Quantification of response amplitudes at base frequency rate

We also performed analyses on the amplitude responses at the base rate frequency (i.e., 6 Hz and harmonics). Overall, base rate responses were very clear in the latFG (mean amplitude (\pm SE) across the conditions: $5.41 \pm .6 \mu\text{V}$), but rarely found in the AMG (mean amplitude (\pm SE) across the conditions: $.1 \pm .08 \mu\text{V}$) (see Figs. 2A and 3A). On all the contacts showing significant responses to expression changes (at 1.2 Hz and its harmonics) in the latFG (i.e., 58 contacts), only the main effect of *Orientation* was significant, due to higher amplitude for upright compared to inverted orientations ($F(1, 57) = 8.81$; $P = .004$; $\eta^2 = .134$). The effects of *Expression* ($F(2, 114) = .115$; $\epsilon = .85$; $P = .86$; $\eta^2 = .002$) and the interactions between *Expression* and *Orientation* ($F(1, 114) = 3.06$; $\epsilon = .81$; $P < .062$; $\eta^2 = .05$) were not significant. In the AMG (42 contacts), there was only a trend toward significance for the effect of *Orientation* ($F(1, 41) = 3.72$; $P = .061$; $\eta^2 = .083$). Neither the *Expression* effect ($F(2, 82) = 1.19$; $\epsilon = .98$; $P = .308$; $\eta^2 = .028$) nor the interaction between *Expression* and *Orientation* ($F(2, 82) = 1.41$; $\epsilon = .86$; $P = .250$; $\eta^2 = .033$) reached significance.

IV. Discussion

In the present study, we evaluated and compared neural activity of the amygdala and the lateral fusiform gyrus during changes from a neutral face to an emotionally expressive face in a large pool of individual brains implanted with intracerebral electrodes. By means of FPVS during intracerebral recordings, we provide objective evidence for the AMG and latFG implication in rapid discrimination of emotional faces from neutral faces. Both structures automatically detect the brief changes from neutral to emotional faces, i.e. without an explicit categorization task. Significant responses for either of the expression changes are observed both at the individual level (see Figures 2 and 4C) and at the group level (Figures 3 and 5), pointing to the robustness of the observations. More specifically, clear responses are observed at the base rate (6 Hz and harmonics) and specific emotional responses (1.2 Hz and harmonics) in the latFG, while in the amygdala only responds to emotions, highlighting a differential involvement of the two regions. However, both the proportion of significant electrode contacts and response amplitude for changes to facial expressions are higher in the latFG. Moreover, the AMG responds specifically to negative emotions (Disgust and Fear), with very few significant contacts for Happiness while the latFG responds selectively to all emotional faces (albeit with larger responses to negative expressions also). Moreover, while

the AMG is bilaterally engaged in detecting emotional changes, for the lateral fusiform gyrus, a right hemisphere advantage is observed. Finally, face inversion decreases the neural responses only for disgust faces in the AMG, while a strong effect of inversion is observed for all emotional faces in the latFG.

1. Distinct role of amygdala and fusiform gyrus regarding faces processing and emotional expressions discrimination

Typically, two types of responses are observed in this paradigm: the responses at the base rate (i.e., 6 Hz and harmonics) reflecting the general visual responses to faces and the responses at the specific rate of emotional face presentation (i.e., at 1.2 Hz and harmonics), reflecting emotion specific responses (Dzhelyova et al., 2017; Leleu et al., 2018). Here, a distinct pattern emerges among the AMG and the latFG. Indeed, while in the amygdala only the selective expression responses are observed, in the latFG, clear general visual and selective expressions responses are observed. This suggests a specialization of the AMG in emotion processing rather than in visual or face perception in general.

Neuro-functional models of face processing have proposed a distinction between brain regions involved in coding invariant aspects of face (e.g., identity) and those involved in their changeable/dynamic aspects (i.e., expression) (Haxby et al., 2000; 2002; Calder & Young, 2005; Duchaine & Yovel, 2015; see also Bernstein & Yovel, 2015). According to these models, a further distinction is between a core “perceptual” system composed of face-selective brain regions (including the inferior occipital gyrus, the lateral fusiform gyrus and the superior temporal sulcus) and an extended system (including the amygdala), composed of regions involved in other cognitive functions. In the present study, selective responses to facial expressions in the absence of a general visual response to faces in the amygdala support this view of a specific implication of this structure in emotional processing of stimuli (Haxby et al., 2000; 2002). Amygdala responses to emotional stimuli are observed not only for faces but also for auditory stimuli (Lin et al., 2020) or emotional scenes (Hariri et al., 2002; Sabatinelli et al., 2009; Brázdil et al., 2009).

Furthermore, the general visual responses in the latFG observed in the present study corroborate the well-known implication of this region in face perception (e.g. Haxby et al., 2000, 2002; Yovel et al., 2015; Kanwisher et al., 1997; Gauthier et al., 2000; Rossion et al., 2000; Grill-Spector et al., 2004; Jonas et al., 2016). Nonetheless, large responses for emotional

detection changes in the lateral fusiform gyrus challenge the view defended by [Haxby et al., \(2000, 2002\)](#) that this region is strictly or mainly implicated in invariant aspects of face perception (in particular identity) and is more in line with neuroimaging and intracranial studies that reported activation of the fusiform gyrus during emotional faces processing (e.g. [Tsuchiya, et al., 2008](#); [Pourtois et al., 2010](#)), sometimes even higher than amygdala ([Wegrzyn et al., 2015](#)). In the present study, the larger activity and the higher proportion of significant contacts in the latFG compared to AMG could however be due to the nature of the stimulation. Indeed, some studies reported an effect of the task in AMG responses ([William et al., 2005](#); [Habel et al., 2007](#); [Gorno-Tempini et al., 2001](#); [Gur et al., 2002](#)) with implicit measures of emotional discrimination lead to the weaker activities in this region (e.g. [Habel et al., 2007](#); [Williams et al., 2005](#)). This could explain the small proportion of contacts and amplitude responses in this region while participants performed an orthogonal task (color changes detection of the cross).

2. Rapid emotional faces discrimination of the amygdala and the lateral fusiform gyrus.

While the AMG responds almost exclusively to negative emotions, the latFG responds to all the emotional expressions albeit also with stronger responses for negative expressions (Fear and Disgust). To our knowledge, our observations shed light, for the first time, on the involvement of both regions in the detection of brief and dynamic expressions changes (from neutral to an emotional face), in particular for negative expressions.

Regarding the AMG, our results add new evidence to the critical role of this structure in expressive face processing ([Krolak-Salmon et al., 2004](#); [Meletti et al., 2012](#); [Pourtois et al., 2010](#); [Sato et al., 2011](#); for review, see [Murray et al., 2014](#)), and more specifically for negative expressions ([Krolak-Salmon et al., 2004](#); [Sato et al., 2011](#)). Additionally, we found larger amplitude responses in the AMG for fear than disgust or happiness in the left hemisphere only, also supporting a specific implication of the left amygdala in fear processing ([Breiter et al., 1996](#); [Morris et al., 1998](#)). According to [Markowitsch \(1999\)](#), such findings could be explained by an involvement of the left amygdala in the encoding and retrieval of threatening stimuli but they could also be related to the processing of the eye regions for fear expression, as discussed below.

Concerning the latFG, our results also highlight its involvement in emotional faces perception (fMRI : [Wegrzyn et al., 2015](#) ; iEEG : [Tsuchiya, et al., 2008](#); [Pourtois et al., 2010](#))

especially for negative expressions (Surguladze et al., 2003 ; Kawasaki et al., 2012). Finally, given that the fusiform gyrus is connected with the amygdala, and that the activity of the fusiform gyrus is modulated by inputs from the amygdala (Vuilleumier et al., 2001; 2004; 2007), one could hypothesize that the higher activity observed in the lateral fusiform gyrus for negative expressions results from feedback from the amygdala. However, Kawasaki et al. (2012), report an early response to morph faces in the latFG (by 120 ms) and mentioned that this interpretation had to be taken with caution. Temporal domain as well as connectivity analysis on our data could bring new evidence about the time course of AMG and latFG activity.

In short, the results of the present study, beyond provide original evidence to a selective implication of the AMG and the latFG in rapid automatic emotional face processing, especially for negative emotions.

3. Inversion strongly affects lateral fusiform gyrus responses

We also examined how these two regions processed emotional facial information by means of face inversion, a manipulation well known to disrupt holistic/configural face processing (Rossion, 2009) as well as emotional processing of faces (e.g. Calvo et al., 2010; Guo, 2012; Beaudry et al., 2014). Our results revealed a significant reduction in responses with inversion for all emotional expressions in the LatFG but only for the expression of disgust in the AMG, underlining a differential implication of the two regions in emotional faces processing. This could be explained by the implementation of a predominant holistic processing in the LatFG while the qualitative processing of faces in the amygdala would depend of the specific emotions. Some neuroimaging and iEEG studies (Meaux & Vuilleumier, 2016 ; Sato et al., 2011; Rutishauser et al., 2011) showed inversion and composite effects in the AMG for emotional faces (fear, anger, happiness) as well as for neutral faces, suggesting holistic processing of emotional faces in this structure. Our observations are partly in line with these studies, since we showed a trend toward significance with inversion on the (weak responses at the) base frequency rate and a significant effect for selective responses to faces expressing Disgust. However, this inversion effect is not observed for fearful faces, suggesting a more featural-based processing for this expression. These results could be explained by the task used in the present study which consisted to look at the fixation cross in the nasion and then would focus the attention of the participants on the eyes regions. Several

behavioral studies emphasize that eye region is diagnostic for fearful faces (Smith & Schyns, 2009; Schyns et al., 2007; Smith et al., 2005), whereas the extraction of happiness relies more on the mouth (Beaudry et al., 2014; Schurgin et al., 2014). Saliency features to process disgust are less clear but would rather involve the nose region (Guo, 2012). Intracranial recordings showed that the amygdala is activated by a change in gaze direction (Huijgen et al., 2015) and respond preferentially to the eyes compared to the whole faces or to the mouth of fearful but also happy faces (Meletti et al., 2012). Moreover, presentation of the isolated eye region of fearful faces enhanced activation in the amygdala (e.g. Morris et al., 2002; Whalen et al., 2004; Gamer & Büchel, 2009; Ahs et al., 2014) especially over the left hemisphere (Hardee et al., 2008). Thus, the lack of an inversion effect for fear expression in the amygdala observed in the present study could be based on the predominant processing of the eye region, the analytic processing of facial features being unaffected by inversion.

Concerning the latFG, we showed an inversion effect for all emotional expressions change on the emotion specific responses, especially on the right hemisphere, but also on the general visual responses to face. These observations corroborated the well-known assumption of holistic face processing in this region (Schiltz et al., 2010; Schiltz and Rossion, 2006; Zhang et al., 2012), in particular in the right hemisphere (Rossion et al., 2011; Yovel & Kanwisher, 2005; Schilz 2006; 2010). Our observations on the emotion specific responses also corroborate previous study showing a composite effect for facial expressions in the latFG (Meaux & Vuilleumier, 2016), suggesting again a prominent role of this structure in holistic representation of emotional faces. Nonetheless, the few neuroimaging studies on inversion effect with emotional faces called for further investigations in order to better understand the functional implication of cerebral regions on emotional faces perception.

Thus, our observations suggest that both brain regions are involved in the selective processing of expressive faces at different levels of their representation. The lateral fusiform gyrus would be implying on global holistic representation of faces and the amygdala seems to be more involved both analytic and holistic processing depending on the emotion.

V. Conclusions

By means of fast visual periodic stimulation during intracerebral recordings in a large pool of patients, an objective comparison of facial emotion-selective responses of both the amygdala and lateral fusiform gyrus is provided. Both structures respond to rapid emotional face

changes among neutral faces during dynamic presentation while participants view a continuous flow of faces. More specifically, our observations revealed that the amygdala is specifically involved in emotional face discrimination while the lateral fusiform gyrus plays a key role in general visual processing of the faces as well as in emotional faces discrimination. Furthermore, while the lateral fusiform gyrus responded to all emotions, it also showed higher responses to emotions of negative than positive valence. By contrast, amygdala has revealed a preferential involvement in negative emotions processing, in particular for fear. Finally, we observed an inversion effect for all emotional expressions in the lateral fusiform gyrus but only for disgust and not fearful faces in the amygdala, suggesting a holistic processing in lateral fusiform gyrus and a higher contribution of facial features in the AMG depending on the emotions. To conclude, the present study provides novel objective evidence of a distinct implication of the amygdala and the lateral fusiform gyrus in emotional face processing.

Discussion générale

Suite à la présentation des trois études composant la thèse, nous discuterons dans cette partie de l'implication des résultats obtenus au regard de la littérature. Cette partie est divisée en deux chapitres. Au cours du premier, nous aborderons les intérêts de l'utilisation d'une approche dynamique ainsi que des stimuli naturels (visages expressifs superposés sur un contexte ou encore d'images présentant une grande variabilité) pour l'étude du traitement des expressions faciales émotionnelles. Dans un premier temps, il y sera discuté de la capacité du cerveau humain à extraire les informations pertinentes et à généraliser ces informations. Ensuite, nous questionnerons l'intérêt de reconsidérer l'étude des expressions faciales émotionnelles au regard de la théorie constructiviste. Les résultats de nos travaux nous amèneront également à une reconsidération des modèles cognitifs et neuronaux du traitement des visages existants. Enfin, plusieurs limites seront soulevées, concernant les études menées au plus proche de la vie quotidienne. Pour finir, le second chapitre sera consacré aux nouvelles perspectives de recherche qui découlent de ce travail de thèse.

Chapitre 1

Apports d'une approche dynamique et de l'utilisation d'images naturelles dans le traitement des émotions

Cette thèse porte sur l'étude des mécanismes cognitifs et neurophysiologiques impliqués dans la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles au moyen d'une approche électroencéphalographique (EEG). Plus spécifiquement, l'accent est mis sur trois questions clés : 1. Le contexte émotionnel (scènes visuelles à caractère positif ou négatif) influence-t-il la perception et la reconnaissance des expressions faciales ? 2. Quels sont les mécanismes impliqués lors de la détection de changements dynamiques et rapides des expressions faciales présentées au sein de scènes naturelles ? 3. Quelles sont les bases neuronales qui sous-tendent la perception des expressions émotionnelles lors de

changements dynamiques et rapides ? Ces questions sont abordées au moyen de la stimulation visuelle périodique rapide (Rossion et al., 2014) considérée comme une méthode de stimulation originale, objective et fiable durant laquelle sont enregistrés les signaux électrophysiologiques (EEG) recueillis sur le scalp (en surface) de participants sains. En parallèle, l'enregistrement intracérébral chez des patients souffrant d'une épilepsie pharmaco-résistante a pour but d'aider à la compréhension des bases neuronales du traitement des expressions émotionnelles. Pour rappel, cette approche de stimulation visuelle périodique rapide est basée sur une observation de longue date selon laquelle lorsqu'un stimulus oscillant périodiquement est présenté, le cerveau répond précisément à la fréquence à laquelle le stimulus est présenté (Steady State Visual Evoked Potential, Regan, 1966; voir Norcia et al., 2015 pour une revue) (Adrian & Matthews, 1934). Par le biais de cette approche, une mesure plus écologique du traitement des expressions faciales est réalisée car elle permet la création d'une illusion d'un changement dynamique et bref d'expressions faciales.

Grâce à cette approche, nous avons mis en lumière plusieurs résultats originaux. Dans la première expérience, la présentation simultanée d'une expression faciale émotionnelle et d'une scène visuelle (de valence positive ou négative) (expérience 1) a permis de mettre en avant une implication des régions occipito-temporales dans le traitement des visages et celle des régions occipitales-médiales dans le traitement des scènes visuelles complexes. Bien que l'activité cérébrale soit plus importante pour les stimuli négatifs (scènes et expressions), elle est en revanche plus importante, lors du traitement des expressions faciales, lorsque les visages sont superposés sur les scènes de valence positive. De façon plus intéressante, nos résultats ont également souligné une intégration rapide de ces deux stimuli par l'observation des réponses de l'intermodulation. Toutefois, les stimuli que nous avons utilisés dans cette première étude restent éloignés des conditions dans lesquelles nous percevons des visages dans la vie quotidienne. C'est pourquoi nous avons utilisé dans notre 2^{ème} expérience des visages dans leurs contextes naturels. Cette étude a mis en lumière la capacité du cerveau à discriminer des changements d'expressions faciales dynamiques et rapides et ce, malgré la grande variabilité des images présentées. A nouveau, le traitement des expressions naturelles a recruté les régions occipito-temporales. Toutefois, l'activité enregistrée est plus importante pour l'expression de tristesse et plus faible pour la peur. Enfin, l'expérience réalisée par le biais d'enregistrements intracérébraux (expérience 3) a souligné l'implication à la fois de l'amygdale et du gyrus fusiforme pour le traitement des expressions faciales émotionnelles

lors de changements expressifs dynamiques et rapides. Néanmoins, ces deux structures semblent être impliquées différemment dans le traitement des expressions. En effet, tandis que l'amygdale répond principalement aux expressions négatives et est très peu activée en réponse à la joie, le gyrus fusiforme est activé pour l'ensemble des émotions. Enfin, un effet d'inversion est observé pour la peur dans l'amygdale, tandis que cet effet est observé pour l'ensemble des émotions dans le gyrus fusiforme.

Ces différents résultats soulignent la capacité du cerveau humain à discriminer mais également à généraliser en un clin d'œil un changement dynamique et bref d'expressions faciales que nous allons aborder dans la partie suivante.

