

Book Chapter

Neuropsychologie affective et olfaction: étudier la sensibilité de l'amygdale aux odeurs pour tester les théories de l'émotion [Affective neuropsychology and olfaction: Investigate amygdala sensitivity to smells to test theories of emotion]

COPPIN, Géraldine, SANDER, David

Reference

COPPIN, Géraldine, SANDER, David. Neuropsychologie affective et olfaction: étudier la sensibilité de l'amygdale aux odeurs pour tester les théories de l'émotion [Affective neuropsychology and olfaction: Investigate amygdala sensitivity to smells to test theories of emotion]. In: B. Schaal, C. Ferdenzi & O. Wathelet. *Odeurs et emotions. Le nez a ses raisons....* Dijon : Editions Universitaires de Dijon, 2013. p. 383-398

Available at:

<http://archive-ouverte.unige.ch/unige:34343>

Disclaimer: layout of this document may differ from the published version.



UNIVERSITÉ
DE GENÈVE

Neuropsychologie affective et Olfaction : Etudier la sensibilité de l'amygdale aux odeurs pour tester les théories de l'émotion

Géraldine Coppin et David Sander

L'odorat [...] ébranle le psychisme plus profondément que la vue et l'ouïe.¹

Jean-Jacques Rousseau

Au carrefour de nombreuses voies de recherches sur l'olfaction et sur l'émotion se trouve une structure en forme d'amande localisée au sein de chacun des lobes temporaux médians : l'amygdale. Le présent chapitre a pour ambition de se situer là où certaines voies de recherches convergent, c'est-à-dire dans l'étude de la sensibilité amygdalienne aux odeurs afin d'éprouver les théories de l'émotion. Pour ce faire, nous allons tout d'abord décrire l'amygdale humaine d'un point de vue anatomo-fonctionnel, pour ensuite nous concentrer sur la question centrale de notre chapitre, à savoir l'utilisation de stimuli olfactifs ou gustatifs pour déterminer la fonction de l'amygdale humaine, permettant ainsi de contraindre les théories de l'émotion.

L'amygdale humaine : introduction anatomo-fonctionnelle

D'un point de vue anatomique, l'amygdale humaine est fortement interconnectée avec les structures olfactives (bulbe olfactif, aires olfactives primaires et secondaires ; voir Figure 1) et l'information olfactive bénéficie d'un accès direct et unique à l'amygdale (voir Aggleton, 2000).

D'un point de vue fonctionnel, l'amygdale est considérée comme la structure-clé du cerveau émotionnel (voir, par exemple, MacLean, 1949 ; Weiskrantz, 1956 ; Aggleton, 2000). Cette position scientifique est récente puisqu'auparavant l'amygdale n'était pas considérée comme une région essentielle pour l'émotion, comme cela transparaissait de son absence du célèbre circuit de Papez qui représentait pourtant le « mécanisme cérébral de l'émotion » (Papez, 1937). Si aujourd'hui on admet volontiers le fait que l'amygdale joue un rôle-clé dans l'émotion, son rôle exact reste très débattu

1. Cité dans Corbin, 1986 : p.VI.

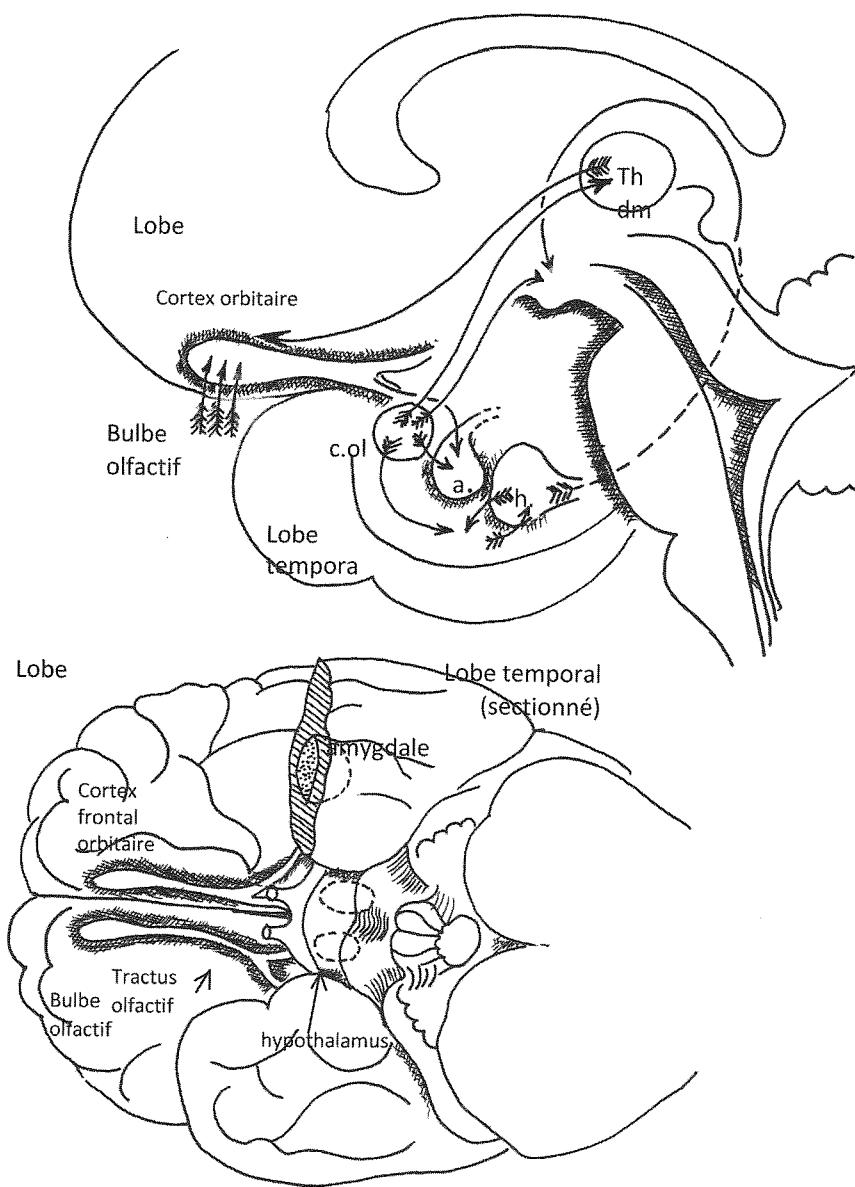


Figure 1. Position de l'amygdale dans les principales voies et régions dédiées aux traitements de l'information olfactive chez l'Homme. Le schéma supérieur représente une coupe sagittale du cerveau humain. Le schéma inférieur présente le cerveau vu par sa face inférieure (abbreviations : a. : amygdale ; c. ol. : cortex olfactif ; d.m. : noyau dorso-médian du thalamus (th.) ; h. hippocampe ; hy. : hypothalamus).

Dessin © André Holley.

dans la neuropsychologie affective contemporaine. Depuis peu, l'étude fonctionnelle de l'amygdale chez l'homme s'est considérablement développée grâce à l'avènement de techniques d'imagerie cérébrale fonctionnelle à haute résolution spatiale, en particulier l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Ces méthodes d'imagerie chez le participant sain sont venues compléter les études neuropsychologiques plus traditionnelles fondées sur le comportement de patients présentant une lésion de l'amygdale, incluant souvent d'autres parties du lobe temporal.

De plus, un lien particulier entre olfaction, émotion et amygdale a été remarqué dans plusieurs études qui suggèrent que l'amygdale est plus sensible aux stimuli émotionnels olfactifs qu'à ceux présentés dans une autre modalité, comme par exemple des stimuli visuels ou auditifs (voir, par exemple, Royet *et al.*, 2000). Par ailleurs, des lésions amygdaliennes perturbent fortement la mémoire olfactive (voir, par exemple, Buchanan, Tranel et Adolphs, 2003), et entraînent des déficits dans la réponse émotionnelle à des stimuli olfactifs (voir, par exemple, Soussignan *et al.*, 2005).

L'amygdale est-elle dédiée à la peur ?

Différentes hypothèses sur le rôle de l'amygdale dans l'émotion ont été avancées (voir Sander, 2009). La majorité des études sur l'animal ont convergé vers l'idée que l'amygdale serait impliquée dans le traitement des stimuli aversifs, et tout particulièrement des stimuli en lien avec la peur. Dans une perspective évolutionniste, dans laquelle s'inscrivent notamment les théories des émotions de base, il a été proposé que l'amygdale aurait été façonnée par l'évolution de façon à répondre aux stimuli potentiellement menaçants pour l'individu. Ainsi, LeDoux (2007, p. 9) estime que « *l'amygdale est programmée par la génétique pour répondre à certains types de stimuli qui ont été classiquement dangereux pour notre espèce* ».