I. Une discrimination et généralisation en un clin d'œil des expressions faciales émotionnelles.

Dans la littérature, la perception des expressions faciales émotionnelles a longtemps été étudiée par le biais d'une présentation statique des stimuli. Ces études s'appuient notamment sur les réponses aux différentes expressions faciales des participants lors d'une présentation longue des stimuli. Ainsi, les différentes études menées ont mis en avant un traitement rapide (Batty et Taylor, 2003 ; Ahmed et al., 2018) et non conscient des expressions faciales émotionnelles (Huang et al., 2018 ; Xiao et al., 2016). Cependant, ce traitement automatique n'est pas mis en évidence lorsque les émotions sont ambiguës (Aviezer et al., 2012a ; Xiao et al., 2016). De plus, au niveau neuronal, bien que la vitesse de traitement des expressions faciales soit encore débattue, il semblerait qu'elles soient précocement traitées (Batty & Taylor, 2003 ; Meaux et al., 2014 ; Caharel et al., 2005 ; Caharel et al., 2007 ; Turano et al., 2017). L'utilisation d'une présentation dynamique des stimuli a permis de mettre en avant une facilitation du traitement des émotions (Yitzhak et al., 2018) ainsi qu'une activité cérébrale amplifiée (Recio et al., 2011 ; Sato et al., 2019 ; Kessler et al., 2011). Bien que les études réalisées dans le cadre de cette thèse ne permettent pas de comparer les réponses du cerveau entre une présentation dynamique et statique, elles apportent cependant de nouveaux résultats soulignant une discrimination rapide des expressions faciales émotionnelles. En effet, la comparaison de l'activité cérébrale en réponse aux expressions faciales au cours de la première expérience met en avant une activité plus importante au sein des régions occipito-temporales, notamment au sein de l'hémisphère droit, pour les

expressions négatives. Un résultat similaire est également retrouvé lors de la troisième expérience menée par le biais d'enregistrements intracérébraux. En effet, nous retrouvons une activation du gyrus fusiforme latéral droit lors de la détection du changement expressif du visage, toutefois, l'activité est plus importante pour les expressions négatives. Ces observations corroborent ainsi les résultats d'études précédentes concernant aussi bien l'implication des régions occipito-temporales dans le traitement des expressions (Dzhelyova et al., 2017 ; Leleu et al., 2018 ; Caharel et al., 2005) que l'activité plus importante observée pour les expressions négatives au sein de ces régions (Dzhelyova et al., 2017 ; Turano et al., 2017 ; Whalen et al., 2013). Toutefois, ces dernières études sont réalisées en utilisant des images stéréotypées dont les expressions faciales sont souvent exagérées, souvent présentées sur fond homogène en dehors de tout contexte. Ces remarques nous ont amenés à réaliser la seconde expérience de la thèse au cours de laquelle étaient employées des images d'une très grande variabilité de visages véhiculant des émotions exprimées naturellement et présentés au sein de leur arrière-plan d'origine. Par ce biais, nos données soulignent à nouveau, que ce soit à travers des analyses menées au niveau du groupe comme au niveau individuel, l'implication des régions occipito-temporales dans la détection des expressions faciales émotionnelles présentées parmi des visages neutres et ce, malgré l'hétérogénéité des images présentées. Ainsi, l'ensemble de nos observations souligne la capacité du cerveau humain à détecter des changements d'émotions dynamiques et rapides lorsque ces changements surviennent pour la même identité vue de face (expérience 3) mais également lors d'un changement continu d'identités variant au niveau du point de vue, de l'origine ethnique et de l'âge (expérience 1). Ce dernier résultat met par ailleurs en lumière la capacité du cerveau humain à extraire les informations pertinentes et à généraliser ces informations à travers une grande variété de stimuli. Les observations recueillies à travers nos différentes études amènent à considérer nos résultats au regard de la théorie constructiviste.

II. Des données allant dans le sens de la théorie constructiviste ?

La théorie des émotions de base (Ekman, 1992), s'inspirant des travaux de Darwin (1872), a longtemps guidé les recherches sur les expressions faciales émotionnelles. Selon cette théorie, six émotions (le dégoût, la peur, la joie, la tristesse, la colère et la surprise) génèrent des patterns de réponses expressives et psychophysiologiques très spécifiques. De

plus, ces émotions seraient universellement reconnues. Toutefois, cette théorie a fait l'objet de nombreuses critiques qui ont amené récemment à l'émergence d'une nouvelle théorie, la théorie constructiviste (Barrett et al., 2017). Selon cette théorie, c'est par une combinaison des connaissances conceptuelles concernant les informations visuelles perçues que se crée la perception d'une expression émotionnelle. Le langage, tels que par exemple les mots associés lors d'une catégorisation à choix forcé, facilite la reconnaissance des expressions faciales (voir Barrett et al., 2008 pour une revue), agissant ainsi comme un contexte. De plus, l'observation de patients alexithymiques (Nook et al., 2015) ou bien encore atteints de démence sémantique (Lindquist et al., 2014) souligne à nouveau l'importance des connaissances conceptuelles lors du traitement des expressions faciales. Pour revenir aux études réalisées dans le cadre de cette thèse, une mesure implicite du traitement des expressions faciales est utilisée. Les participants n'ont pas à catégoriser les expressions faciales, ou encore à juger de la valence émotionnelle, et donc n'ont à priori pas besoin de faire appel consciemment aux connaissances conceptuelles pour traiter les émotions, puisqu'une tâche de détection d'un changement de couleur d'une croix située sur le visage leur est demandée. Qui plus est, les participants n'ont pas conscience de la périodicité d'apparition des visages expressifs (pour rappel, un visage expressif apparaît tous les 5 visages parmi un flot continu de visages n'exprimant aucune émotion). Toutefois, les participants lors du retour qualitatif à la fin de l'expérience verbalisent les différentes émotions qu'ils ont reconnues dans les séquences. On peut donc supposer que leurs connaissances conceptuelles associées aux différentes émotions sont activées automatiquement, en un clin d'œil, ce qui donc va dans le sens de la théorie constructiviste.

Par ailleurs, nous observons, dans nos deux études utilisant des images prototypiques dont les expressions (dégoût, peur et joie) sont mimées par des acteurs, une activité plus conséquente de l'hémisphère droit que de son homologue gauche, que ce soit au niveau des régions occipito-temporales par le biais des enregistrements EEG sur le scalp (expérience 1) ou au niveau du gyrus fusiforme lors des enregistrements intracérébraux (expérience 3). En revanche, dans notre seconde étude utilisant des images naturelles, la latéralisation hémisphérique est dépendante des émotions (par exemple, la peur est latéralisée à droite tandis que la tristesse et la surprise sont latéralisées à gauche). Ainsi, on peut émettre l'hypothèse ici que la grande variabilité des images active des connaissances conceptuelles différentes et donc engage différemment les régions cérébrales.

Pour conclure, il est donc intéressant de considérer la perception des expressions non plus seulement comme un traitement purement perceptif des expressions faciales émotionnelles basé sur les traits du visage, mais comme une perception intégrative prenant en compte également le contexte, les expériences passées et les connaissances conceptuelles associées aux émotions. C'est pourquoi nous allons confronter nos observations aux modèles cognitifs et neuronaux des expressions faciales.

III. Reconsidération des modèles cognitifs et neuronaux des expressions faciales.

Sur la base du modèle fonctionnel de [Bruce & Young \(1986\)](#), [Haxby et collaborateurs \(2000, 2002\)](#) ont proposé un modèle neuronal distribué et hiérarchique du traitement des visages. Au sein du modèle, deux voies de traitement distinctes sont proposées, l'une étant dédiée au traitement des aspects invariants impliquant le gyrus fusiforme latéral, la seconde étant dédiée au traitement des aspects changeants du visage impliquant le sillon temporal supérieur. Plus récemment, [Duchaine et Yovel \(2015\)](#) ont proposé une version révisée du modèle d'[Haxby et al. \(2000\)](#) reposant à nouveau sur l'existence de deux voies de traitement distinctes des visages. Néanmoins, bien que le gyrus fusiforme latéral y soit également considéré comme étant impliqué dans le traitement de l'identité, les auteurs mettent en avant des connexions bidirectionnelles entre la partie postérieure du sillon temporal supérieur avec l'aire occipitale et l'aire fusiforme des visages. La troisième expérience de notre thèse avait pour but d'apporter des éclaircissements sur les bases neuronales du traitement des expressions faciales émotionnelles, et en particulier sur l'implication et le rôle de l'amygdale et du gyrus fusiforme. Dans cette étude, nous observons une activation à la fois de l'amygdale et du gyrus fusiforme dans le traitement des émotions faciales avec néanmoins une implication différente de ces deux structures. Plus spécifiquement, les réponses du gyrus fusiforme sont globalement plus importantes que celles de l'amygdale, soulignant un rôle peut-être plus important du GF qu'initialement estimé dans le traitement des expressions faciales. Cette observation est en accord avec des études récentes soulignant le rôle du gyrus fusiforme dans les aspects changeants du visage ([Zhao et al., 2017](#) ; [Wegzryn et al., 2015](#) ; [Kawasaki et al., 2012](#) ; [George et al., 2001](#)). De plus, les résultats de notre étude suggèrent que le gyrus fusiforme et l'amygdale sollicitent des modes de traitement différents des visages. En effet, nous avons montré que le gyrus fusiforme serait préférentiellement impliqué

dans un traitement global, holistique des expressions faciales, comme le souligne l'effet d'inversion observé pour l'ensemble des émotions. En revanche, étant donné l'implication de l'amygdale dans le traitement de la région des yeux (Morris et al., 2002 ; Ahs et al., 2014 ; Whalen et al., 2004) et le rôle prégnant de ce trait pour détecter la peur (Schyns et al., 2002 ; Smith et al., 2005 ; Schyns et al., 2007), nous pouvons avancer que dans l'amygdale, un traitement des traits, en particulier des yeux, serait plus spécifiquement mis en œuvre pour la peur et expliquerait l'absence d'effet d'inversion. En revanche, pour les expressions où les yeux ne sont pas cruciaux, tel que le dégoût, un traitement plus global serait mis en œuvre.

Une analyse de la connectivité entre l'amygdale et le gyrus fusiforme ainsi qu'une analyse dans le domaine temporel permettrait de préciser cette proposition de modélisation du traitement des émotions. Ce dernier point nous amène à questionner les limites qui peuvent être soulevées par ce travail de thèse.

IV. Limites des études évaluant les expressions faciales écologiquement.

Les études recherchant à évaluer le traitement des visages de façon plus écologique, c'est-à-dire au plus proche de la vie quotidienne, se sont notamment intéressées au traitement dynamique des expressions faciales (Calvo et al., 2016 ; Jiang et al., 2014 ; Yitzhak et al., 2018). Toutefois, tel que soulevé lors de la revue de littérature, les temps de présentation des stimuli peuvent être très longs (par exemple 900 ms, Bould et Morris, 2008). Considérant cette critique, les études menées dans le cadre de cette thèse ont veillé à créer l'illusion d'un changement dynamique grâce à la présentation des images à une certaine fréquence et à l'insertion, à des fréquences spécifiques, des expressions faciales présentées parmi des visages neutres (expérience 2 et 3). Bien que ces changements soient brefs et rapides (chaque image est présentée durant environ 170 ms à l'écran), cette présentation reste malgré tout éloignée de la vie quotidienne. En effet, ce mode de présentation, que ce soit avec les images naturelles (expérience 2) ou bien avec les visages prototypiques issus de banques de données (expérience 3), entraîne un changement brusque du visage neutre au visage expressif. Or, dans la vie quotidienne, les changements expressifs passent par un changement de configuration progressif, plus ou moins rapide, des muscles faciaux qui n'est pas si abrupt.

Une seconde limite que nous pouvons soulever concerne les stimuli utilisés. Lors de la revue de littérature, nous avons répertorié les différentes émotions utilisées dans les études visant à évaluer l'influence du contexte. Ces variabilités dans le choix et le nombre des émotions utilisées peuvent rendre difficile la comparaison entre les études et également expliquer le manque de consistance des résultats tant au niveau comportemental que neuronal. Au cours de cette thèse, afin d'étudier l'impact du contexte (expérience 1) ainsi que les bases neuronales (expérience 3) du traitement des expressions, nous avons fait le choix d'utiliser le dégoût, la peur et la joie et non pas l'ensemble des émotions de base. Ce choix est motivé par l'utilisation de ces trois émotions dans une étude précédente réalisée par [Dzhelyova et al \(2017\)](#). De plus, bien que le rapport signal sur bruit soit important en utilisant la stimulation visuelle périodique rapide, ce qui permet de réduire le nombre de répétitions de chacune des conditions et donc le temps d'expérimentation ([Rossion, 2014](#)), il n'en demeure pas moins que l'utilisation de l'ensemble des émotions de base a pu entraîner un temps d'expérimentation malgré tout trop long.

Par ailleurs, concernant l'emploi des scènes dans notre première expérience, la distinction est réalisée uniquement selon leur valence, positives ou négatives. Or comme nous l'avons montré dans notre étude comportementale (voir discussion de la première expérience, partie contributions expérimentales, chapitre 1), les scènes négatives que nous avons utilisé afin d'étudier l'intégration du contexte reflètent majoritairement le dégoût plus que la peur. Le contrôle de l'émotion véhiculée par les scènes a priori aurait pu permettre de récolter également des images véhiculant la peur afin de voir si l'effet d'incongruence pour cette émotion est également retrouvé. Il s'agit donc d'un facteur important à contrôler. Quoiqu'il en soit, [Aviezer et collaborateurs \(2017\)](#) soulignent le faible impact du contexte sur le traitement des expressions faciales lors de l'utilisation des images prototypiques issues des bases de données car elles sont très intenses et entraînent peu de confusion. C'est pourquoi, ces auteurs ont introduit la notion de « Peak emotions », qui renvoie au pic expressif immédiat en réponse à des situations de vie réelle. Toutefois, bien que très ambiguës, ces configurations faciales ne reflètent pas nécessairement les émotions très intenses qui sont observées lors des interactions dans notre vie quotidienne, selon leurs exemples des sportifs gagnant un point ou encore une personne se faisant faire un piercing.

Enfin, une dernière limite concernant les stimuli est relative au nombre d'images utilisées dans les études, parfois un seul visage par expression ou bien plusieurs, ce qui donc

entraîne des répétitions des mêmes visages de façon plus ou moins importante et peut donc avoir un effet sur les données comportementales et neurophysiologiques recueillies. Dans nos études également, seuls 10 visages pour chaque émotion sont utilisés dans la seconde expérience mais une image par expression dans notre troisième expérience.

Lors de notre revue de littérature, nous avons évoqué au cours du chapitre 3 d'autres variables pouvant influencer l'intégration des expressions faciales et du contexte. Par exemple, le type de personnalité (Lee et al., 2012) mais aussi le stress (Ko et al., 2011) des participants semblent avoir une influence sur leur traitement. Or, dans la plupart des études, tout comme à travers nos propres études, cela n'a pas été évalué. Ainsi, il serait intéressant dans les futures études de prendre en considération ces aspects.

Chapitre 2

Perspectives de recherches

Au travers de cette thèse, nous avons souligné l'intérêt d'étudier les mécanismes de perception et de reconnaissance des expressions faciales émotionnelles au plus proche des conditions de vie quotidienne. Or, ces études sont relativement récentes et peu nombreuses et de nombreuses questions se posent encore actuellement. Ainsi, dans ce cadre et dans la continuité de nos travaux, les questions présentées ci-dessous serviront de guide pour nos futures recherches.

- I. Existe-t-il une différence entre le traitement des expressions émotionnelles prototypiques et celui des expressions naturelles en fonction de leur vitesse de présentation ?

Au cours de ces dernières années, certaines études portant sur la perception des expressions, ont utilisé un mode de présentation dynamique des stimuli (Calvo et al., 2016 ; Jiang et al., 2014 ; Yitzhak et al., 2018). Nous avons souligné les limites dues à des temps de présentation des stimuli parfois longs, et certains auteurs (Kamachi et al., 2001 ; Recio et al., 2013) se sont précisément intéressés à l'impact de la vitesse du changement d'expressions véhiculées par un visage sur la reconnaissance des émotions. Ces études ont notamment montré que la tristesse est mieux reconnue lorsque le changement expressif (neutre à tristesse) est lent, tandis que le dégoût et la colère sont mieux reconnus lorsque le changement est soit rapide soit modéré (Recio et al., 2013 ; Kamachi et al., 2001). Dans la continuité de ces études, une première piste de recherche future serait d'étudier, par le biais de la stimulation visuelle périodique rapide combinée à l'enregistrement EEG, la vitesse de traitement des changements dynamiques et brefs des expressions faciales en faisant varier la fréquence de présentation des stimuli. Cette étude permettrait d'évaluer la vitesse de discrimination mais également les mécanismes cérébraux sous-jacents en l'absence d'une tâche explicite comportementale.

Un autre aspect à investiguer concerne la différence de traitement entre les expressions prototypiques et naturelles, ce qui n'a jamais été réalisé jusqu'à présent au sein de la même étude. En effet, au cours de la seconde étude de la thèse, nous avons par exemple souligné une activité plus importante pour la tristesse. Ceci nous permettrait de rendre compte, au sein de la même étude, de la capacité du cerveau humain à discriminer les différents stimuli.

Dans ce sens, nous avons d'ores et déjà initié une étude préliminaire comportementale visant à comparer les temps de réactions et le pourcentage de bonnes réponses des participants suite à la présentation de visages exprimant des émotions prototypiques issues d'une base de données (KDEF) et de visages exprimant des émotions véhiculées naturellement issues de recherche sur internet (expérience 2) et ce en fonction de leur vitesse de présentation. Dans un premier temps, les images prototypiques ont été appariées aux images naturelles selon l'intensité des expressions faciales (10 images par émotions, et 40 images neutres). Les expressions ont été sélectionnées sur la base des expressions utilisées dans l'étude de [Dzhelyova et collaborateurs \(2017\)](#) et des résultats de l'étude 2 de la thèse, à savoir le dégoût, la peur, la joie et la tristesse, puisque l'activité la plus forte est observée pour l'expression de tristesse. Sept fréquences de stimulation sont utilisées pour la présentation des images : 3 Hz, 6 Hz, 9 Hz, 12 Hz, 18 Hz, 24 Hz et 40 Hz. Lorsque l'on présente les images à 3 Hz, chaque image est affichée à l'écran durant environ 333 ms ($1s/3 = 333$ ms) et plus nous augmentons en fréquence, plus le temps de présentation est rapide (par exemple : à 12 Hz, chaque image est présentée à l'écran durant 83 ms et à 40 Hz, elles sont présentées durant 25 ms). Au total, 56 conditions expérimentales sont créées (4 expressions, 2 types de stimuli et 7 fréquences de stimulation), chacune étant répétée 5 fois. 8 blocs de stimulation sont présentés, chacun comprenant une émotion, un type de stimuli et les 7 fréquences de stimulation. A l'intérieur d'un bloc, les séquences de stimulation à une fréquence donnée sont présentées aléatoirement et comportent 2 secondes de pré-stimulation et 15 secondes de stimulation. Contrairement aux études présentées dans la thèse (expérience 2 et 3), le changement expressif apparaît aléatoirement avec un temps minimum de 3 secondes et maximum de 5 secondes entre deux visages expressifs consécutifs. Cette expérience a une durée de 2h20. Dix participants ont été recrutés (un homme, âge moyen = 24.8, écart-type = 8.8, droitiers) dans cette étude. Au cours de l'expérience, la tâche des participants est de détecter le changement d'expression du visage le plus rapidement et précisément possible en

appuyant sur la barre espace de l'ordinateur. L'analyse statistique des données comportementales (précision de réponse et du temps de réaction) a été réalisée à l'aide d'une ANOVA à mesures répétées avec les facteurs intra-sujet : Type de stimuli (Naturelles ou Prototypiques), Expression (dégoût, peur, joie, tristesse) et Fréquence de stimulation (3 Hz, 6 Hz, 9 Hz, 12 Hz, 18 Hz, 24 Hz et 40 Hz). Concernant les temps de réaction, l'analyse n'a révélé aucun effet significatif des facteurs manipulés ($p > 0,05$). En revanche, concernant la précision des réponses (pourcentage de bonnes réponses), celles-ci révèlent que les stimuli prototypiques sont significativement mieux détectés que les images naturelles ($F(1,9) = 28,0$, $p < 0,001$, $n^2_p = 0,8$). Concernant les émotions, le dégoût, la peur et la joie sont significativement mieux reconnus que la tristesse ($F(3,3) = 13,0$, $p < 0,001$, $n^2_p = 0,6$). Enfin, la précision de réponses décroît avec l'augmentation de la fréquence de stimulation ($F(6,5) = 29,0$, $p < 0,001$, $n^2_p = 0,8$). De manière plus intéressante, l'interaction type de stimuli X fréquence ($F(6,5) = 5,0$, $p = 0,01$, $n^2_p = 0,4$) s'explique par une précision de réponse identique entre les images stéréotypées et naturelles à 3 Hz, 6 Hz et 9 Hz. Néanmoins, à partir de 18 Hz, le pourcentage de bonnes réponses est plus important pour les images prototypiques que pour les images naturelles. Par conséquent, cette étude préliminaire souligne des différences au niveau comportemental dans la détection des expressions faciales émotionnelles en fonction du type de stimuli utilisé. Ces différences peuvent être expliquées par la grande variabilité des images naturelles au niveau du point de vue, de l'âge, de l'origine ethnique, du contexte en arrière-plan, comparativement aux images prototypiques pour lesquelles les visages sont présentés de face sur fond homogène. Toutefois, ces résultats soulignent, à l'instar de la seconde étude de la thèse, la capacité du cerveau humain à discriminer rapidement des changements dynamiques et brefs d'expressions, et à mobiliser sa capacité de généralisation (entre les expressions prototypiques et naturelles). Suite à ces premiers résultats, il serait intéressant d'étudier les mécanismes neuronaux qui sous-tendent ces différences de traitement entre les stimuli prototypiques et naturels en fonction de la vitesse et ce, par le biais de l'enregistrement électroencéphalographique, particulièrement adapté à ce type d'étude.

II. Quels sont les processus attentionnels en jeu durant la perception de visages expressifs superposés sur des scènes émotionnelles ?

Au cours de la première expérimentation de la thèse, nous avons émis l'hypothèse d'un recrutement attentionnel différencié lorsque les visages sont superposés sur des scènes positives ou négatives. En effet, nous avons observé des amplitudes de réponses plus importantes pour les stimuli négatifs (scènes négatives et expressions de dégoût). Toutefois, l'analyse des émotions sur la fréquence de présentation de visage a mis en avant des réponses plus importantes lorsque les visages sont superposés sur les scènes positives. Ces résultats laissent ainsi à penser que les scènes négatives capturent l'attention, entraînant une baisse des capacités attentionnelles pour le traitement des visages expressifs. Afin d'étayer cette hypothèse de travail, l'étude des mouvements oculaires (eye-tracking) lors de l'exploration de visages superposés sur des scènes permettrait d'apporter des éclaircissements sur les mécanismes attentionnels en œuvre (première fixation et seconde fixation, temps de fixation sur les différentes régions diagnostiques mais également saccades oculaires). Enfin, cela permettrait également d'apporter des informations sur le mode de traitement ainsi que sur les traits diagnostiques (la région des yeux ou de la bouche) impliqués dans la discrimination des expressions faciales présentées au sein des images naturelles par comparaison aux expressions prototypiques issues de bases de données. De plus, couplée à la stimulation visuelle périodique rapide durant l'enregistrement EEG, cela permettrait d'étudier le lien entre les stratégies employées par les participants et les réponses neuronales (Stacchi et al., 2019) lors du traitement des expressions faciales émotionnelles.

III. Existe-t-il un intérêt à évaluer la perception des expressions faciales émotionnelles dans certaines pathologies par le biais d'une méthodologie plus écologique ?

Les résultats de nos deux premières expériences laissent penser que les informations contextuelles présentes durant le traitement des expressions faciales modifient les mécanismes cognitifs et neurophysiologiques en œuvre chez les sujets sains. Cette question de l'influence des informations contextuelles mérite d'être explorée au sein de certaines pathologies, comme par exemple les troubles du spectre autistique (Harms et al., 2010) ou bien encore la schizophrénie (Kohler et al., 2010) où les troubles de la perception et reconnaissance des expressions sont bien avérés dans la littérature. En effet, une étude

récente (Sasson et al., 2016) réalisée à la fois auprès de patients atteints de schizophrénie et de trouble du spectre autistique met en avant des mécanismes cognitifs différents entre ces deux groupes en utilisant des visages expressifs inclus dans un contexte. Les patients des deux groupes présentent des résultats similaires à ceux du groupe-contrôle lors de la présentation des visages isolés, mais une baisse de performance comparativement aux sujets contrôles lors de la présentation dans des scènes visuelles. Toutefois, l'ensemble des participants sont sensibles aux informations incongruentes, entraînant une baisse de performance. L'analyse des mouvements oculaires dans cette même étude a permis de souligner des stratégies exploratoires différentes. Or, à notre connaissance, il n'y a pas de recherches visant à évaluer l'influence du contexte au niveau neuronal ou encore la discrimination de visages expressifs présentant une grande variabilité (expérience 2). La stimulation visuelle périodique rapide est très intéressante auprès de ces populations car elle permet de réduire le temps d'expérimentation et d'étudier l'activité cérébrale en l'absence de tâche explicite de reconnaissance des visages. Ainsi, une meilleure compréhension à la fois au niveau comportemental et neuronal de l'intégration des informations émotionnelles permettrait de mieux comprendre les difficultés sociales de ces patients.

IV. Le cerveau est-il capable de discriminer des changements dynamiques et brefs d'expressions sociales complexes, telles que l'amusement, la fierté ?

Les émotions ont été étudiées dans le domaine des visages en se plaçant dans la continuité de la théorie des émotions de base d'Ekman (1992). C'est pourquoi, depuis de nombreuses années, la grande majorité des recherches utilise les expressions faciales de joie, de tristesse, de colère, de surprise, de dégoût et de peur comme stimuli. Ces émotions sont majoritairement de valence négative, la joie étant la seule émotion positive avec parfois la surprise. Toutefois, certains chercheurs se sont intéressés à d'autres émotions, telles que la fierté, l'émerveillement (admiration), le respect, qui sont également des expressions positives et pour lesquelles le sourire n'est pas essentiel (Shiota et al., 2007 ; Tong, 2015 ; Tracy & Robins, 2004). Le sourire est cependant caractéristique d'autres émotions positives comme la satisfaction ou l'amusement (Tong, 2015). Ces émotions sont dites complexes et ont un rôle social plutôt qu'un rôle adaptatif généralement attribué aux émotions de base. Malgré un intérêt croissant à ce sujet, les études, pour la plupart comportementales, restent très rares mais néanmoins ne s'intéressent pas l'aspect dynamique et à la détection du changement

expressif vers ces émotions sociales. Il serait ainsi intéressant d'étudier la capacité du cerveau humain à discriminer ces émotions complexes par le biais de la stimulation visuelle périodique rapide couplée à l'enregistrement électrocéphalographique. De plus, ces émotions ayant un rôle social, elles seraient plus susceptibles d'être influencées par le contexte que les émotions de base adaptatives.

Conclusion

L'abondance des études sur les mécanismes cognitifs et neuronaux sous-tendant la perception des expressions émotionnelles est sans nul doute liée à leur rôle majeur dans le cadre des interactions sociales. En effet, c'est sur la base de notre aptitude à communiquer nos états émotionnels mais également à percevoir ceux d'autrui par le biais des expressions faciales que nous sommes en mesure de réguler et d'anticiper nos interactions. Une mauvaise perception et reconnaissance des expressions émotionnelles, telles que cela est observé dans certaines pathologies, peut impacter les relations sociales et par conséquent la qualité de vie de ces patients. Au final, la recherche menée dans le cadre de notre thèse, bien qu'à visée fondamentale, soulève de nouveaux questionnements aussi bien au niveau social que clinique. Le contexte sanitaire que nous traversons actuellement amène à reconsidérer la question de la perception des expressions : leur reconnaissance risque-t-elle d'être impactée par le port du masque préconisé par les directives sanitaires ? Ce masque nous fait en effet prendre conscience que la perception du visage dans son entièreté est importante à la fois pour la reconnaissance des émotions mais également pour celle de l'identité. De fait, comment allons-nous nous adapter ? Allons-nous développer de nouvelles stratégies exploratoires des visages en nous focalisant sur la seule région visible, les yeux ? Comment cela peut-il affecter dans leur vie quotidienne les patients déjà atteints de troubles de la reconnaissance des visages ? Ces derniers seront-ils amplifiés ? Enfin, nous pouvons également nous interroger sur d'éventuels effets sur le développement socio-émotionnel des enfants. Les changements engendrés par cette crise sanitaire dans notre mode de vie, leurs conséquences probables sur le plan des interactions sociales, ouvrent ainsi la voie vers le développement de recherches futures dans le domaine de la reconnaissance des expressions émotionnelles.

Références bibliographiques

- Adams, R. B., Franklin, R. G., Kveraga, K., Ambady, N., Kleck, R. E., Whalen, P. J., Hadjikhani, N., & Nelson, A. J. (2012). Amygdala responses to averted vs direct gaze fear vary as a function of presentation speed. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 7(5), 568-577. <https://doi.org/10.1093/scan/nsr038>
- 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(5625), 1536-1536. <https://doi.org/10.1126/science.1082244>
- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H. (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature* 372, 669–672.
- Adolphs, Ralph. (2002). Recognizing emotion from facial expressions: Psychological and neurological mechanisms. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 1(1), 21-62. <https://doi.org/10.1177/1534582302001001003>
- 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>
- Aguado, L., Dieguez-Risco, T., Villalba-García, C., & Hinojosa, J. A. (2019a). Double-checking emotions: Valence and emotion category in contextual integration of facial expressions of emotion. *Biological Psychology*, 146, 107723. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2019.107723>
- Aguado, L., Martínez-García, N., Solís-Olce, A., Dieguez-Risco, T., & Hinojosa, J. A. (2018). Effects of affective and emotional congruency on facial expression processing under different task demands. *Acta Psychologica*, 187, 66-76. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2018.04.013>
- Aguado, L., Parkington, K. B., Dieguez-Risco, T., Hinojosa, J. A., & Itier, R. J. (2019b). Joint Modulation of Facial Expression Processing by Contextual Congruency and Task Demands. *Brain Sciences*, 9(5), 116. <https://doi.org/10.3390/brainsci9050116>
- Ahern, G. L., & Schwartz, G. E. (1979). Differential lateralization for positive versus negative emotion. *Neuropsychologia*, 17(6), 693-698. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(79\)90045-9](https://doi.org/10.1016/0028-3932(79)90045-9)

- Ahmed, L. (2018). Knowing how you are feeling depends on what's on my mind : Cognitive load and expression categorization. *Emotion, 18*(2), 190-201. <https://doi.org/10.1037/emo0000312>
- Ahs, F., Davis, C. F., Gorka, A. X., & Hariri, A. R. (2014). Feature-based representations of emotional facial expressions in the human amygdala. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, 9*(9), 1372-1378. <https://doi.org/10.1093/scan/nst112>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2005.01548.x>
- Andrews, V., Lipp, O. V., Mallan, K. M., & König, S. (2011). No evidence for subliminal affective priming with emotional facial expression primes. *Motivation and Emotion, 35*(1), 33-43. <https://doi.org/10.1007/s11031-010-9196-3>
- Appelbaum, L. Gregory, Wade, A. R., Vildavski, V. Y., Pettet, M. W., & Norcia, A. M. (2006). Cue-invariant networks for figure and background processing in human visual cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience, 26*(45), 11695-11708. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2741-06.2006>
- Appelbaum, Lawrence G., Wade, A. R., Pettet, M. W., Vildavski, V. Y., & Norcia, A. M. (2008). Figure-ground interaction in the human visual cortex. *Journal of Vision, 8*(9), 8.1-19. <https://doi.org/10.1167/8.9.8>
- Arsalidou, M., Morris, D., & Taylor, M. J. (2011). Converging Evidence for the Advantage of Dynamic Facial Expressions. *Brain Topography, 24*(2), 149-163. <https://doi.org/10.1007/s10548-011-0171-4>
- Averill, J. R. (1980). Chapter 12—A CONSTRUCTIVIST VIEW OF EMOTION. In R. Plutchik & H. Kellerman (Éds.), *Theories of Emotion* (p. 305-339). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-558701-3.50018-1>
- Aviezer, H., Dudarev, V., Bentin, S., & Hassin, R. R. (2011). The Automaticity of Emotional Face-Context Integration. *Emotion (Washington, D.C.), 11*(6), 1406-1414. <https://doi.org/10.1037/a0023578>
- 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.copsy.2017.06.006>

- Aviezer, H., Hassin, R. R., Ryan, J., Grady, C., Susskind, J., Anderson, A., Moscovitch, M., & Bentin, S. (2008). Angry, Disgusted, or Afraid? : Studies on the Malleability of Emotion Perception. *Psychological Science, 19*(7), 724-732. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2008.02148.x>
- Aviezer, H., Trope, Y., & Todorov, A. (2012a). Body Cues, Not Facial Expressions, Discriminate Between Intense Positive and Negative Emotions. *Science, 338*(6111), 1225-1229. <https://doi.org/10.1126/science.1224313>
- Aviezer, H., Trope, Y., & Todorov, A. (2012b). Holistic person processing : Faces with bodies tell the whole story. *Journal of Personality and Social Psychology, 103*(1), 20-37. <https://doi.org/10.1037/a0027411>
- Balconi, M., & Mazza, G. (2009). Consciousness and emotion : ERP modulation and attentive vs. pre-attentive elaboration of emotional facial expressions by backward masking. *Motivation and Emotion, 33*(2), 113-124. <https://doi.org/10.1007/s11031-009-9122-8>
- Bargh, J. A. (1994). The four horsemen of automaticity : Awareness, intention, efficiency, and control in social cognition. In *Handbook of social cognition : Basic processes; Applications, Vols. 1-2, 2nd ed* (p. 1-40). Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Barrett, L. F. (2012). Emotions are real. *Emotion, 12*(3), 413-429. <https://doi.org/10.1037/a0027555>
- Barrett, L. F. (2013). Psychological construction : The darwinian approach to the science of emotion. *Emotion Review, 5*(4), 379-389. <https://doi.org/10.1177/1754073913489753>
- Barrett, L. F. (2017). The theory of constructed emotion : An active inference account of interoception and categorization. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, 12*(1), 1-23. <https://doi.org/10.1093/scan/nsw154>
- Barrett, L. F., & Kensinger, E. A. (2010). Context Is Routinely Encoded During Emotion Perception. *Psychological science, 21*(4), 595-599. <https://doi.org/10.1177/0956797610363547>
- Barrett, L. F., Lindquist, K. A., & Gendron, M. (2007). Language as context for the perception of emotion. *Trends in cognitive sciences, 11*(8), 327-332. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.06.003>
- Barrett, L. F., Mesquita, B., & Gendron, M. (2011). Context in Emotion Perception. *Current Directions in Psychological Science, 20*(5), 286-290. <https://doi.org/10.1177/0963721411422522>

- Barrett, L. F. & Russell, J. A. (2015). An introduction to psychological construction. Chapter in L. F. Barrett and J. A. Russell (Eds.) *The psychological construction of emotion* (p. 1-17). New York: Guilford.
- Batty, M., & Taylor, M. J. (2003). Early processing of the six basic facial emotional expressions. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *17*(3), 613-620.
- Baudouin, J., Tiberghien, G. (2004). *Ce qui est beau...est bien*. Grenoble, France: Presses universitaires de Grenoble.
- Beaudry, O., Roy-Charland, A., Perron, M., Cormier, I., & Tapp, R. (2014). Featural processing in recognition of emotional facial expressions. *Cognition and Emotion*, *28*(3), 416-432. <https://doi.org/10.1080/02699931.2013.833500>
- Beaupré, M. G., & Hess, U. (2006). An ingroup advantage for confidence in emotion recognition judgments : The moderating effect of familiarity with the expressions of outgroup members. *Personality & Social Psychology Bulletin*, *32*(1), 16-26. <https://doi.org/10.1177/0146167205277097>
- Bell, A. J., & Sejnowski, T. J. (1995). An information-maximization approach to blind separation and blind deconvolution. *Neural Computation*, *7*(6), 1129-1159. <https://doi.org/10.1162/neco.1995.7.6.1129>
- Bell, C. (1806). *Essays on the Anatomy and Phylosophy of Expression* in painting. London : Printed for Longman, Hurst, Rees, and Orme
- Belle, G. V., Graef, P. D., Verfaillie, K., Rossion, B., & Lefèvre, P. (2010). Face inversion impairs holistic perception : Evidence from gaze-contingent stimulation. *Journal of Vision*, *10*(5), 10-10. <https://doi.org/10.1167/10.5.10>
- Belzung, C. (2007). *Biologie des émotions*. 1ère édition. De boeck.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological Studies of Face Perception in Humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *8*(6), 551-565. <https://doi.org/10.1162/jocn.1996.8.6.551>
- Bernstein, M., & Yovel, G. (2015). Two neural pathways of face processing : A critical evaluation of current models. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *55*, 536-546. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2015.06.010>
- Biehl, M., Matsumoto, D., Ekman, P., Hearn, V., Heider, K., Kudoh, T., & Ton, V. (1997). Matsumoto and Ekman's Japanese and Caucasian Facial Expressions of Emotion