Les résultats expérimentaux obtenus en neurophysiologie chez l'animal (par exemple, LeDoux, 1996), en neuroimagerie (Morris *et al.*, 1996 ; LaBar *et al.*, 1998) et en neuropsychologie chez l'homme (par exemple, Adolphs *et al.*, 1994 ; Bechara *et al.*, 1995) indiquant un rôle de l'amygdale dans le conditionnement de peur et dans le traitement des menaces se sont accumulés depuis les années 1990, au point d'engendrer l'hypothèse selon laquelle l'amygdale serait spécialisée pour une seule émotion : la peur. Ainsi, selon Öhrman et Mineka (2001), l'amygdale constituerait un *module de peur*, c'est-à-dire un système spécialisé, automatique et encapsulé pour permettre l'activation de comportements défensifs, des réponses psychophysiologiques associées à ces derniers et de sentiments émotionnels liés aux stimuli effrayants.

L'existence d'un tel système modulaire, si elle était démontrée, représenterait un argument très important en faveur des théories des émotions de base (par

exemple, Ekman et Davidson, 1994). L'un des postulats-clés de ces théories est en effet l'existence de systèmes cérébraux dédiés à chaque émotion de base, telle que la peur, la colère, le dégoût, la tristesse et la joie.

Cependant, le point de vue selon lequel il existerait des émotions « de base », malgré sa popularité, souffre de plusieurs problèmes théoriques et empiriques (voir Sander, Grandjean et Scherer, 2005 ; Sander et Scherer, 2009) qui dépassent l'objet de ce chapitre. Etant donné que nous nous intéressons à l'olfaction et à la gustation, notons tout de même qu'Erickson (2007) a avancé l'idée selon laquelle la conception classique des quatre saveurs « de base » dans la modalité gustative (salé, sucré, amer et acide) ne reposeraient sur aucun argument empirique solide. Cette notion de saveurs de base est pourtant utilisée dans le cadre des théories des émotions de base par l'un de ses principaux représentants. En effet, Izard (2007) s'en inspire pour étayer son point de vue sur les émotions de base. Selon lui, « *les données concernant les processus comportementaux et neuronaux sous-jacents suggèrent que l'émergence de sentiments émotionnels de base discriminables sont analogues à celles concernant les saveurs de base* » (p. 264). Ainsi, comme le souligne Sander (2008), si Erickson a raison dans sa critique des postulats concernant les saveurs de base, l'analogie d'Izard (2007) est trompeuse pour les chercheurs en sciences affectives.

De façon plus cruciale, si l'on s'intéresse à contraindre les théories de l'émotion en fonction des résultats issus d'études d'imagerie du cerveau humain, il est important de considérer que ce n'est pas parce qu'une région cérébrale est clairement impliquée dans le traitement d'un certain type de stimuli qu'elle n'est concernée que par cette catégorie d'événements. Ainsi, remettre en cause l'hypothèse selon laquelle l'amygdale serait un « *module de peur* » n'implique pas que l'on abandonne l'idée selon laquelle l'amygdale serait impliquée dans la peur, mais nous invite plutôt à critiquer l'hypothèse qui veut qu'elle serait spécialisée pour le traitement de la peur. Comme nous le verrons, ceci a des conséquences importantes pour les théories de l'émotion.

Au-delà de la peur, l'amygdale est-elle dédiée au traitement de stimuli de valence négative ?

Un grand nombre d'arguments convergent pour indiquer que l'amygdale est importante pour le traitement d'autres émotions négatives que la peur. Ainsi, la reconnaissance de la tristesse et du dégoût peut être altérée chez des patients présentant une lésion de l'amygdale (Scott *et al.*, 1997 ; Fine et Blair, 2000 ; Rapcsak *et al.*, 2000). De manière convergente, des études en IRMf montrent que le traitement de visages avec une expression de tristesse (Blair *et al.*, 1999) ou de dégoût (Anderson *et al.*, 2003) peut activer l'amygdale. Par rapport à ces données soulignant une implication de l'amygdale dans le traitement de stimuli négatifs autres que la peur, des auteurs comme Paradiso *et al.* (1999) ont proposé

l'hypothèse selon laquelle l'amygdale traiterait les stimuli négatifs fortement activateurs, mais pas les stimuli positifs. Nous verrons plus loin que cette proposition n'est pas sans poser quelques problèmes, notamment à cause du flou théorique qui entoure la notion d'activation (*arousal*).

Royer *et al.* (2001) ont, dans ce sens, montré que l'amygdale droite était plus activée pour des odeurs déplaisantes, effectivement plus intenses, que pour des odeurs plaisantes, alors que Zald et Pardo (1997) ont mis en évidence l'association significative entre l'activité de l'amygdale gauche et les évaluations subjectives du caractère aversif des odeurs. Au vu des résultats obtenus par Zald et Pardo (1997) dans la modalité olfactive, similaires à ceux obtenus par Zald *et al.* (1998) dans la modalité gustative, ces auteurs ont conclu que l'amygdale répondrait aux stimuli aversifs tant en olfaction qu'en gustation.

L'existence d'une sélectivité de l'amygdale pour les stimuli de valence négative, si elle était démontrée, représenterait un argument très important en faveur des théories de l'émotion qui suggèrent une indépendance entre des canaux de traitement selon que le stimulus émotionnel est positif ou négatif (voir Sander et Koenig, 2002, pour discussion). Cependant, comme cela est développé ci-dessous, le fait que de multiples études aient rapporté une activation amygdalienne en réponse à des stimuli de valence positive remet fortement en question la notion de sélectivité de la réponse amygdalienne pour les stimuli de valence négative.

Indépendamment de la valence, l'amygdale est-elle dédiée au traitement de la dimension d'activation des stimuli négatifs et positifs ?

Une analyse de la littérature indique que l'amygdale n'est pas spécialisée dans le traitement de stimuli négatifs, mais que, au contraire, son domaine de traitement s'étend aux stimuli de valence positive. Ainsi, l'amygdale est impliquée dans l'apprentissage de la valeur bénéfique d'un stimulus (Baxter et Murray, 2002 ; Murray, 2007). De plus, l'activation de l'amygdale est corrélée avec le traitement de visages présentant une expression émotionnelle de joie (Breiter *et al.*, 1996), le traitement de mots positifs (Hamann et Mao, 2002), le traitement d'images positives (Hamann *et al.*, 2002), le traitement de films érotiques (Beauregard, Lévesque et Bourgouin, 2001) ou induisant l'amusement (Aalto *et al.*, 2002), ou encore le gain monétaire (Zalla *et al.*, 2000). Récemment, Costafreda *et al.* (2008) ont conduit une méta-analyse d'études de neuroimagerie fonctionnelle en examinant les effets des caractéristiques expérimentales sur la probabilité de détection d'une activation amygdalienne. Ils constatent que non seulement les stimuli émotionnels sont associés à une probabilité plus importante d'activation amygdalienne que les stimuli neutres,

mais que, d'autre part, des effets comparables sont observés pour la plupart des émotions négatives et positives. Une autre méta-analyse a également souligné le fait que l'amygdale est particulièrement sensible aux stimuli positifs (Sergerie, Chochol et Armony, 2008).

L'idée selon laquelle l'amygdale répondrait à l'intensité des stimuli a tout particulièrement été stimulée par des études menées dans le domaine de l'olfaction. Selon Hamann (2003), ceci viendrait du fait que l'utilisation d'odeurs permet de séparer les dimensions de valence et d'intensité de façon beaucoup plus aisée que dans les autres modalités sensorielles. De plus, comme nous allons le voir, des études menées avec des stimuli olfactifs semblent mettre en évidence un traitement cérébral dissocié pour la dimension de valence, pour laquelle le cortex orbitofrontal serait crucial, et pour la dimension d'intensité, pour laquelle l'amygdale jouerait un rôle très important. Une bonne démonstration de cet effet peut être trouvée dans une étude récente de Lewis *et al.* (2007). Ces auteurs, à partir des travaux sur l'olfaction et la gustation, ont essayé d'étendre les résultats au traitement de mots. Ils en concluent que l'amygdale serait là aussi impliquée dans le traitement de l'activation (*arousal*)¹ (Lewis *et al.*, 2007).

Ainsi, par exemple, Gottfried *et al.* (2002) ont rapporté une activation bilatérale de l'amygdale par toutes les odeurs émotionnelles (jugées plaisantes ou déplaisantes) présentées durant leur expérience, indépendamment de la valence. Cependant, cette activation était plus marquée pour les odeurs déplaisantes qui, selon Hamann (2003), sont aussi généralement plus activatrices. Par ailleurs, Pouliot et Jones-Gotman (2008) ont fait l'hypothèse que si des patients ayant eu une résection amygdalienne ne montrent pas une meilleure mémorisation d'odeurs « activatrices » (définies ici comme des odeurs suscitant une réaction émotionnelle intense) par rapport à des odeurs « non activatrices » (déclenchant une réaction émotionnelle de faible intensité), ce qui est le cas chez les participants témoins, c'est parce que l'amygdale est impliquée dans la mémorisation d'informations émotionnelles activatrices. Anderson *et al.* (2003) ont soutenu qu'en présentant des odeurs pour lesquelles intensité et valence étaient manipulées de façon indépendante, il était possible d'associer l'activation de l'amygdale à l'intensité, mais non à la valence des stimuli olfactifs. Pour tester cette proposition, les auteurs ont réalisé une étude d'IRMf où l'odeur d'agrumes (plaisante) et l'odeur d'acide valérique (déplaisante) étaient présentées à faible et forte intensité. Leurs résultats montrent que l'amygdale répond en fonction de la dimension d'intensité, indépendamment de la

dimension de valence, alors que différentes régions préfrontales répondent selon que la valence est positive ou négative. Ainsi, les traitements de la valence et de l'intensité sembleraient reposer sur des substrats distincts (voir aussi Hamann *et al.* 2002). Small *et al.* (2003) ont obtenu des résultats convergents dans la modalité gustative : la réponse amygdalienne augmente en réponse à des changements dans l'intensité, mais pas dans la valence des saveurs.