- (JACFEE) : Reliability Data and Cross-National Differences. *Journal of Nonverbal Behavior*, 21(1), 3-21. <https://doi.org/10.1023/A:1024902500935>
- Biele, C., & Grabowska, A. (2006). Sex differences in perception of emotion intensity in dynamic and static facial expressions. *Experimental Brain Research*, 171(1), 1-6. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0254-0>
- Blais, C., Fiset, D., Roy, C., Saumure Régimbald, C., & Gosselin, F. (2017). Eye fixation patterns for categorizing static and dynamic facial expressions. *Emotion*, 17(7), 1107-1119. <https://doi.org/10.1037/emo0000283>
- Blais, C., Roy, C., Fiset, D., Arguin, M., & Gosselin, F. (2012). The eyes are not the window to basic emotions. *Neuropsychologia*, 50(12), 2830-2838. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.08.010>
- Boiger, M., & Mesquita, B. (2012). The construction of emotion in interactions, relationships, and cultures. *Emotion Review*, 4(3), 221-229. <https://doi.org/10.1177/1754073912439765>
- Bombari, D., Schmid, P. C., Schmid Mast, M., Birri, S., Mast, F. W., & Lobmaier, J. S. (2013). Emotion recognition : The role of featural and configural face information. *Quarterly Journal of Experimental Psychology (2006)*, 66(12), 2426-2442. <https://doi.org/10.1080/17470218.2013.789065>
- Boremanse, A., Norcia, A. M., & Rossion, B. (2013). An objective signature for visual binding of face parts in the human brain. *Journal of Vision*, 13(11), 6-6. <https://doi.org/10.1167/13.11.6>
- Boremanse, A., Norcia, A. M., & Rossion, B. (2014). Dissociation of part-based and integrated neural responses to faces by means of electroencephalographic frequency tagging. *The European Journal of Neuroscience*, 40(6), 2987-2997. <https://doi.org/10.1111/ejn.12663>
- Borod, J. C., Cicero, B. A., Obler, L. K., Welkowitz, J., Erhan, H. M., Santschi, C., Grunwald, I. S., Agosti, R. M., & Whalen, J. R. (1998). Right hemisphere emotional perception : Evidence across multiple channels. *Neuropsychology*, 12(3), 446-458. <https://doi.org/10.1037//0894-4105.12.3.446>
- Bötzel, K., Schulze, S., & Stodieck, S. R. G. (1995). Scalp topography and analysis of intracranial sources of face-evoked potentials. *Experimental Brain Research*, 104(1), 135-143. <https://doi.org/10.1007/BF00229863>

- Bould, E., & Morris, N. (2008). Role of motion signals in recognizing subtle facial expressions of emotion. *British Journal of Psychology*, *99*(2), 167-189. <https://doi.org/10.1348/000712607X206702>
- Bould, E., Morris, N., & Wink, B. (2008). Recognising subtle emotional expressions : The role of facial movements. *Cognition and Emotion*, *22*(8), 1569-1587. <https://doi.org/10.1080/02699930801921156>
- Breiter, H. C., Etcoff, N. L., Whalen, P. J., Kennedy, W. A., Rauch, S. L., Buckner, R. L., Strauss, M. M., Hyman, S. E., & Rosen, B. R. (1996). Response and Habituation of the Human Amygdala during Visual Processing of Facial Expression. *Neuron*, *17*(5), 875-887. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80219-6](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80219-6)
- Brenner, C. A., Rumak, S. P., Burns, A. M. N., & Kieffaber, P. D. (2014). The role of encoding and attention in facial emotion memory : An EEG investigation. *International Journal of Psychophysiology*, *93*(3), 398-410. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.06.006>
- Britton, J. C., Taylor, S. F., Sudheimer, K. D., & Liberzon, I. (2006). Facial expressions and complex IAPS pictures : Common and differential networks. *NeuroImage*, *31*(2), 906-919. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.050>
- Bruce, V., & Young, A. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology (London, England: 1953)*, *77* (Pt 3), 305-327.
- Bublitzky, F., Kavcioglu, F., Guerra, P., Doll, S., & Junghöfer, M. (2020). Contextual information resolves uncertainty about ambiguous facial emotions : Behavioral and magnetoencephalographic correlates. *NeuroImage*, 116814. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116814>
- Cacioppo, J. T., & Gardner, W. L. (1999). Emotion. *Annual Review of Psychology*, *50*(1), 191-214. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.50.1.191>
- Caharel, S., Bernard, C., Thibaut, F., Haouzir, S., Di Maggio-Clozel, C., Allio, G., Fouldrin, G., Petit, M., Lalonde, R., & Rebaï, M. (2007). The effects of familiarity and emotional expression on face processing examined by ERPs in patients with schizophrenia. *Schizophrenia Research*, *95*(1-3), 186-196. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2007.06.015>
- Caharel, S., Collet, K., & Rossion, B. (2015). The early visual encoding of a face (N170) is viewpoint-dependent : A parametric ERP-adaptation study. *Biological Psychology*, *106*, 18-27. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2015.01.010>

- Caharel, S., Courtaÿ, N., Bernard, C., Lalonde, R., & Rebaï, M. (2005). Familiarity and emotional expression influence an early stage of face processing : An electrophysiological study. *Brain and Cognition*, *59*(1), 96-100. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2005.05.005>
- Caharel, S., Leleu, A., Bernard, C., Viggiano, M.-P., Lalonde, R., & Rebaï, M. (2013). Early holistic face-like processing of Arcimboldo paintings in the right occipito-temporal cortex : Evidence from the N170 ERP component. *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, *90*(2), 157-164. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2013.06.024>
- Calbi, M., Heimann, K., Barratt, D., Siri, F., Umiltà, M. A., & Gallese, V. (2017). How Context Influences Our Perception of Emotional Faces : A Behavioral Study on the Kuleshov Effect. *Frontiers in Psychology*, *8*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.01684>
- Calbi, M., Siri, F., Heimann, K., Barratt, D., Gallese, V., Kolesnikov, A., & Umiltà, M. A. (2019). How context influences the interpretation of facial expressions : A source localization high-density EEG study on the “Kuleshov effect”. *Scientific Reports*, *9*(1), 1-16. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37786-y>
- Caldara, R., Thut, G., Servoir, P., Michel, C. M., Bovet, P., & Renault, B. (2003). Face versus non-face object perception and the ‘other-race’ effect : A spatio-temporal event-related potential study. *Clinical Neurophysiology*, *114*(3), 515-528. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(02\)00407-8](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(02)00407-8)
- Calder, A. J., & Jansen, J. (2005). Configural coding of facial expressions : The impact of inversion and photographic negative. *Visual Cognition*, *12*(3), 495-518. <https://doi.org/10.1080/13506280444000418>
- Calder, A. J., & Young, A. W. (2005). Understanding the recognition of facial identity and facial expression. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*(8), 641-651. <https://doi.org/10.1038/nrn1724>
- Calder, A. J., Young, A. W., Keane, J., & Dean, M. (2000). Configural information in facial expression perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *26*(2), 527-551. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.26.2.527>
- Calvo, M. G., Avero, P., Fernández-Martín, A., & Recio, G. (2016). Recognition thresholds for static and dynamic emotional faces. *Emotion*, *16*(8), 1186-1200. <https://doi.org/10.1037/emo0000192>

- Calvo, M. G., & Beltrán, D. (2013). Recognition advantage of happy faces : Tracing the neurocognitive processes. *Neuropsychologia*, 51(11), 2051-2061. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.07.010>
- Calvo, M. G., & Beltrán, D. (2014). Brain lateralization of holistic versus analytic processing of emotional facial expressions. *NeuroImage*, 92, 237-247. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.01.048>
- Calvo, M. G., & Fernández-Martín, A. (2013). Can the eyes reveal a person's emotions? Biasing role of the mouth expression. *Motivation and Emotion*, 37(1), 202-211. <https://doi.org/10.1007/s11031-012-9298-1>
- Calvo, M. G., Fernández-Martín, A., Gutiérrez-García, A., & Lundqvist, D. (2018). Selective eye fixations on diagnostic face regions of dynamic emotional expressions : KDEF-dyn database. *Scientific Reports*, 8(1), 17039. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35259-w>
- Calvo, M. G., & Lundqvist, D. (2008). Facial expressions of emotion (KDEF) : Identification under different display-duration conditions. *Behavior Research Methods*, 40(1), 109-115.
- Calvo, M. G., & Nummenmaa, L. (2008). Detection of emotional faces : Salient physical features guide effective visual search. *Journal of Experimental Psychology. General*, 137(3), 471-494. <https://doi.org/10.1037/a0012771>
- Calvo, M. G., Nummenmaa, L., & Avero, P. (2010). Recognition advantage of happy faces in extrafoveal vision : Featural and affective processing. *Visual Cognition*, 18(9), 1274-1297. <https://doi.org/10.1080/13506285.2010.481867>
- Cardinale, F., Rizzi, M., Vignati, E., Cossu, M., Castana, L., d'Orio, P., Revay, M., Costanza, M. D., Tassi, L., Mai, R., Sartori, I., Nobili, L., Gozzo, F., Pelliccia, V., Mariani, V., Lo Russo, G., & Francione, S. (2019). Stereoelectroencephalography : Retrospective analysis of 742 procedures in a single centre. *Brain*, 142(9), 2688-2704. <https://doi.org/10.1093/brain/awz196>
- Carretié, L., Hinojosa, J. A., Martín-Loeches, M., Mercado, F., & Tapia, M. (2004). Automatic attention to emotional stimuli : Neural correlates. *Human Brain Mapping*, 22(4), 290-299. <https://doi.org/10.1002/hbm.20037>

- Carroll, J. M., & Russell, J. A. (1996). Do facial expressions signal specific emotions? Judging emotion from the face in context. *Journal of Personality and Social Psychology*, *70*(2), 205-218. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.70.2.205>
- Carver, C. S., & Harmon-Jones, E. (2009). Anger is an approach-related affect : Evidence and implications. *Psychological Bulletin*, *135*(2), 183-204. <https://doi.org/10.1037/a0013965>
- Chamberland, J., Roy-Charland, A., Perron, M., & Dickinson, J. (2017). Distinction between fear and surprise : An interpretation-independent test of the perceptual-attentional limitation hypothesis. *Social Neuroscience*, *12*(6), 751-768. <https://doi.org/10.1080/17470919.2016.1251964>
- Chiao, J. Y., Iidaka, T., Gordon, H. L., Nogawa, J., Bar, M., Aminoff, E., Sadato, N., & Ambady, N. (2008). Cultural specificity in amygdala response to fear faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *20*(12), 2167-2174. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20151>
- Chóliz, M., & Fernández-Abascal, E. G. (2012). Recognition of emotional facial expressions : The role of facial and contextual information in the accuracy of recognition. *Psychological Reports*, *110*(1), 338-350. <https://doi.org/10.2466/07.09.17.PR0.110.1.338-350>
- Collignon, O., Girard, S., Gosselin, F., Roy, S., Saint-Amour, D., Lassonde, M., & Lepore, F. (2008). Audio-visual integration of emotion expression. *Brain Research*, *1242*, 126-135. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.04.023>
- Collins, A. M., & Loftus, E. F. (1975). A spreading-activation theory of semantic processing. *Psychological Review*, *82*(6), 407-428. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.82.6.407>
- Comte, M., Schön, D., Coull, J. T., Reynaud, E., Khalfa, S., Belzeaux, R., Ibrahim, E. C., Guedj, E., Blin, O., Weinberger, D. R., & Fakra, E. (2016). Dissociating Bottom-Up and Top-Down Mechanisms in the Cortico-Limbic System during Emotion Processing. *Cerebral Cortex*, *26*(1), 144-155. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhu185>
- Conty, L., Dezeache, G., Hugueville, L., & Grèzes, J. (2012). Early Binding of Gaze, Gesture, and Emotion : Neural Time Course and Correlates. *Journal of Neuroscience*, *32*(13), 4531-4539. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5636-11.2012>
- Conty, L., N'Diaye, K., Tijus, C., & George, N. (2007). When eye creates the contact ! ERP evidence for early dissociation between direct and averted gaze motion processing.

- Neuropsychologia*, 45(13), 3024-3037.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.05.017>
- Crivelli, C., Russell, J. A., Jarillo, S., & Fernández-Dols, J.-M. (2016). The fear gasping face as a threat display in a Melanesian society. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(44), 12403-12407. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611622113>
- Cunningham, W. A., & Brosch, T. (2012). Motivational Salience : Amygdala Tuning From Traits, Needs, Values, and Goals. *Current Directions in Psychological Science*, 21(1), 54-59. <https://doi.org/10.1177/09637214111430832>
- Cunningham, W. A., Dunfield, K. A., & Stillman, P. E. (2013). Emotional states from affective dynamics. *Emotion Review*, 5(4), 344-355. <https://doi.org/10.1177/1754073913489749>
- Cunningham, W. A., Raye, C. L., & Johnson, M. K. (2004). Implicit and Explicit Evaluation : fMRI Correlates of Valence, Emotional Intensity, and Control in the Processing of Attitudes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(10), 1717-1729. <https://doi.org/10.1162/0898929042947919>
- Dan-Glauser, E. S., & Scherer, K. R. (2011). The Geneva affective picture database (GAPED) : A new 730-picture database focusing on valence and normative significance. *Behavior Research Methods*, 43(2), 468-477. <https://doi.org/10.3758/s13428-011-0064-1>
- Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals*.
- daSilva, E. B., Crager, K., & Puce, A. (2016). On dissociating the neural time course of the processing of positive emotions. *Neuropsychologia*, 83, 123-137. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.12.001>
- Davidson, R. J. (1992). Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion. *Brain and Cognition*, 20(1), 125-151. [https://doi.org/10.1016/0278-2626\(92\)90065-t](https://doi.org/10.1016/0278-2626(92)90065-t)
- Davidson, R. J. (1995). *Cerebral asymmetry, emotion, and affective style*. In R. J. Davidson & K. Hugdahl (Eds.), *Brain asymmetry* (p. 361–387). The MIT Press.
- Davis, M., & Whalen, P. J. (2001). The amygdala : Vigilance and emotion. *Molecular Psychiatry*, 6(1), 13-34. <https://doi.org/10.1038/sj.mp.4000812>
- Derntl, B., Seidel, E.-M., Kainz, E., & Carbon, C.-C. (2009). Recognition of emotional expressions is affected by inversion and presentation time. *Perception*, 38(12), 1849-1862. <https://doi.org/10.1068/p6448>

- Diano, M., Tamietto, M., Celeghein, A., Weiskrantz, L., Tatu, M.-K., Bagnis, A., Duca, S., Geminiani, G., Cauda, F., & Costa, T. (2017). Dynamic Changes in Amygdala Psychophysiological Connectivity Reveal Distinct Neural Networks for Facial Expressions of Basic Emotions. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/srep45260>
- Diéguez-Risco, T., Aguado, L., Albert, J., & Hinojosa, J. A. (2013). Faces in context : Modulation of expression processing by situational information. *Social Neuroscience*, 8(6), 601-620. <https://doi.org/10.1080/17470919.2013.834842>
- Diéguez-Risco, T., Aguado, L., Albert, J., & Hinojosa, J. A. (2015). Judging emotional congruency : Explicit attention to situational context modulates processing of facial expressions of emotion. *Biological Psychology*, 112, 27-38. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2015.09.012>
- Dillon, D. G., Cooper, J. J., Grent-'t-Jong, T., Woldorff, M. G., & LaBar, K. S. (2006). Dissociation of event-related potentials indexing arousal and semantic cohesion during emotional word encoding. *Brain and Cognition*, 62(1), 43-57. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2006.03.008>
- Dricu, M., & Frühholz, S. (2016). Perceiving emotional expressions in others : Activation likelihood estimation meta-analyses of explicit evaluation, passive perception and incidental perception of emotions. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 71, 810-828. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.10.020>
- Duchaine, B., & Yovel, G. (2015). A Revised Neural Framework for Face Processing. *Annual Review of Vision Science*, 1(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
- Duncan, J., Gosselin, F., Cobarro, C., Dugas, G., Blais, C., & Fiset, D. (2017). Orientations for the successful categorization of facial expressions and their link with facial features. *Journal of Vision*, 17(14), 7. <https://doi.org/10.1167/17.14.7>
- Duval, E. R., Moser, J. S., Huppert, J. D., & Simons, R. F. (2013). What's in a Face? : The Late Positive Potential Reflects the Level of Facial Affect Expression. *Journal of Psychophysiology*, 27(1), 27-38. <https://doi.org/10.1027/0269-8803/a000083>