Un courant important dans le champ des émotions est constitué par les théories bidimensionnelles des émotions, qui proposent l'existence de deux dimensions indépendantes permettant de rendre compte de la variabilité des émotions : la valence et le degré d'activation (cf, par exemple, Barrett et Russell, 1999). La démonstration d'une sélectivité de l'amygdale pour les stimuli de forte intensité constituerait un argument important en faveur de ces théories. Néanmoins, au vu des arguments empiriques que nous allons développer ci-dessous, il semble difficile de restreindre les traitements réalisés par l'amygdale à cette catégorisation des stimuli.

En effet, une étude de Winston *et al.* (2005), visant à répéter et étendre les résultats des études précédentes, a fourni une interprétation différente du rôle joué par l'amygdale. Ces auteurs ont également utilisé l'IRMf, mais en ajoutant une condition où des odeurs neutres (en plus des odeurs plaisantes et déplaisantes, similaires à celles étudiées par Anderson *et al.*, 2003) étaient délivrées à faible ou forte concentration. Ils ont ainsi montré, de façon comparable aux études précédentes, que l'amygdale répondait différemment à des odeurs de forte ou faible intensité pour des senteurs plaisantes et déplaisantes. En revanche, l'amygdale ne s'est pas révélée sensible à la modulation de l'intensité pour des senteurs neutres. Ainsi, les réponses de l'amygdale à la valence ne seraient pas linéaires. Ce résultat important indique que l'amygdale ne coderait ni l'intensité ni la valence en tant que telles, mais une combinaison de ces deux dimensions (Winston *et al.*, 2005).

Par ailleurs, il existe également des résultats dans la modalité visuelle qui contredisent l'idée selon laquelle le niveau élevé d'activation est la condition nécessaire et suffisante pour déterminer une réponse amygdalienne. Ainsi, l'amygdale peut être activée durant le traitement d'informations déclenchant une réaction émotionnelle d'intensité faible, comme des événements liés à la tristesse (Lévesque *et al.*, 2003 ; Posse *et al.*, 2003). Dans le même ordre d'idées, à la suite d'une lésion bilatérale de l'amygdale, Adolphs et Tranel (2004) ont trouvé que les jugements de la tristesse sont perturbés, alors que la tristesse est typiquement de faible activation.

De plus, des stimuli ayant des propriétés activatrices élevées et équivalentes (comme des visages exprimant la peur ou la colère) produisent une activation différentielle dans l'amygdale (Whalen *et al.*, 2001). Adolphs, Russell et Tranel (1999), ayant examiné une patiente présentant une lésion amygdalienne bilatérale, ont constaté que son évaluation de l'activation était altérée pour les

1. L'activation (*arousal*) a été définie par Duffy (1962) comme une « condition qui varie le long d'un continuum allant d'un point bas dans le sommeil à un point haut dans l'effort extrême ou l'excitation intense » (p. 5). L'activation est, avec la valence, avancée comme étant une dimension fondamentale de l'expérience émotionnelle par les modèles dimensionnels de l'émotion (voir, par exemple, Russell, 1980, 2003 ; Feldman-Barrett, 2006).

émotions positives mais pas pour les émotions négatives, ce qui indique que les traitements liés à la dimension d'activation n'étaient pas sélectivement déficitaires, indépendamment de la dimension de valence.

D'un point de vue plus théorique, notons enfin que l'« intensité » opérationnalisée dans les études de Small *et al.* (2003) et d'Anderson *et al.* (2003) ne correspond pas au construit théorique d'activation. Dans ces deux études, l'intensité se réfère à une évaluation subjective de la concentration des odeurs de la part des participants (donc à la perception de la concentration des odeurs, et non à leur concentration absolue). L'activation se réfère, quant à elle, souvent au niveau d'éveil ressenti par l'individu et à l'activation corporelle correspondante (*arousal*). Ainsi, la tristesse, même si elle peut être ressentie de manière intense, est considérée comme peu activatrice. La notion d'intensité d'un stimulus est donc bien différente de celle d'éveil ou de relaxation que peut provoquer ce stimulus. Elle se différencie aussi clairement de l'activation physiologique, désignant l'état psychophysiologique caractérisé par une activation de la formation réticulée activatrice, du système nerveux autonome et du système endocrinien. Pour bien dissocier ces trois concepts, il est possible de s'imaginer le cas d'une odeur qui serait fortement concentrée (donc jugée intense), qui aurait un pouvoir d'activation émotionnelle moyen (n'étant évaluée ni éveillante ni relaxante), mais qui déclencherait une activation marquée au niveau physiologique (avec, par exemple, une accélération cardiaque). Comme le souligne Frijda (2006), définir ce que représente la force d'une émotion représente un enjeu théorique majeur et doit certainement être conceptualisé comme le reflet de l'« importance » de l'événement pour la personne qui y est confrontée.

Le rôle proposé de l'amygdale dans la détection de la pertinence

Dans l'objectif d'interpréter les données de la littérature à première vue contradictoires, un point de vue ne mettant le primat ni sur la valence ni sur l'intensité des stimuli a récemment été avancé. Sander, Grafman et Zalla (2003) ont ainsi proposé que l'amygdale serait au centre d'un mécanisme de « détection de pertinence », c'est-à-dire que cette structure serait impliquée dans l'évaluation d'événements pertinents pour l'individu. Plus précisément, un événement est pertinent pour un organisme s'il peut significativement influencer (positivement ou négativement) l'atteinte de ses buts, la satisfaction de ses besoins, le maintien de son bien-être, ou celui des membres de son espèce (Sander *et al.*, 2003). Cette proposition intègre les résultats qui démontrent le rôle de l'amygdale dans le traitement des événements menaçants, des événements négatifs, et des événements positifs quel que soit le niveau d'activation qu'ils induisent. Cette proposition permet surtout de tester de

nouvelles hypothèses pour discriminer les différentes théories de l'émotion, comme nous le décrirons plus loin.

Cette proposition conduit à interpréter différemment les résultats de certains paradigmes classiques. Par exemple, dans des études de conditionnement de peur, comme celle de Sévelinges *et al.* (2004 ; voir aussi le chapitre de Sévelinges *et al.* dans ce volume), l'activation de l'amygdale en réponse au stimulus conditionné, ici une odeur, pourrait refléter le fait que cette odeur soit devenue hautement pertinente pour signaler l'imminence d'un événement potentiellement menaçant (et non que cette odeur ait acquis en elle-même une signification effrayante ; voir Sander *et al.*, 2003). Ce profil computationnel de détection de la pertinence présente l'avantage d'être plus en accord avec les données de la littérature que les profils de traitement de la peur, des stimuli négatifs ou de la dimension d'activation. De plus, ce profil permet de développer de nouvelles prédictions à partir des modèles d'évaluation cognitive (*appraisal*)¹ de l'émotion. Ces derniers ont pour proposition centrale le fait que la spécificité et la différenciation des émotions reposent sur une évaluation cognitive, l'appréhension d'un événement ou d'une situation particulière pour un individu donné. En particulier, dans le modèle des processus composants de Scherer (1984 ; 2001), le premier critère d'évaluation cognitive est la pertinence de l'événement (voir Delplanque *et al.*, ce volume). Cette évaluation est composée de trois sous-évaluations, la nouveauté, le caractère plaisir intrinsèque et la pertinence par rapport aux buts et besoins de l'organisme, pour lesquelles une association avec l'activité de l'amygdale a pu être mise en évidence. D'abord, concernant la nouveauté, des visages inconnus présentant une expression faciale émotionnellement neutre sont susceptibles d'activer l'amygdale (Dubois *et al.*, 1999 ; Schwartz *et al.*, 2003 ; Wright *et al.*, 2003). Ensuite, pour opérationnaliser le caractère plaisir intrinsèque, des auteurs ont utilisé une grande variété de stimuli émotionnels, notamment des odeurs et des saveurs plaisantes qui, comme nous l'avons vu plus haut, ont, elles aussi, la capacité de déclencher une activation amygdalienne (O'Doherty *et al.*, 2002 ; Small *et al.*, 2003). Enfin, divers résultats expérimentaux utilisant des paradigmes variables suggèrent que l'évaluation de la pertinence par rapport aux buts et besoins implique l'amygdale. Par exemple, des mères voyant des photographies ou des films de leurs enfants montrent une activation amygdalienne (Leibenluft *et al.*, 2004 ; Ranote *et al.*, 2004).