- 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 (New York, N.Y.: 1991)*, 27(8), 4106-4123. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhw223>
- Dzhelyova, M., & Rossion, B. (2014). The effect of parametric stimulus size variation on individual face discrimination indexed by fast periodic visual stimulation. *BMC Neuroscience*, 15(1), 87. <https://doi.org/10.1186/1471-2202-15-87>
- Eimer, M. (2000). Event-related brain potentials distinguish processing stages involved in face perception and recognition. *Clinical Neurophysiology*, 111(4), 694-705. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(99\)00285-0](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(99)00285-0)
- Eimer, M., & Holmes, A. (2007). Event-related brain potential correlates of emotional face processing. *Neuropsychologia*, 45(1), 15-31. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.022>
- Eimer, M., Holmes, A., & McGlone, F. P. (2003). The role of spatial attention in the processing of facial expression : An ERP study of rapid brain responses to six basic emotions. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 3(2), 97-110. <https://doi.org/10.3758/CABN.3.2.97>
- Eisenbarth, H., & Alpers, G. W. (2011). Happy mouth and sad eyes : Scanning emotional facial expressions. *Emotion*, 11(4), 860-865. <https://doi.org/10.1037/a0022758>
- Ekman, P. (1982). Methods for Measuring Facial Action. In Scherer, K. R. & Ekman, P. (Eds.), *Handbook of Methods in Nonverbal Behavior Research* (pp. 45-90). New York: Cambridge University Press.
- 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 Psychologist*, 48(4), 384-392. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.48.4.384>
- Ekman, P., & Cordaro, D. (2011). What is meant by calling emotions basic. *Emotion Review*, 3(4), 364-370. <https://doi.org/10.1177/1754073911410740>
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1971). Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of Personality and Social Psychology*, 17(2), 124-129. <https://doi.org/10.1037/h0030377>

- Ekman, P. & Friesen, W. V. (1976). Measuring Facial Movement. *Environmental Psychology and Nonverbal Behavior*, 1(1), 56-75.
- Ekman, P. & Friesen, W.V. (1976). Pictures of facial affect. Palo Alto: Consulting Psychologists Press.
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1978). *Facial action coding system : Manual*. Consulting Psychologists Press.
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1986). A new pan-cultural facial expression of emotion. *Motivation and Emotion*, 10(2), 159-168. <https://doi.org/10.1007/BF00992253>
- Elfenbein, H. A., & Ambady, N. (2002). On the universality and cultural specificity of emotion recognition : A meta-analysis. *Psychological Bulletin*, 128(2), 203-235. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.128.2.203>
- Elfenbein, H. A., Beaupré, M., Lévesque, M., & Hess, U. (2007). Toward a dialect theory : Cultural differences in the expression and recognition of posed facial expressions. *Emotion*, 7(1), 131-146. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.7.1.131>
- Fang, X., Sauter, D. A., & Van Kleef, G. A. (2018). Seeing Mixed Emotions : The Specificity of Emotion Perception From Static and Dynamic Facial Expressions Across Cultures. *Journal of Cross-Cultural Psychology*, 49(1), 130-148. <https://doi.org/10.1177/0022022117736270>
- Farah, M. J., Tanaka, J. W., & Drain, H. M. (1995). What causes the face inversion effect? *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 21(3), 628-634. <https://doi.org/10.1037//0096-1523.21.3.628>
- Flack, T. R., Andrews, T. J., Hymers, M., Al-Mosaiwi, M., Marsden, S. P., Strachan, J. W. A., Trakulpipat, C., Wang, L., Wu, T., & Young, A. W. (2015). Responses in the right posterior superior temporal sulcus show a feature-based response to facial expression. *Cortex*, 69, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.03.002>
- Fontaine, J. R. J., Scherer, K. R., Roesch, E. B., & Ellsworth, P. C. (2007). The world of emotions is not two-dimensional. *Psychological Science*, 18(12), 1050-1057. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2007.02024.x>
- Fox, C. J., Moon, S. Y., Iaria, G., & Barton, J. J. S. (2009). The correlates of subjective perception of identity and expression in the face network : An fMRI adaptation study. *NeuroImage*, 44(2), 569-580. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.09.011>

- Fox, E., & Damjanovic, L. (2006). The Eyes Are Sufficient to Produce a Threat Superiority Effect. *Emotion (Washington, D.C.)*, 6(3), 534-539. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.6.3.534>
- Frank, D. W., & Sabatinelli, D. (2019). Hemodynamic and electrocortical reactivity to specific scene contents in emotional perception. *Psychophysiology*, 56(6), e13340. <https://doi.org/10.1111/psyp.13340>
- Frühholz, S., Fehr, T., & Herrmann, M. (2009). Early and late temporo-spatial effects of contextual interference during perception of facial affect. *International Journal of Psychophysiology: Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, 74(1), 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2009.05.010>
- Fusar-Poli, P., Placentino, A., Carletti, F., Allen, P., Landi, P., Abbamonte, M., Barale, F., Perez, J., McGuire, P., & Politi, P. L. (2009). Laterality effect on emotional faces processing : ALE meta-analysis of evidence. *Neuroscience Letters*, 452(3), 262-267. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2009.01.065>
- Fusar-Poli, Paolo, Placentino, A., Carletti, F., Landi, P., Allen, P., Surguladze, S., Benedetti, F., Abbamonte, M., Gasparotti, R., Barale, F., Perez, J., McGuire, P., & 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: JPN*, 34(6), 418-432.
- Gainotti, G. (1972). Emotional Behavior and Hemispheric Side of the Lesion. *Cortex*, 8(1), 41-55. [https://doi.org/10.1016/S0010-9452\(72\)80026-1](https://doi.org/10.1016/S0010-9452(72)80026-1)
- Gainotti, G. (2019). The Role of the Right Hemisphere in Emotional and Behavioral Disorders of Patients With Frontotemporal Lobar Degeneration : An Updated Review. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 11. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2019.00055>
- Galton, F. (1879). Composite Portraits, Made by Combining Those of Many Different Persons Into a Single Resultant Figure. *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 8, 132-144. doi:10.2307/2841021
- Gamer, M., & Buchel, C. (2009). Amygdala Activation Predicts Gaze toward Fearful Eyes. *Journal of Neuroscience*, 29(28), 9123-9126. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1883-09.2009>
- Gauthier, I., Tarr, M. J., Moylan, J., Skudlarski, P., Gore, J. C., & Anderson, A. W. (2000). The Fusiform "Face Area" is Part of a Network that Processes Faces at the Individual Level.

- Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(3), 495-504.
<https://doi.org/10.1162/089892900562165>
- Gendron, M., Lindquist, K. A., Barsalou, L., & Barrett, L. F. (2012). Emotion Words Shape Emotion Percepts. *Emotion (Washington, D.C.)*, 12(2), 314-325.
<https://doi.org/10.1037/a0026007>
- Gendron, M., Roberson, D., van der Vyver, J. M., & Barrett, L. F. (2014). Perceptions of emotion from facial expressions are not culturally universal : Evidence from a remote culture. *Emotion*, 14(2), 251-262. <https://doi.org/10.1037/a0036052>
- 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. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0769>
- Giani, A. S., Ortiz, E., Belardinelli, P., Kleiner, M., Preissl, H., & Noppeney, U. (2012). Steady-state responses in MEG demonstrate information integration within but not across the auditory and visual senses. *NeuroImage*, 60(2), 1478-1489.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.01.114>
- Goodenough, F. L., & Tinker, M. A. (1931). The relative potency of facial expression and verbal description of stimulus in the judgment of emotion. *Journal of Comparative Psychology*, 12(4), 365-370. <https://doi.org/10.1037/h0071381>
- Gordon, N., Hohwy, J., Davidson, M. J., van Boxtel, J. J. A., & Tsuchiya, N. (2019). From intermodulation components to visual perception and cognition-a review. *NeuroImage*, 199, 480-494. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.06.008>
- Gorno-Tempini, M. L., Pradelli, S., Serafini, M., Pagnoni, G., Baraldi, P., Porro, C., Nicoletti, R., Umità, C., & Nichelli, P. (2001). Explicit and Incidental Facial Expression Processing : An fMRI Study. *NeuroImage*, 14(2), 465-473. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0811>
- Gosselin, F., & Schyns, P. G. (2001). Bubbles : A technique to reveal the use of information in recognition tasks. *Vision Research*, 41(17), 2261-2271. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00097-9](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00097-9)
- Gosselin, P., & Simard, J. (1999). Children's Knowledge of Facial Expressions of Emotions : Distinguishing Fear and Surprise. *The Journal of Genetic Psychology*, 160(2), 181-193.
<https://doi.org/10.1080/00221329909595391>

- Gray, K. L. H., Barber, L., Murphy, J., & Cook, R. (2017). Social interaction contexts bias the perceived expressions of interactants. *Emotion (Washington, D.C.)*, *17*(4), 567-571. <https://doi.org/10.1037/emo0000257>
- Grill-Spector, K., Knouf, N., & Kanwisher, N. (2004). The fusiform face area subserves face perception, not generic within-category identification. *Nature Neuroscience*, *7*(5), 555-562. <https://doi.org/10.1038/nn1224>
- Guillory, S. A., & Bujarski, K. A. (2014). Exploring emotions using invasive methods : Review of 60 years of human intracranial electrophysiology. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *9*(12), 1880-1889. <https://doi.org/10.1093/scan/nsu002>
- Guo, K. (2012). Holistic Gaze Strategy to Categorize Facial Expression of Varying Intensities. *PLOS ONE*, *7*(8), e42585. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042585>
- Gur, R. C., Schroeder, L., Turner, T., McGrath, C., Chan, R. M., Turetsky, B. I., Alsop, D., Maldjian, J., & Gur, R. E. (2002). Brain Activation during Facial Emotion Processing. *NeuroImage*, *16*(3), 651-662. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1097>
- Gur, R. E., McGrath, C., Chan, R. M., Schroeder, L., Turner, T., Turetsky, B. I., Kohler, C., Alsop, D., Maldjian, J., Ragland, J. D., & Gur, R. C. (2002). An fMRI study of facial emotion processing in patients with schizophrenia. *The American Journal of Psychiatry*, *159*(12), 1992-1999. <https://doi.org/10.1176/appi.ajp.159.12.1992>
- Habel, U., Windischberger, C., Derntl, B., Robinson, S., Kryspin-Exner, I., Gur, R. C., & Moser, E. (2007). Amygdala activation and facial expressions : Explicit emotion discrimination versus implicit emotion processing. *Neuropsychologia*, *45*(10), 2369-2377. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.01.023>
- Hagen, S., Jacques, C., Maillard, L, Colnat-Coulbois, S., Rossion, B., Jonas, J. (2020). Spatially dissociated intracerebral maps for face- and house-selective activity in the human ventral occipito-temporal cortex. *Cerebral Cortex*, *30*, 4026-4043.
- Hajcak, G., MacNamara, A., & Olvet, D. M. (2010). Event-Related Potentials, Emotion, and Emotion Regulation : An Integrative Review. *Developmental Neuropsychology*, *35*(2), 129-155. <https://doi.org/10.1080/87565640903526504>
- Harada, T., Mano, Y., Komeda, H., Hechtman, L. A., Pornpattananangkul, N., Parrish, T. B., Sadato, N., Iidaka, T., & Chiao, J. Y. (2020). Cultural influences on neural systems of intergroup emotion perception : An fMRI study. *Neuropsychologia*, *137*, 107254. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.107254>

- Hardee, J. E., Thompson, J. C., & Puce, A. (2008). The left amygdala knows fear : Laterality in the amygdala response to fearful eyes. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 3(1), 47-54. <https://doi.org/10.1093/scan/nsn001>
- Hariri, A. R., Bookheimer, S. Y., & Mazziotta, J. C. (2000). Modulating emotional responses : Effects of a neocortical network on the limbic system. *Neuroreport*, 11(1), 43-48. <https://doi.org/10.1097/00001756-200001170-00009>
- Hariri, Ahmad R., Tessitore, A., Mattay, V. S., Fera, F., & Weinberger, D. R. (2002). The Amygdala Response to Emotional Stimuli : A Comparison of Faces and Scenes. *NeuroImage*, 17(1), 317-323. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1179>
- Harms, M. B., Martin, A., & Wallace, G. L. (2010). Facial Emotion Recognition in Autism Spectrum Disorders : A Review of Behavioral and Neuroimaging Studies. *Neuropsychology Review*, 20(3), 290-322. <https://doi.org/10.1007/s11065-010-9138-6>
- Harry, B., Williams, M. A., Davis, C., & Kim, J. (2013). Emotional expressions evoke a differential response in the fusiform face area. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00692>
- Haxby, J.V., Hoffman, E.A., & Gobbini, M.I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(6), 223-233.
- 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.
- Hess, U., Adams, R. B., & Kleck, R. E. (2007). Looking at You or Looking Elsewhere : The Influence of Head Orientation on the Signal Value of Emotional Facial Expressions. *Motivation and Emotion*, 31(2), 137-144. <https://doi.org/10.1007/s11031-007-9057-x>
- Hess, U., Blairy, S., & Kleck, R. E. (1997). The Intensity of Emotional Facial Expressions and Decoding Accuracy. *Journal of Nonverbal Behavior*, 21(4), 241-257. <https://doi.org/10.1023/A:1024952730333>
- Hess, U., Blaison, C., & Kafetsios, K. (2016). Judging Facial Emotion Expressions in Context : The Influence of Culture and Self-Construal Orientation. *Journal of Nonverbal Behavior*, 40(1), 55-64. <https://doi.org/10.1007/s10919-015-0223-7>
- Hietanen, J. K., & Astikainen, P. (2013). N170 response to facial expressions is modulated by the affective congruency between the emotional expression and preceding affective

- picture. *Biological Psychology*, 92(2), 114-124.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2012.10.005>
- Hillger, L. A., & Koenig, O. (1991). Separable mechanisms in face processing : Evidence from hemispheric specialization. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3(1), 42-58.
<https://doi.org/10.1162/jocn.1991.3.1.42>
- Hillyard, S. A., & Anllo-Vento, L. (1998). Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 781-787.
<https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.781>
- Hinojosa, J. A., Mercado, F., & Carretié, L. (2015). N170 sensitivity to facial expression : A meta-analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, in press.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2015.06.002>
- Hirai, M., Watanabe, S., Honda, Y., Miki, K., & Kakigi, R. (2008). Emotional object and scene stimuli modulate subsequent face processing : An event-related potential study. *Brain Research Bulletin*, 77(5), 264-273. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2008.08.011>
- Hoffmann, H., Kessler, H., Eppel, T., Rukavina, S., & Traue, H. C. (2010). Expression intensity, gender and facial emotion recognition : Women recognize only subtle facial emotions better than men. *Acta Psychologica*, 135(3), 278-283.
<https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2010.07.012>
- Holmes, A., Nielsen, M. K., & Green, S. (2008). Effects of anxiety on the processing of fearful and happy faces : An event-related potential study. *Biological Psychology*, 77(2), 159-173. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2007.10.003>
- Huang, M. A., Rana, K. D., & Vaina, L. M. (2018). The emotional valence and features of subliminal priming images impact conscious perception of face expressions [Preprint]. *Neuroscience*. <https://doi.org/10.1101/255489>
- Huijgen, J., Dinkelacker, V., Lachat, F., Yahia-Cherif, L., El Karoui, I., Lemaréchal, J.-D., Adam, C., Hugueville, L., & George, N. (2015). Amygdala processing of social cues from faces : An intracerebral EEG study. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 10(11), 1568-1576. <https://doi.org/10.1093/scan/nsv048>
- Ishai, A., Schmidt, C. F., & Boesiger, P. (2005). Face perception is mediated by a distributed cortical network. *Brain Research Bulletin*, 67(1-2), 87-93.
<https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2005.05.027>

- Itier, R. J., Latinus, M., & Taylor, M. J. (2006). Face, eye and object early processing : What is the face specificity? *NeuroImage*, 29(2), 667-676. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.07.041>
- Ito, K., Masuda, T., & Li, L. M. W. (2013). Agency and facial emotion judgment in context. *Personality & Social Psychology Bulletin*, 39(6), 763-776. <https://doi.org/10.1177/0146167213481387>
- Ito, T. A., Larsen, J. T., Smith, N. K., & Cacioppo, J. T. (1998). Negative information weighs more heavily on the brain : The negativity bias in evaluative categorizations. *Journal of Personality and Social Psychology*, 75(4), 887-900. <https://doi.org/10.1037//0022-3514.75.4.887>
- Izard, C. E. (1971). *The face of emotion* (p. xii, 468). Appleton-Century-Crofts.
- Izard, C. E. (1977). *Human emotions*. New York : Plenum. DOI : 10.1007/978-1-4899-2209-0
- Izard, C. E. (1978). Emotions as motivations : An evolutionary developmental perspective. In H. E. Howe (Ed.), *Nebraska Symposium on Motivation* (Vol. 26, pp. 163-200). Lincoln : University of Nebraska Press.
- Izard, C. E., & Buechler, S. (1980). Aspects of consciousness and personality in terms of differential emotions theory. In R. Plutchick & H. Kellerman (Eds.), *Emotion theory, research, and experience : Theories of emotions* (Vol. 1,). New York : Academic Press. DOI : 10.1016/B978-0-12-558701-3.50013-2
- Jack, R. E., Blais, C., Scheepers, C., Schyns, P. G., & Caldara, R. (2009). Cultural confusions show that facial expressions are not universal. *Current Biology: CB*, 19(18), 1543-1548. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.07.051>
- Jack, R. E., Garrod, O. G. B., & Schyns, P. G. (2014). Dynamic Facial Expressions of Emotion Transmit an Evolving Hierarchy of Signals over Time. *Current Biology*, 24(2), 187-192. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.11.064>
- Jacques, C., & Rossion, B. (2009). The initial representation of individual faces in the right occipito-temporal cortex is holistic : Electrophysiological evidence from the composite face illusion. *Journal of Vision*, 9(6), 8-8. <https://doi.org/10.1167/9.6.8>
- Jiang, Z., Li, W., Recio, G., Liu, Y., Luo, W., Zhang, D., & Sun, D. (2014). Time Pressure Inhibits Dynamic Advantage in the Classification of Facial Expressions of Emotion. *PLoS ONE*, 9(6), e100162. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100162>