Une autre illustration est la corrélation entre le niveau d'extraversion et l'activité de l'amygdale en réponse à des visages exprimant la joie (Canli *et al.*,

1. L'évaluation cognitive (*appraisal*) se réfère au processus avancé par les théories de l'évaluation cognitive (*appraisal*) de l'émotion comme étant à l'origine du déclenchement et de la différenciation des émotions. Selon cette approche, l'émotion résulterait d'un ensemble d'évaluations cognitives, réalisées de façon rapide et non-consciente, au sujet d'un événement ou d'une situation donnée.

2002). Bien qu'une telle corrélation ne nous donne pas d'indication concernant les liens de cause à effet entre extraversion et activité amygdalienne en réponse à des visages de joie, nous pouvons souligner que de tels visages apparaîtraient plus pertinents pour les buts et besoins d'une personne extravertie. Un facteur de personnalité tel que l'extraversion module également les réactions cérébrales en réponse à des odeurs émotionnelles (Vaidya *et al.*, 2007). Les personnes extraverties présentent ainsi une activation plus importante de l'amygdale en réponse à des odeurs évaluées comme plaisantes.

À l'appui de l'idée selon laquelle l'amygdale serait impliquée dans la détection de la pertinence, des études ne manipulant ni les émotions de base, ni la valence, ni même l'intensité ont néanmoins rapporté des activations de l'amygdale. Cela concerne, par exemple, l'attribution d'états mentaux à d'autres individus (Baron-Cohen *et al.*, 1999), le traitement de la direction du regard (Kawashima *et al.*, 1999 ; George, Driver et Dolan, 2001 ; Wicker *et al.*, 2003), le traitement de visages de personnes coopératives (Singer *et al.*, 2004), et de personnes appartenant à un autre groupe ethnique que celui des participants (Hart *et al.*, 2000 ; Phelps *et al.*, 2000), ou encore le traitement de visages jugés non dignes de confiance (Adolphs, Tranel et Damasio, 1998 ; Winston *et al.*, 2002). On peut supposer que si l'ensemble de ces études, qui touchent clairement aux interactions sociales, détecte une activation de l'amygdale, c'est en raison du caractère crucial des relations sociales chez l'être humain, en d'autres termes, de leur haute pertinence. D'ailleurs, les mécanismes impliqués dans le traitement explicite de l'expression faciale émotionnelle sont modulés par le traitement implicite de la direction du regard (Adams *et al.*, 2003). Deux caractéristiques faciales critiques de la communication sociale interagissent donc ici pour produire un effet de pertinence dans l'évaluation de l'émotion exprimée sur un visage.

Entendre son nom, comparé à un bip sonore, pendant le sommeil (Portas *et al.*, 2000) ou traiter des séquences de points lumineux simulant un mouvement biologique par rapport à un mouvement non biologique (Bonda *et al.*, 1998) sont des opérations elles aussi associées à l'activation de l'amygdale. Il en est de même pour le traitement d'images très intéressantes et peu communes (par exemple, une scène tirée d'un film surréaliste)¹, même si ces dernières sont émotionnellement neutres (Hamann *et al.*, 2002).

Une série de résultats particulièrement intéressants pour notre argument proviennent d'études qui ont manipulé des stimuli liés à la nourriture, et donc potentiellement activant des représentations olfactives et gustatives, même si les stimuli étaient présentés sous forme d'images. LaBar *et al.* (2001) ont montré que l'amygdale était plus activée par la présentation visuelle de stimuli liés à la nourriture lorsque les participants avaient faim que lorsqu'ils étaient rassasiés.

1. Dans ce type de recherche, une image est considérée comme neutre si aucune valence clairement positive ou négative ne lui est attribuée.

Morris et Dolan (2001) ont par ailleurs observé que l'activation amygdalienne était positivement corrélée avec les scores mnésiques de reconnaissance pour les items de nourriture, et que les participants reconnaissaient davantage les stimuli alimentaires (par rapport à des stimuli non alimentaires) lorsqu'ils étaient en état de faim (par rapport à l'état de satiété). De plus, lorsque des participants avaient faim, à la différence des situations durant lesquelles ils étaient rassasiés, une activation accrue de l'amygdale était observée lorsqu'ils s'imaginaient dans un restaurant et choisissaient leur nourriture préférée parmi les différentes propositions du menu (Hinton *et al.*, 2004). Arana *et al.* (2003) ont même montré une activation différentielle de l'amygdale quand les participants voyaient les noms d'aliments qu'ils aimeraient particulièrement par rapport à des aliments « neutres ». Ces résultats tendent à montrer que la valeur motivationnelle joue ici un rôle déterminant : dans l'état de faim, la nourriture est beaucoup plus pertinente pour les buts et les besoins de l'individu que lorsque celui-ci est rassasié. Finalement, encore plus proche de notre questionnement, une étude de De Araujo, Rolls, Velazco, Margot, et Cayeux (2005), particulièrement intéressante, a démontré un rôle de l'amygdale dans l'évaluation cognitive des odeurs. Les auteurs ont montré que dans les aires cérébrales activées par les stimuli olfactifs chez l'être humain, il existerait des effets cognitifs modulateurs selon le nom attribué à ces stimuli : la variation de l'étiquette verbale appliquée à une odeur, en la désignant soit comme provenant d'un fromage soit comme d'une odeur corporelle, modifie son traitement dans plusieurs régions cérébrales, et en particulier, l'amygdale.