- Jonas, J., Jacques, C., Liu-Shuang, J., Brissart, H., Colnat-Coulbois, S., Maillard, L., & Rossion, B. (2016). A face-selective ventral occipito-temporal map of the human brain with intracerebral potentials. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(28), E4088-E4097. <https://doi.org/10.1073/pnas.1522033113>
- Juruena, M. F., Giampietro, V. P., Smith, S. D., Surguladze, S. A., Dalton, J. A., Benson, P. J., Cleare, A. J., & Fu, C. H. Y. (2010). Amygdala activation to masked happy facial expressions. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *16*(2), 383-387. <https://doi.org/10.1017/S1355617709991172>
- Kamachi, M., Bruce, V., Mukaida, S., Gyoba, J., Yoshikawa, S., & Akamatsu, S. (2001). Dynamic Properties Influence the Perception of Facial Expressions. *Perception*, *30*(7), 875-887. <https://doi.org/10.1068/p3131>
- Kan, Y., Kawamura, M., Hasegawa, Y., Mochizuki, S., & Nakamura, K. (2002). Recognition Of Emotion From Facial, Prosodic And Written Verbal Stimuli In Parkinson'S Disease. *Cortex*, *38*(4), 623-630. [https://doi.org/10.1016/S0010-9452\(08\)70026-1](https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70026-1)
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The Fusiform Face Area : A Module in Human Extrastriate Cortex Specialized for Face Perception. *Journal of Neuroscience*, *17*(11), 4302-4311. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-11-04302.1997>
- 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. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00175
- Keil, A., Müller, M. M., Gruber, T., Wienbruch, C., Stolarova, M., & Elbert, T. (2001). Effects of emotional arousal in the cerebral hemispheres : A study of oscillatory brain activity and event-related potentials. *Clinical Neurophysiology*, *112*(11), 2057-2068. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(01\)00654-X](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(01)00654-X)
- Kessler, H., Doyen-Waldecker, C., Hofer, C., Hoffmann, H., Traue, H. C., & Abler, B. (2011). Neural correlates of the perception of dynamic versus static facial expressions of emotion. *GMS Psycho-Social-Medicine*, *8*. <https://doi.org/10.3205/psm000072>
- Killgore, W. D. S., & Yurgelun-Todd, D. A. (2007). The right-hemisphere and valence hypotheses : Could they both be right (and sometimes left)? *Social cognitive and affective neuroscience*, *2*(3), 240-250. <https://doi.org/10.1093/scan/nsm020>

- Kim, H., Somerville, L. H., Johnstone, T., Alexander, A. L., & Whalen, P. J. (2003). Inverse amygdala and medial prefrontal cortex responses to surprised faces. *Neuroreport*, *14*(18), 2317-2322. <https://doi.org/10.1097/00001756-200312190-00006>
- Kim, H., Somerville, L. H., Johnstone, T., Polis, S., Alexander, A. L., Shin, L. M., & Whalen, P. J. (2004). Contextual Modulation of Amygdala Responsivity to Surprised Faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(10), 1730-1745. <https://doi.org/10.1162/0898929042947865>
- Ko, S.-G., Lee, T.-H., Yoon, H.-Y., Kwon, J.-H., & Mather, M. (2011). How does context affect assessments of facial emotion? The role of culture and age. *Psychology and aging*, *26*(1), 48-59. <https://doi.org/10.1037/a0020222>
- Kober, H., Barrett, L. F., Joseph, J., Bliss-Moreau, E., Lindquist, K., & Wager, T. D. (2008). Functional grouping and cortical–subcortical interactions in emotion : A meta-analysis of neuroimaging studies. *NeuroImage*, *42*(2), 998-1031. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.03.059>
- Kohler, C. G., Walker, J. B., Martin, E. A., Healey, K. M., & Moberg, P. J. (2010). Facial emotion perception in schizophrenia : A meta-analytic review. *Schizophrenia Bulletin*, *36*(5), 1009-1019. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbn192>
- Krämer, K., Bente, G., Kuzmanovic, B., Barisic, I., Pfeiffer, U. J., Georgescu, A. L., & Vogeley, K. (2014). Neural correlates of emotion perception depending on culture and gaze direction. *Culture and Brain*, *2*(1), 27-51. <https://doi.org/10.1007/s40167-014-0013-9>
- Kret, M., Stekelenburg, J., Roelofs, K., & De Gelder, B. (2013). Perception of Face and Body Expressions Using Electromyography, Pupillometry and Gaze Measures. *Frontiers in Psychology*, *4*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00028>
- Krolak-Salmon, P., Hénaff, M.-A., Vighetto, A., Bertrand, O., & Mauguière, 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. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(04\)00264-8](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(04)00264-8)
- Krombholz, A., Schaefer, F., & Boucsein, W. (2007). Modification of N170 by different emotional expression of schematic faces. *Biological Psychology*, *76*(3), 156-162. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2007.07.004>

- Krumhuber, E. G., Kappas, A., & Manstead, A. S. R. (2013). Effects of Dynamic Aspects of Facial Expressions : A Review. *Emotion Review*, 5(1), 41-46. <https://doi.org/10.1177/1754073912451349>
- Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (1999). International affective picture system (IAPS): Instruction manual and affective ratings. Technical Report A-4. Gainesville, FL: The Center for Research in Psychophysiology, University of Florida.
- Langner, O., Dotsch, R., Bijlstra, G., Wigboldus, D. H. J., Hawk, S. T., & Knippenberg, A. van. (2010). Presentation and validation of the Radboud Faces Database. *Cognition and Emotion*, 24(8), 1377-1388. <https://doi.org/10.1080/02699930903485076>
- Lecker, M., Shoval, R., Aviezer, H., & Eitam, B. (2017). Temporal integration of bodies and faces : United we stand, divided we fall? *Visual Cognition*, 25(4-6), 477-491. <https://doi.org/10.1080/13506285.2017.1310164>
- Lee, S., & Lang, A. (2009). Discrete Emotion and Motivation : Relative Activation in the Appetitive and Aversive Motivational Systems as a Function of Anger, Sadness, Fear, and Joy During Televised Information Campaigns. *Media Psychology*, 12(2), 148-170. <https://doi.org/10.1080/15213260902849927>
- Lee, S. Y., Kang, J. I., Lee, E., Namkoong, K., & An, S. K. (2011). Differential priming effect for subliminal fear and disgust facial expressions. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 73(2), 473-481. <https://doi.org/10.3758/s13414-010-0032-3>
- Lee, T.-H., Choi, J.-S., & Cho, Y. S. (2012). Context Modulation of Facial Emotion Perception Differed by Individual Difference. *PLOS ONE*, 7(3), e32987. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032987>
- Leleu, A., Demily, C., Franck, N., Durand, K., Schaal, B., & Baudouin, J.-Y. (2015). The Odor Context Facilitates the Perception of Low-Intensity Facial Expressions of Emotion. *PLOS ONE*, 10(9), 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., 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(Supplement C), 366-379.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.09.014>
- Leppänen, J. M., & Hietanen, J. K. (2003). Affect and Face Perception : Odors Modulate the Recognition Advantage of Happy Faces. *Emotion*, 3(4), 315-326.
<https://doi.org/10.1037/1528-3542.3.4.315>
- Leppänen, J. M., & Hietanen, J. K. (2004). Positive facial expressions are recognized faster than negative facial expressions, but why? *Psychological Research*, 69(1-2), 22-29.
<https://doi.org/10.1007/s00426-003-0157-2>
- Leppänen, J. M., Kauppinen, P., Peltola, M. J., & Hietanen, J. K. (2007). Differential electrocortical responses to increasing intensities of fearful and happy emotional expressions. *Brain Research*, 1166, 103-109.
<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.06.060>
- Lin, H., Mueller-Bardorff, M., Mothes-Lasch, M., Buff, C., Brinkmann, L., Miltner, W. H. R., & Straube, T. (2016). Effects of Intensity of Facial Expressions on Amygdalar Activation Independently of Valence. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00646>
- Lin, H., Müller-Bardorff, M., Gathmann, B., Brieke, J., Mothes-Lasch, M., Bruchmann, M., Miltner, W. H. R., & Straube, T. (2020). Stimulus arousal drives amygdalar responses to emotional expressions across sensory modalities. *Scientific Reports*, 10.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-58839-1>
- Lindquist, K. A. (2013). Emotions Emerge from More Basic Psychological Ingredients : A Modern Psychological Constructionist Model. *Emotion Review*, 5(4), 356-368.
<https://doi.org/10.1177/1754073913489750>
- Lindquist, K. A., & Gendron, M. (2013). What's in a Word? Language Constructs Emotion Perception. *Emotion Review*, 5(1), 66-71. <https://doi.org/10.1177/1754073912451351>
- Lindquist, K. A., Gendron, M., Barrett, L. F., & Dickerson, B. C. (2014). Emotion perception, but not affect perception, is impaired with semantic memory loss. *Emotion*, 14(2), 375-387. <https://doi.org/10.1037/a0035293>
- Lindquist, K. A., Wager, T. D., Kober, H., Bliss-Moreau, E., & Barrett, L. F. (2012). The brain basis of emotion : A meta-analytic review. *Behavioral and Brain Sciences*, 35(3), 121-143.
<https://doi.org/10.1017/S0140525X11000446>

- Liu, S., Tan, Q., Han, S., Li, W., Wang, X., Gan, Y., Xu, Q., Zhang, X., & Zhang, L. (2019). The language context effect in facial expressions processing and its mandatory characteristic. *Scientific Reports*, *9*(1), 11045. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47075-x>
- 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>
- Lochy, A., Jacques, C., Maillard, L., Colnat-Coulbois, S., Rossion, B., & Jonas, J. (2018). Selective visual representation of letters and words in the left ventral occipito-temporal cortex with intracerebral recordings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(32), E7595-E7604. <https://doi.org/10.1073/pnas.1718987115>
- Lohse, M., & Overgaard, M. (2019). Emotional priming depends on the degree of conscious experience. *Neuropsychologia*, *128*, 96-102. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.10.028>
- Luck, S. J., Woodman, G. F., & Vogel, E. K. (2000). Event-related potential studies of attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(11), 432-440. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01545-X](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01545-X)
- Lundqvist, D., Flykt, A., & Öhman, A. (1998). The Karolinska Directed Emotional Faces—KDEF (CD ROM). *Stockholm Karolinska Institute, Department of Clinical Neuroscience, Psychology Section. - References—Scientific Research Publishing.* (s. d.).
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.09.018>
- Lynn, S. K., & Salisbury, D. F. (2009). *Attenuated Modulation of the N170 ERP by Facial Expressions in Schizophrenia*. 8.
- Makeig, S., Bell, A. J., Jung, T.-P., & Sejnowski, T. J. (s. d.). *Independent Component Analysis of Electroencephalographic Data*. 7.
- Marchewka, A., Zurawski, Ł., Jednoróg, K., & Grabowska, A. (2014). The Nencki Affective Picture System (NAPS): Introduction to a novel, standardized, wide-range, high-

- quality, realistic picture database. *Behavior Research Methods*, 46(2), 596-610.
<https://doi.org/10.3758/s13428-013-0379-1>
- Markowitsch, H. J. (1999). Differential Contribution of Right and Left Amygdala to Affective Information Processing. *Behavioural Neurology*, 11(4), 233-244.
<https://doi.org/10.1155/1999/180434>
- Martens, U., Trujillo-Barreto, N., & Gruber, T. (2011). Perceiving the tree in the woods : Segregating brain responses to stimuli constituting natural scenes. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 31(48), 17713-17718. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4743-11.2011>
- 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(3), 365-381.
<https://doi.org/10.1037/0022-3514.94.3.365>
- Mather, M. (2007). Emotional arousal and memory binding : An object-based framework. *Perspectives on Psychological Science*, 33-52.
- Matsuda, Y.-T., Fujimura, T., Katahira, K., Okada, M., Ueno, K., Cheng, K., & Okanoya, K. (2013). The implicit processing of categorical and dimensional strategies : An fMRI study of facial emotion perception. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00551>
- Matsumoto, D., Olide, A., Schug, J., Willingham, B., & Callan, M. (2009). Cross-Cultural Judgments of Spontaneous Facial Expressions of Emotion. *Journal of Nonverbal Behavior*, 33(4), 213. <https://doi.org/10.1007/s10919-009-0071-4>
- Mavratzakis, A., Herbert, C., & Walla, P. (2016). Emotional facial expressions evoke faster orienting responses, but weaker emotional responses at neural and behavioural levels compared to scenes : A simultaneous EEG and facial EMG study. *NeuroImage*, 124, 931-946. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.09.065>
- 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. [https://doi.org/10.1016/0168-5597\(85\)90015-2](https://doi.org/10.1016/0168-5597(85)90015-2)

- McKelvie, S. J. (1995). Emotional expression in upside-down faces: Evidence for configurational and componential processing. *The British Journal of Social Psychology*, *34* (Pt 3), 325-334. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8309.1995.tb01067.x>
- Meaux, E., Roux, S., & Batty, M. (2014). Early visual ERPs are influenced by individual emotional skills. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *9*(8), 1089-1098. <https://doi.org/10.1093/scan/nst084>
- Meaux, E., & Vuilleumier, P. (2016). Facing mixed emotions : Analytic and holistic perception of facial emotion expressions engages separate brain networks. *NeuroImage*, *141*, 154-173. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.07.004>
- Meeren, H. K. M., van Heijnsbergen, C. C. R. J., & de Gelder, B. (2005). Rapid perceptual integration of facial expression and emotional body language. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(45), 16518-16523. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507650102>
- Mehrabian, A. (1996). Pleasure-arousal-dominance : A general framework for describing and measuring individual differences in Temperament. *Current Psychology*, *14*(4), 261-292. <https://doi.org/10.1007/BF02686918>
- Meletti, S., Cantalupo, G., Benuzzi, F., Mai, R., Tassi, L., Gasparini, E., Tassinari, C. A., & Nichelli, P. (2012). Fear and happiness in the eyes : An intra-cerebral event-related potential study from the human amygdala. *Neuropsychologia*, *50*(1), 44-54. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.10.020>
- Méndez-Bértolo, C., Moratti, S., Toledano, R., Lopez-Sosa, F., Martínez-Alvarez, R., Mah, Y. H., Vuilleumier, P., Gil-Nagel, A., & Strange, B. A. (2016). A fast pathway for fear in human amygdala. *Nature Neuroscience*, *19*(8), 1041-1049. <https://doi.org/10.1038/nn.4324>
- Mériaux, K., Wartenburger, I., Kazzner, P., Prehn, K., Lammers, C.-H., van der Meer, E., Villringer, A., & Heekeren, H. R. (2006). A neural network reflecting individual differences in cognitive processing of emotions during perceptual decision making. *NeuroImage*, *33*(3), 1016-1027. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.07.031>
- Mermillod, M., Grynberg, D., Pio-Lopez, L., Rychlowska, M., Beffara, B., Harquel, S., Vermeulen, N., Niedenthal, P. M., Duthiel, F., & Droit-Volet, S. (2018). Evidence of Rapid Modulation by Social Information of Subjective, Physiological, and Neural Responses to Emotional Expressions. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2017.00231>

- Milders, M., Hietanen, J. K., Leppänen, J. M., & Braun, M. (2011). Detection of emotional faces is modulated by the direction of eye gaze. *Emotion, 11*(6), 1456-1461. <https://doi.org/10.1037/a0022901>
- Mobbs, D., Weiskopf, N., Lau, H. C., Featherstone, E., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2006). The Kuleshov Effect : The influence of contextual framing on emotional attributions. *Social cognitive and affective neuroscience, 1*(2), 95-106. <https://doi.org/10.1093/scan/nsl014>
- Mondloch, C. J. (2012). Sad or fearful? The influence of body posture on adults' and children's perception of facial displays of emotion. *Journal of Experimental Child Psychology, 111*(2), 180-196. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2011.08.003>
- Morris, J. S., deBonis, M., & Dolan, R. J. (2002). Human Amygdala Responses to Fearful Eyes. *NeuroImage, 17*(1), 214-222. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1220>
- Morris, J. S., Friston, K., Büchel, C., Frith, C., Young, A. W., Calder, A. J., & Dolan, R. (1998). A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain : a journal of neurology, 121* (Pt 1), 47-57.
- Mueller, R., Utz, S., Carbon, C.-C., & Strobach, T. (2020). Face Adaptation and Face Priming as Tools for Getting Insights Into the Quality of Face Space. *Frontiers in Psychology, 11*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.00166>
- Mühlberger, A., Wieser, M. J., Gerdes, A. B. M., Frey, M. C. M., Weyers, P., & Pauli, P. (2011). Stop looking angry and smile, please : Start and stop of the very same facial expression differentially activate threat- and reward-related brain networks. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, 6*(3), 321-329. <https://doi.org/10.1093/scan/nsq039>
- Müller-Bardorff, M., Bruchmann, M., Mothes-Lasch, M., Zwitserlood, P., Schlossmacher, I., Hofmann, D., Miltner, W., & Straube, T. (2018). Early brain responses to affective faces : A simultaneous EEG-fMRI study. *NeuroImage, 178*, 660-667. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.05.081>
- Müller-Bardorff, M., Schulz, C., Peterburs, J., Bruchmann, M., Mothes-Lasch, M., Miltner, W., & Straube, T. (2016). Effects of emotional intensity under perceptual load : An event-related potentials (ERPs) study. *Biological Psychology, 117*, 141-149. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2016.03.006>

- Munn, N. L. (1940). The effect of knowledge of the situation upon judgment of emotion from facial expressions. *The Journal of Abnormal and Social Psychology*, 35(3), 324-338. <https://doi.org/10.1037/h0063680>
- Murphy, F. C., Nimmo-Smith, I., & Lawrence, A. D. (2003). Functional neuroanatomy of emotions : A meta-analysis. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 3(3), 207-233. <https://doi.org/10.3758/CABN.3.3.207>
- Murphy, S. T., & Zajonc, R. B. (1993). Affect, cognition, and awareness : Affective priming with optimal and suboptimal stimulus exposures. *Journal of Personality and Social Psychology*, 64(5), 723-739. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.64.5.723>
- Murray, R. J., Brosch, T., & Sander, D. (2014). The functional profile of the human amygdala in affective processing : Insights from intracranial recordings. *Cortex*, 60, 10-33. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.06.010>
- Neath-Tavares, K. N., & Itier, R. J. (2016). Neural processing of fearful and happy facial expressions during emotion-relevant and emotion-irrelevant tasks : A fixation-to-feature approach. *Biological Psychology*, 119, 122-140. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2016.07.013>
- Neely, J. H. (1991). Semantic priming effects in visual word recognition : A selective review of current findings and theories. In *Basic processes in reading : Visual word recognition* (p. 264-336). Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Nelson, N. L., & Russell, J. A. (2013). Universality revisited. *Emotion Review*, 5(1), 8-15. <https://doi.org/10.1177/1754073912457227>
- Neta, M., Davis, F. C., & Whalen, P. J. (2011). Valence resolution of ambiguous facial expressions using an emotional oddball task. *Emotion*, 11(6), 1425-1433. <https://doi.org/10.1037/a0022993>
- Niedenthal, P. M., Halberstadt, J. B., Margolin, J., & Innes-Ker, Å. H. (2000). Emotional state and the detection of change in facial expression of emotion. *European Journal of Social Psychology*, 30(2), 211-222. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0992\(200003/04\)30:2<211::AID-EJSP988>3.0.CO;2-3](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0992(200003/04)30:2<211::AID-EJSP988>3.0.CO;2-3)
- Niu, Y., Todd, R., & Anderson, A. K. (2012). Affective salience can reverse the effects of stimulus-driven salience on eye movements in complex scenes. *Frontiers in Psychology*, 3. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00336>

- Nook, E. C., Lindquist, K. A., & Zaki, J. (2015). A new look at emotion perception : Concepts speed and shape facial emotion recognition. *Emotion (Washington, D.C.)*, *15*(5), 569-578. <https://doi.org/10.1037/a0039166>
- 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. <https://doi.org/10.1167/15.6.4>
- Ohman, A., & Mineka, S. (2001). Fears, phobias, and preparedness : Toward an evolved module of fear and fear learning. *Psychological Review*, *108*(3), 483-522. <https://doi.org/10.1037/0033-295x.108.3.483>
- Ortony A, Clore G. Can an appraisal model be compatible with psychological constructionism? In: Barrett LF, Russell JA, editors. *The psychological construction of emotion*. New York: Guilford; 2015. pp. 305–333.
- Ortony, A., Clore, G. L., & Collins, A. (1988). *The cognitive structure of emotions*. New York: Cambridge University Press.
- Osgood, C. E. (1962). Studies on the generality of affective meaning systems. *American Psychologist*, *17*(1), 10-28. <https://doi.org/10.1037/h0045146>
- Oya, H., Kawasaki, H., Howard, M. A., & Adolphs, R. (2002). Electrophysiological Responses in the Human Amygdala Discriminate Emotion Categories of Complex Visual Stimuli. *Journal of Neuroscience*, *22*(21), 9502-9512. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.22-21-09502.2002>
- Palermo, R., & Coltheart, M. (2004). Photographs of facial expression : Accuracy, response times, and ratings of intensity. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *36*(4), 634-638. <https://doi.org/10.3758/BF03206544>
- Palermo, R., Willis, M. L., Rivolta, D., McKone, E., Wilson, C. E., & Calder, A. J. (2011). Impaired holistic coding of facial expression and facial identity in congenital prosopagnosia. *Neuropsychologia*, *49*(5), 1226-1235. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.02.021>
- Paulmann, S., & Pell, M. D. (2010). Contextual influences of emotional speech prosody on face processing : How much is enough? *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *10*(2), 230-242. <https://doi.org/10.3758/CABN.10.2.230>

- Pessoa, L., & Adolphs, R. (2010). Emotion processing and the amygdala : From a « low road » to « many roads » of evaluating biological significance. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(11), 773-782. <https://doi.org/10.1038/nrn2920>
- Pessoa, L., Japee, S., Sturman, D., & Ungerleider, L. G. (2006). Target Visibility and Visual Awareness Modulate Amygdala Responses to Fearful Faces. *Cerebral Cortex*, 16(3), 366-375. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhi115>
- Phelps, E. A., & LeDoux, J. E. (2005). Contributions of the Amygdala to Emotion Processing : From Animal Models to Human Behavior. *Neuron*, 48(2), 175-187. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.09.025>
- Philippi, C. L., Mehta, S., Grabowski, T., Adolphs, R., & Rudrauf, D. (2009). Damage to Association Fiber Tracts Impairs Recognition of the Facial Expression of Emotion. *The Journal of Neuroscience*, 29(48), 15089-15099. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0796-09.2009>
- Phillips, L. H., Channon, S., Tunstall, M., Hedenstrom, A., & Lyons, K. (2008). The role of working memory in decoding emotions. *Emotion*, 8(2), 184-191. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.8.2.184>
- Pizzagalli, D. A., Sherwood, R. J., Henriques, J. B., & Davidson, R. J. (2005). Frontal Brain Asymmetry and Reward Responsiveness : A Source-Localization Study. *Psychological Science*, 16(10), 805-813. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2005.01618.x>
- Pizzagalli, D., Regard, M., & Lehmann, D. (1999). Rapid emotional face processing in the human right and left brain hemispheres : An ERP study. *NeuroReport*, 10(13), 2691–2698.
- Plutchik, R. (1970). Emotions, evolution, and adaptative processes. In M.B. Arnold (Ed.), *Feelings and emotions* (pp.3-24). New York : Academic Press. DOI : 10.1016/B978-0-12
- Plutchik, R. (1980). A general psychoevolutionary theory of emotion. In R. Plutchick "St H. Kellerman (Eds.), *Emotions, theory, research, and experience : Theories of emotions* (Vol. 1, pp. 3-34). New York : Academic Press. DOI : 10.1016/B978-0-12-557013.50007-7
- Plutchik, R. (1984). Emotions: A general psychoevolutionary theory. In R. Scherer & P. Ekman (Eds.), *Approches to emotion*. Hillsdale,NJ : Lawrence Erlbaum Associates. DOI : 10.1016/B978-0-12-558701-3.50007-7
- Poncet, F., Baudouin, J.-Y., Dzhelyova, M. P., Rossion, B., & Leleu, A. (2019). Rapid and automatic discrimination between facial expressions in the human brain.

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

- Posner, J., Russell, J. A., Gerber, A., Gorman, D., Colibazzi, T., Yu, S., Wang, Z., Kangarlu, A., Zhu, H., & Peterson, B. S. (2009). The neurophysiological bases of emotion : An fMRI study of the affective circumplex using emotion-denoting words. *Human Brain Mapping, 30*(3), 883-895. <https://doi.org/10.1002/hbm.20553>
- Posner, J., Russell, J. A., & Peterson, B. S. (2005). The circumplex model of affect : An integrative approach to affective neuroscience, cognitive development, and psychopathology. *Development and psychopathology, 17*(3), 715-734. <https://doi.org/10.1017/S0954579405050340>
- Pourtois, G., de Gelder, B., Vroomen, J., Rossion, B., & Crommelinck, M. (2000). The time-course of intermodal binding between seeing and hearing affective information. *Neuroreport, 11*(6), 1329-1333. <https://doi.org/10.1097/00001756-200004270-00036>
- Pourtois, Gilles, Grandjean, D., Sander, D., & Vuilleumier, P. (2004). Electrophysiological Correlates of Rapid Spatial Orienting Towards Fearful Faces. *Cerebral Cortex, 14*(6), 619-633. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh023>
- Pourtois, Gilles, 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. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21404>
- Prazak, E. R., & Burgund, E. D. (2014). Keeping it real : Recognizing expressions in real compared to schematic faces. *Visual Cognition, 22*(5), 737-750. <https://doi.org/10.1080/13506285.2014.914991>
- Preuschoft, S., & van Hooff, J. A. R. A. M. (1997). *The social function of « smile » and « laughter » : Variations across primate species and societies* (p. 190). Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Prkachin, G. C. (2003). The effects of orientation on detection and identification of facial expressions of emotion. *British Journal of Psychology (London, England: 1953), 94*(Pt 1), 45-62. <https://doi.org/10.1348/000712603762842093>
- Pujol, J., Harrison, B. J., Ortiz, H., Deus, J., Soriano-Mas, C., López-Solà, M., Yücel, M., Perich, X., & Cardoner, N. (2009). Influence of the fusiform gyrus on amygdala response to

- emotional faces in the non-clinical range of social anxiety. *Psychological Medicine*, 39(07), 1177. <https://doi.org/10.1017/S003329170800500X>
- Rajhans, P., Jessen, S., Missana, M., & Grossmann, T. (2016). Putting the face in context : Body expressions impact facial emotion processing in human infants. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 19, 115-121. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2016.01.004>
- Recio, G., Schacht, A., & Sommer, W. (2013). Classification of dynamic facial expressions of emotion presented briefly. *Cognition & Emotion*, 27(8), 1486-1494. <https://doi.org/10.1080/02699931.2013.794128>
- Recio, G., Schacht, A., & Sommer, W. (2014). Recognizing dynamic facial expressions of emotion : Specificity and intensity effects in event-related brain potentials. *Biological Psychology*, 96, 111-125. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.12.003>
- Recio, G., Sommer, W., & Schacht, A. (2011). Electrophysiological correlates of perceiving and evaluating static and dynamic facial emotional expressions. *Brain Research*, 1376, 66-75. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.12.041>
- Recio, G., Wilhelm, O., Sommer, W., & Hildebrandt, A. (2017). Are event-related potentials to dynamic facial expressions of emotion related to individual differences in the accuracy of processing facial expressions and identity? *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 17(2), 364-380. <https://doi.org/10.3758/s13415-016-0484-6>
- Regan, D. (1966). Some characteristics of average steady-state and transient responses evoked by modulated light. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 20(3), 238-248. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(66\)90088-5](https://doi.org/10.1016/0013-4694(66)90088-5)
- Regan, D. (1989). *Human Brain Electrophysiology: Evoked Potentials and Evoked Magnetic Fields in Science and Medicine*. New York: Elsevier.
- Rellecke, J., Palazova, M., Sommer, W., & Schacht, A. (2011). On the automaticity of emotion processing in words and faces : Event-related brain potentials evidence from a superficial task. *Brain and Cognition*, 77(1), 23-32. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2011.07.001>
- Rellecke, J., Sommer, W., & Schacht, A. (2012). Does processing of emotional facial expressions depend on intention? Time-resolved evidence from event-related brain potentials. *Biological Psychology*, 90(1), 23-32. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2012.02.002>

- Reschke, P. J., Knothe, J. M., Lopez, L. D., & Walle, E. A. (2018). Putting “context” in context : The effects of body posture and emotion scene on adult categorizations of disgust facial expressions. *Emotion, 18*(1), 153-158. <https://doi.org/10.1037/emo0000350>
- Richoz, A.-R., Lao, J., Pascalis, O., & Caldara, R. (2018). Tracking the recognition of static and dynamic facial expressions of emotion across the life span. *Journal of Vision, 18*(9), 5. <https://doi.org/10.1167/18.9.5>
- Righart, R., & de Gelder, B. (2006). Context influences early perceptual analysis of faces—An electrophysiological study. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 16*(9), 1249-1257. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhj066>
- 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*(3), 270-278. <https://doi.org/10.1093/scan/nsn021>
- Righart, R., & de Gelder, B. (2008b). Recognition of facial expressions is influenced by emotional scene gist. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience, 8*(3), 264-272.
- Riley, J. D., Fling, B. W., Cramer, S. C., & Lin, J. J. (2015). Altered organization of face-processing networks in temporal lobe epilepsy. *Epilepsia, 56*(5), 762-771. <https://doi.org/10.1111/epi.12976>
- Rodger, H., Vizioli, L., Ouyang, X., & Caldara, R. (2015). Mapping the development of facial expression recognition. *Developmental Science, 18*(6), 926-939. <https://doi.org/10.1111/desc.12281>
- Rossion, B. (2009). Distinguishing the cause and consequence of face inversion : The perceptual field hypothesis. *Acta Psychologica, 132*(3), 300-312. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2009.08.002>
- Rossion, B. (2013). The composite face illusion : A whole window into our understanding of holistic face perception. *Visual Cognition, 21*(2), 139-253. <https://doi.org/10.1080/13506285.2013.772929>
- Rossion, B. (2014). Understanding face perception by means of human electrophysiology. *Trends in Cognitive Sciences, 18*(6), 310-318. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.02.013>
- Rossion, B., & Boremanse, A. (2011). Robust sensitivity to facial identity in the right human occipito-temporal cortex as revealed by steady-state visual-evoked potentials. *Journal of Vision, 11*(2), 16-16. <https://doi.org/10.1167/11.2.16>

- Rossion, B., & Caharel, S. (2011). ERP evidence for the speed of face categorization in the human brain : Disentangling the contribution of low-level visual cues from face perception. *Vision Research*, 51(12), 1297-1311. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.04.003>
- Rossion, B., Dricot, L., Devolder, A., Bodart, J.-M., Crommelinck, M., Gelder, B. de, & Zoontjes, R. (2000). Hemispheric Asymmetries for Whole-Based and Part-Based Face Processing in the Human Fusiform Gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(5), 793-802. <https://doi.org/10.1162/089892900562606>
- Rossion, B., Dricot, L., Goebel, R., & Busigny, T. (2011). Holistic Face Categorization in Higher Order Visual Areas of the Normal and Prosopagnosic Brain : Toward a Non-Hierarchical View of Face Perception. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00225>
- Rossion, B., & Gauthier, I. (2002). How Does the Brain Process Upright and Inverted Faces? *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 1(1), 63-75. <https://doi.org/10.1177/1534582302001001004>
- Rossion, B., & Jacques, C. (2008). Does physical interstimulus variance account for early electrophysiological face sensitive responses in the human brain? Ten lessons on the N170. *NeuroImage*, 39(4), 1959-1979. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.10.011>
- Rossion, B., Jacques, C., & Jonas, J. (2018). Mapping face categorization in the human ventral occipitotemporal cortex with direct neural intracranial recordings : Intracranial mapping of face categorization. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1426(1), 5-24. <https://doi.org/10.1111/nyas.13596>
- Rossion, B., Retter, T. L., & Liu-Shuang, J. (2020). Understanding human individuation of unfamiliar faces with oddball fast periodic visual stimulation and electroencephalography. *European Journal of Neuroscience*, ejn.14865. <https://doi.org/10.1111/ejn.14865>
- 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), 18-18. <https://doi.org/10.1167/15.1.18>

- Rozin, P., Lowery, L., & Ebert, R. (1994). Varieties of disgust faces and the structure of disgust. *Journal of Personality and Social Psychology*, 66(5), 870-881. <https://doi.org/10.1037//0022-3514.66.5.870>
- Russell, J. A., & Barrett, L. F. (1999). Core affect, prototypical emotional episodes, and other things called emotion : Dissecting the elephant. *Journal of Personality and Social Psychology*, 76(5), 805-819. <https://doi.org/10.1037//0022-3514.76.5.805>
- Russell, James A. (1980). A circumplex model of affect. *Journal of Personality and Social Psychology*, 39(6), 1161-1178. <https://doi.org/10.1037/h0077714>
- Russell, James A. (1983). Pancultural aspects of the human conceptual organization of emotions. *Journal of Personality and Social Psychology*, 45(6), 1281-1288. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.45.6.1281>
- Russell, James A. (1994). Is there universal recognition of emotion from facial expression? A review of the cross-cultural studies. *Psychological Bulletin*, 115(1), 102-141. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.115.1.102>
- Russell, James A. (2003). Core affect and the psychological construction of emotion. *Psychological Review*, 110(1), 145-172. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.110.1.145>
- Russell, James A., Bachorowski, J.-A., & Fernández-Dols, J.-M. (2003). Facial and Vocal Expressions of Emotion. *Annual Review of Psychology*, 54(1), 329-349. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.54.101601.145102>
- Russell, J.A., Lewicka, M., & Niit, T. (1989). A Cross-Cultural Study of a Circumplex Model of Affect. *Journal of Personality and Social Psychology*, 57(5), 848-856
- Rutishauser, U., Tudusciuc, O., Neumann, D., Mamelak, A. N., Heller, A. C., Ross, I. B., Philpott, L., Sutherling, W. W., & Adolphs, R. (2011). Single-Unit Responses Selective for Whole Faces in the Human Amygdala. *Current biology : CB*, 21(19), 1654-1660. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.035>
- Sabatinelli, D., Fortune, E. E., Li, Q., Siddiqui, A., Krafft, C., Oliver, W. T., Beck, S., & Jeffries, J. (2011). Emotional perception : Meta-analyses of face and natural scene processing. *NeuroImage*, 54(3), 2524-2533. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.10.011>
- Sabatinelli, D., & Frank, D. W. (2019). Assessing the Primacy of Human Amygdala-Inferotemporal Emotional Scene Discrimination with Rapid Whole-Brain fMRI. *Neuroscience*, 406, 212-224. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.03.001>

- Sabatinelli, D., Lang, P. J., Bradley, M. M., Costa, V. D., & Keil, A. (2009). The Timing of Emotional Discrimination in Human Amygdala and Ventral Visual Cortex. *The Journal of Neuroscience*, 29(47), 14864-14868. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3278-09.2009>
- Sadr, J., Jarudi, I., & Sinha, P. (2003). The Role of Eyebrows in Face Recognition. *Perception*, 32(3), 285-293. <https://doi.org/10.1068/p5027>
- 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(3), 470-480. <https://doi.org/10.1080/09541440600757426>
- Sasson, N. J., Pinkham, A. E., Weittenhiller, L. P., Faso, D. J., & Simpson, C. (2016). Context Effects on Facial Affect Recognition in Schizophrenia and Autism: Behavioral and Eye-Tracking Evidence. *Schizophrenia Bulletin*, 42(3), 675-683. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbv176>
- Sato, W., Kochiyama, T., & Uono, S. (2015). Spatiotemporal neural network dynamics for the processing of dynamic facial expressions. *Scientific Reports*, 5(1). <https://doi.org/10.1038/srep12432>
- Sato, W., Kochiyama, T., Uono, S., Sawada, R., Kubota, Y., Yoshimura, S., & Toichi, M. (2019). Widespread and lateralized social brain activity for processing dynamic facial expressions. *Human Brain Mapping*, 40(13), 3753-3768. <https://doi.org/10.1002/hbm.24629>
- Sato, W., Kochiyama, T., & Yoshikawa, S. (2011). The inversion effect for neutral and emotional facial expressions on amygdala activity. *Brain Research*, 1378, 84-90. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.12.082>
- Sato, W., Kochiyama, T., Yoshikawa, S., Naito, E., & Matsumura, M. (2004). Enhanced neural activity in response to dynamic facial expressions of emotion: An fMRI study. *Cognitive Brain Research*, 20(1), 81-91. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2004.01.008>
- Sato, W., & Yoshikawa, S. (2004). BRIEF REPORT The dynamic aspects of emotional facial expressions. *Cognition & Emotion*, 18(5), 701-710. <https://doi.org/10.1080/02699930341000176>

- Sauer, A., Mothes-Lasch, M., Miltner, W. H. R., & Straube, T. (2014). Effects of gaze direction, head orientation and valence of facial expression on amygdala activity. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *9*(8), 1246-1252. <https://doi.org/10.1093/scan/nst100>
- Schiltz, C., Dricot, L., Goebel, R., & Rossion, B. (2010). Holistic perception of individual faces in the right middle fusiform gyrus as evidenced by the composite face illusion. *Journal of Vision*, *10*(2), 25-25. <https://doi.org/10.1167/10.2.25>
- Schiltz, C., & Rossion, B. (2006). Faces are represented holistically in the human occipito-temporal cortex. *NeuroImage*, *32*(3), 1385-1394. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.037>
- Schulte Holthausen, B., Habel, U., Kellermann, T., Schelenz, P. D., Schneider, F., Christopher Edgar, J., Turetsky, B. I., & Regenbogen, C. (2016). Task-irrelevant fear enhances amygdala-FFG inhibition and decreases subsequent face processing. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *11*(9), 1440-1448. <https://doi.org/10.1093/scan/nsw054>
- Schupp, H. T., Öhman, A., Junghöfer, M., Weike, A. I., Stockburger, J., & Hamm, A. O. (2004). The Facilitated Processing of Threatening Faces : An ERP Analysis. *Emotion*, *4*(2), 189-200. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.4.2.189>
- Schurigin, 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), 14-14. <https://doi.org/10.1167/14.13.14>
- Schwartz, C. E., Wright, C. I., Shin, L. M., Kagan, J., Whalen, P. J., McMullin, K. G., & Rauch, S. L. (2003). Differential amygdalar response to novel versus newly familiar neutral faces : A functional MRI probe developed for studying inhibited temperament. *Biological Psychiatry*, *53*(10), 854-862. [https://doi.org/10.1016/S0006-3223\(02\)01906-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3223(02)01906-6)
- Schwarz, K. A., Wieser, M. J., Gerdes, A. B. M., 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*(4), 438-445. <https://doi.org/10.1093/scan/nss013>
- Schyns, P. G., Bonnar, L., & Gosselin, F. (2002). Show me the features ! Understanding recognition from the use of visual information. *Psychological Science*, *13*(5), 402-409. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00472>

- Schyns, P. G., Petro, L. S., & Smith, M. L. (2007). Dynamics of Visual Information Integration in the Brain for Categorizing Facial Expressions. *Current Biology*, 17(18), 1580-1585. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.08.048>
- Sergent, J. (1982). About face : Left-hemisphere involvement in processing physiognomies. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 8(1), 1-14. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.8.1.1>
- Sergent, J. (1988). Face perception and the right hemisphere. In *Thought without language* (p. 108-131). Clarendon Press/Oxford University Press.
- Sergent, J., Ohta, S., & Macdonald, B. (1992). FUNCTIONAL NEUROANATOMY OF FACE AND OBJECT PROCESSING A POSITRON EMISSION TOMOGRAPHY STUDY. *Brain*, 115(1), 15-36. <https://doi.org/10.1093/brain/115.1.15>
- Sergerie, K., Chochol, C., & Armony, J. L. (2008). The role of the amygdala in emotional processing : A quantitative meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 32(4), 811-830. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.12.002>
- Shariff, A. F., & Tracy, J. L. (2011). What Are Emotion Expressions For? *Current Directions in Psychological Science*, 20(6), 395-399. <https://doi.org/10.1177/09637214111424739>
- Shiota, M. N., Keltner, D., & Mossman, A. (2007). The nature of awe : Elicitors, appraisals, and effects on self-concept. *Cognition and Emotion*, 21(5), 944-963. <https://doi.org/10.1080/02699930600923668>
- Siegel, E. H., Sands, M. K., Van den Noortgate, W., Condon, P., Chang, Y., Dy, J., Quigley, K. S., & Barrett, L. F. (2018). Emotion fingerprints or emotion populations? A meta-analytic investigation of autonomic features of emotion categories. *Psychological Bulletin*, 144(4), 343-393. <https://doi.org/10.1037/bul0000128>
- Sifneos, P. E. (1973). The prevalence of « alexithymic » characteristics in psychosomatic patients. *Psychotherapy and Psychosomatics*, 22(2-6), 255-262. <https://doi.org/10.1159/000286529>
- Simon, D., Craig, K. D., Gosselin, F., Belin, P., & Rainville, P. (2008). Recognition and discrimination of prototypical dynamic expressions of pain and emotions: *Pain*, 135(1), 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.pain.2007.05.008>

- Skuk, V. G., & Schweinberger, S. R. (2013). Adaptation Aftereffects in Vocal Emotion Perception Elicited by Expressive Faces and Voices. *PLoS ONE*, 8(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081691>
- Smith, F. W., & Schyns, P. G. (2009). Smile Through Your Fear and Sadness : Transmitting and Identifying Facial Expression Signals Over a Range of Viewing Distances. *Psychological Science*, 20(10), 1202-1208. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02427.x>
- Smith, M. L., Cottrell, G. W., Gosselin, F., & Schyns, P. G. (2005). Transmitting and Decoding Facial Expressions. *Psychological Science*, 16(3), 184-189. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2005.00801.x>
- Smith, N. K., Cacioppo, J. T., Larsen, J. T., & Chartrand, T. L. (2003). May I have your attention, please : Electrocortical responses to positive and negative stimuli. *Neuropsychologia*, 41(2), 171-183.
- Snowden, J. S., Goulding, P. J., & Neary, D. (1989). Semantic dementia : A form of circumscribed cerebral atrophy. *Behavioural Neurology*, 2(3), 167-182.
- Stacchi, L., Ramon, M., Lao, J., & Caldara, R. (2019). Neural Representations of Faces Are Tuned to Eye Movements. *The Journal of Neuroscience*, 39(21), 4113-4123. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2968-18.2019>
- Streit, M., Ioannides, A. A., Liu, L., Wölwer, W., Dammers, J., Gross, J., Gaebel, W., & Müller-Gärtner, H.-W. (1999). Neurophysiological correlates of the recognition of facial expressions of emotion as revealed by magnetoencephalography. *Cognitive Brain Research*, 7(4), 481-491. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(98\)00048-2](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(98)00048-2)
- Sun, L., Ren, J., & He, W. (2017). Neural correlates of facial expression processing during a detection task : An ERP study. *PLOS ONE*, 12(3), e0174016. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174016>
- Surguladze, S. A., Brammer, M. J., Young, A. W., Andrew, C., Travis, M. J., Williams, S. C. R., & Phillips, M. L. (2003). A preferential increase in the extrastriate response to signals of danger. *NeuroImage*, 19(4), 1317-1328. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00085-5)
- Susskind, J. M., & Anderson, A. K. (2008). Facial expression form and function. *Communicative & Integrative Biology*, 1(2), 148-149. <https://doi.org/10.4161/cib.1.2.6999>
- Talairach, J., & Bancaud, J. (1973). Stereotaxic Approach to Epilepsy. *Progress in Neurological Surgery*, 5, 297-354. <https://doi.org/10.1159/000394343>

- Tanaka, J. W., & Farah, M. J. (1993). Parts and wholes in face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A: Human Experimental Psychology*, 46A(2), 225-245. <https://doi.org/10.1080/14640749308401045>
- Tanaka, J. W., Kaiser, M. D., Butler, S., & Le Grand, R. (2012). Mixed emotions : Holistic and analytic perception of facial expressions. *Cognition & Emotion*, 26(6), 961-977. <https://doi.org/10.1080/02699931.2011.630933>
- Teufel, C., Westlake, M. F., Fletcher, P. C., & von dem Hagen, E. (2019). A hierarchical model of social perception : Psychophysical evidence suggests late rather than early integration of visual information from facial expression and body posture. *Cognition*, 185, 131-143. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2018.12.012>
- Theurel, A., Witt, A., Malsert, J., Lejeune, F., Fiorentini, C., Barisnikov, K., & Gentaz, E. (2016). The integration of visual context information in facial emotion recognition in 5- to 15-year-olds. *Journal of Experimental Child Psychology*, 150, 252-271. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2016.06.004>
- Thom, N., Knight, J., Dishman, R., Sabatinelli, D., Johnson, D. C., & Clementz, B. (2014). Emotional scenes elicit more pronounced self-reported emotional experience and greater EPN and LPP modulation when compared to emotional faces. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 14(2), 849-860. <https://doi.org/10.3758/s13415-013-0225-z>
- Tobin, A., Favelle, S., & Palermo, R. (2016). Dynamic facial expressions are processed holistically, but not more holistically than static facial expressions. *Cognition and Emotion*, 30(6), 1208-1221. <https://doi.org/10.1080/02699931.2015.1049936>
- Thomkins, S.S. (1962). Affect, imagery, consciousness, Vol. 1. *The positives affects*. New York : Springer. DOI : 10.1037/14351-000
- Thomkins, S.S. (1963). Affect, imagery, consciousness, Vol. 2. *The positives affects*. New York : Springer.
- Thomkins, S.S. (1980). Affect as amplification : Some modifications in theory. In R. Plutchik & H. Kellerman (Eds.), *Emotion, theory, research, and experience : Theories of emotions* (Vol. 1, pp. 141-165). New-York : Academic Press. DOI : 10.16/B978-0-12-5587013.50012-0
- Tong, E. M. W. (2015). Differentiation of 13 positive emotions by appraisals. *Cognition & Emotion*, 29(3), 484-503. <https://doi.org/10.1080/02699931.2014.922056>

- Tottenham, N., Tanaka, J. W., Leon, A. C., McCarry, T., Nurse, M., Hare, T. A., Marcus, D. J., Westerlund, A., Casey, B., & Nelson, C. (2009). The NimStim set of facial expressions : Judgments from untrained research participants. *Psychiatry Research, 168*(3), 242-249. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2008.05.006>
- Touroutoglou, A., Bickart, K. C., Barrett, L. F., & Dickerson, B. C. (2014). Amygdala task-evoked activity and task-free connectivity independently contribute to feelings of arousal. *Human Brain Mapping, 35*(10), 5316-5327. <https://doi.org/10.1002/hbm.22552>
- Tracy, J. L., & Robins, R. W. (2004). Show your pride : Evidence for a discrete emotion expression. *Psychological Science, 15*(3), 194-197. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2004.01503008.x>
- Tracy, J. L., & Robins, R. W. (2008). The automaticity of emotion recognition. *Emotion, 8*(1), 81-95. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.8.1.81>
- Trautmann, S. A., Fehr, T., & Herrmann, M. (2009). Emotions in motion : Dynamic compared to static facial expressions of disgust and happiness reveal more widespread emotion-specific activations. *Brain Research, 1284*, 100-115. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.05.075>
- Tsuchiya, N., Kawasaki, H., Oya, H., Howard, M. A., & Adolphs, R. (2008). Decoding Face Information in Time, Frequency and Space from Direct Intracranial Recordings of the Human Brain. *PLoS ONE, 3*(12), e3892. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003892>
- Tsuchiya, N., Moradi, F., Felsen, C., Yamazaki, M., & Adolphs, R. (2009). Intact rapid detection of fearful faces in the absence of the amygdala. *Nature Neuroscience, 12*(10), 1224-1225. <https://doi.org/10.1038/nn.2380>
- Turano, M. T., Lao, J., Richoz, A.-R., Lissa, P. de, Degosciu, S. B. A., Viggiano, M. P., & Caldara, R. (2017). Fear boosts the early neural coding of faces. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, 12*(12), 1959-1971. <https://doi.org/10.1093/scan/nsx110>
- 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 Disorders, 49*(11), 4658-4673. <https://doi.org/10.1007/s10803-019-04172-0>
- 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. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(01\)00328-2](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00328-2)

- Vuilleumier, P., & Pourtois, G. (2007). Distributed and interactive brain mechanisms during emotion face perception : Evidence from functional neuroimaging. *Neuropsychologia*, 45(1), 174-194. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.06.003>
- Vuilleumier, P., Richardson, M. P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2004). Distant influences of amygdala lesion on visual cortical activation during emotional face processing. *Nature Neuroscience*, 7(11), 1271-1278. <https://doi.org/10.1038/nn1341>
- 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. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21366>
- Wagemans, J., Feldman, J., Gepshtein, S., Kimchi, R., Pomerantz, J. R., van der Helm, P. A., & van Leeuwen, C. (2012). A century of Gestalt psychology in visual perception: II. Conceptual and theoretical foundations. *Psychological Bulletin*, 138(6), 1218–1252.
- Watson, R., Latinus, M., Noguchi, T., Garrod, O., Crabbe, F., & Belin, P. (2014). Crossmodal Adaptation in Right Posterior Superior Temporal Sulcus during Face–Voice Emotional Integration. *Journal of Neuroscience*, 34(20), 6813-6821. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4478-13.2014>
- Webster, M. A., Kaping, D., Mizokami, Y., & Duhamel, P. (2004). Adaptation to natural facial categories. *Nature*, 428(6982), 557-561. <https://doi.org/10.1038/nature02420>
- Wegrzyn, M., Riehle, M., Labudda, K., Woermann, F., Baumgartner, F., Pollmann, S., Bien, C. G., & Kissler, J. (2015). Investigating the brain basis of facial expression perception using multi-voxel pattern analysis. *Cortex*, 69, 131-140. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.05.003>
- Wegrzyn, M., Vogt, M., Kireclioglu, B., Schneider, J., & Kissler, J. (2017). Mapping the emotional face. How individual face parts contribute to successful emotion recognition. *PLOS ONE*, 12(5), e0177239. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177239>
- Werheid, K., Alpay, G., Jentsch, I., & Sommer, W. (2005). Priming emotional facial expressions as evidenced by event-related brain potentials. *International Journal of Psychophysiology*, 55(2), 209-219. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2004.07.006>
- Whalen, P. J., Kagan, J., Cook, R. G., Davis, F. C., Kim, H., Polis, S., McLaren, D. G., Somerville, L. H., McLean, A. A., Maxwell, J. S., & Johnstone, T. (2004). Human amygdala

- responsivity to masked fearful eye whites. *Science (New York, N.Y.)*, 306(5704), 2061.
<https://doi.org/10.1126/science.1103617>
- Whalen, P. J., Raila, H., Bennett, R., Mattek, A., Brown, A., Taylor, J., van Tiegheem, M., Tanner, A., Miner, M., & Palmer, A. (2013). Neuroscience and Facial Expressions of Emotion : The Role of Amygdala–Prefrontal Interactions. *Emotion Review*, 5(1), 78-83.
<https://doi.org/10.1177/1754073912457231>
- Wheatley, T., Weisberg, J., Beauchamp, M. S., & Martin, A. (2005). Automatic Priming of Semantically Related Words Reduces Activity in the Fusiform Gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(12), 1871-1885.
<https://doi.org/10.1162/089892905775008689>
- Williams, M. A., McGlone, F., Abbott, D. F., & Mattingley, J. B. (2005). Differential amygdala responses to happy and fearful facial expressions depend on selective attention. *NeuroImage*, 24(2), 417-425. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.08.017>
- Wyczesany, M., Capotosto, P., Zappasodi, F., & Prete, G. (2018). Hemispheric asymmetries and emotions : Evidence from effective connectivity. *Neuropsychologia*, 121, 98-105.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.10.007>
- Xiao, R., Li, X., Li, L., & Wang, Y. (2016). Can We Distinguish Emotions from Faces? Investigation of Implicit and Explicit Processes of Peak Facial Expressions. *Frontiers in Psychology*, 7.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01330>
- Xu, Q., Yang, Y., Tan, Q., & Zhang, L. (2017). Facial Expressions in Context : Electrophysiological Correlates of the Emotional Congruency of Facial Expressions and Background Scenes. *Frontiers in Psychology*, 8, 2175. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.02175>
- Xu, Q., Yang, Y., Zhang, E., Qiao, F., Lin, W., & Liang, N. (2015). Emotional conflict in facial expression processing during scene viewing : An ERP study. *Brain Research*, 1608, 138-146. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.02.047>
- Yamashita, Y., Fujimura, T., Katahira, K., Honda, M., Okada, M., & Okanoya, K. (2016). Context sensitivity in the detection of changes in facial emotion. *Scientific Reports*, 6(1).
<https://doi.org/10.1038/srep27798>
- Yin, R. K. (1969). Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology*, 81(1), 141-145. <https://doi.org/10.1037/h0027474>
- Yitzhak, N., Gilaie-Dotan, S., & Aviezer, H. (2018). The contribution of facial dynamics to subtle expression recognition in typical viewers and developmental visual agnosia.

<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.04.035>

- Young, A. W., Hellawell, D., & Hay, D. C. (1987). Configurational information in face perception. *Perception, 16*(6), 747-759. <https://doi.org/10.1068/p160747>
- Yovel, G., & Kanwisher, N. (2005). The neural basis of the behavioral face-inversion effect. *Current Biology: CB, 15*(24), 2256-2262. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.10.072>
- Zajonc, R. B. (1980). Feeling and thinking: Preferences need no inferences. *American Psychologist, 35*(2), 151-175. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.35.2.151>
- Zemon, V., & Ratliff, F. (1984). Intermodulation components of the visual evoked potential: Responses to lateral and superimposed stimuli. *Biological Cybernetics, 50*(6), 401-408. <https://doi.org/10.1007/BF00335197>
- Zhang, J., Li, X., Song, Y., & Liu, J. (2012). The Fusiform Face Area Is Engaged in Holistic, Not Parts-Based, Representation of Faces. *PLOS ONE, 7*(7), e40390. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040390>
- Zhao, K., Zhao, J., Zhang, M., Cui, Q., & Fu, X. (2017). Neural Responses to Rapid Facial Expressions of Fear and Surprise. *Frontiers in Psychology, 8*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00761>
- Zinchenko, O., Yaple, Z. A., & Arsalidou, M. (2018). Brain Responses to Dynamic Facial Expressions: A Normative Meta-Analysis. *Frontiers in Human Neuroscience, 12*, 227. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00227>