Conclusion

Etant donné le rôle critique de l'amygdale dans le traitement olfactif, suggéré tout au long de ce chapitre, l'utilisation de stimuli olfactifs est particulièrement intéressante pour tester les prédictions des différentes théories majeures de l'émotion (voir aussi Delplanque et Sander, 2009). Nous espérons avoir montré que le fait de considérer l'amygdale comme un détecteur de pertinence permet de générer des prédictions nouvelles. Le débat concernant la fonctionnalité de l'amygdale étant à ce jour loin d'être clos, il est nécessaire de conduire des études qui manipulent systématiquement les variables-clés susceptibles de moduler l'activité de l'amygdale humaine. L'utilisation systématique des odeurs devrait à l'avenir permettre de réaliser de nouvelles expériences en neuropsychologie affective dans le but de mieux comprendre dans quelle mesure l'amygdale est impliquée dans i) le traitement de la peur, ii) le codage de l'activation, ou iii) la détection de la pertinence. Une piste prometteuse est, notamment, de manipuler l'ensemble de ces variables psychologiques à l'aide de stimuli olfactifs dans des études de neuroimagerie fonctionnelle ou chez des patients cérébro-lésés. Si l'amygdale était

principalement impliquée dans le traitement de la peur, cela représenterait un argument fort en faveur des théories des émotions de base. En revanche, si l'amygdale était principalement impliquée dans le codage de l'activation, on posséderait alors un argument fort en faveur des théories bi-dimensionnelles de l'émotion. Finalement, si le profil computationnel de l'amygdale correspondait plutôt à la détection de la pertinence, comme l'analyse récente de la littérature semble l'indiquer, cela apporterait des éléments en faveur des théories de l'évaluation cognitive.

Références

- Aalto S, Naatanen P, Wallius E, Metsahonkala L, Stenman H, Niem PM et Karlsson H (2002). Neuroanatomical substrata of amusement and sadness: a PET activation study using film stimuli. *Neuroreport*, 13:67-73.
- Adams RB, Gordon HL, Baird AA, Ambady N et Kleck RE (2003). Effects of gaze on amygdala sensitivity to anger and fear faces. *Science*, 300:1536.
- Adolphs R, Tranel D, Damasio H et Damasio A (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature*, 372: 669-72.
- Adolphs R, Russell JA et Tranel D (1999). A role for the human amygdala in recognizing emotional arousal from unpleasant stimuli. *Psychological Science*, 10:167-71.
- Adolphs R, Tranel D et Damasio AR (1998). The human amygdala in social judgment. *Nature*, 393:470-4.
- Adolphs R et Tranel D (2004). Impaired judgements of sadness but not happiness following bilateral amygdala damage. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16:453-62.
- Aggleton JP (2000). *The amygdala* (second edition). Oxford university press: Oxford.
- Anderson AK, Christoff K, Panitz D, De Rosa E et Gabrieli JD (2003). Neural correlates of the automatic processing of threat facial signals. *The Journal of Neuroscience*, 23:5627-33.
- Anderson AK, Christoff K, Stappen I, Panitz D, Ghahremani DG, Glover G, Gabrieli JDE et Sobel N (2003). Dissociated neural representations of intensity and valence in human olfaction. *Nature Neuroscience*, 6:196-202.
- Arana FS, Parkinson JA, Hinton E, Holland AJ, Owen AM et Roberts AC (2003). Dissociable contributions of the human amygdala and orbitofrontal cortex to incentive motivation and goal selection. *Journal of Neuroscience*, 23:9632-8.
- Baron-Cohen S, Ring HA, Wheelwright S, Bullmore ET, Brammer MJ, Simmons A et Williams SCR (1999). Social intelligence in the normal and autistic brain: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, 11:1891-8.
- Barrett LF et Russell JA (1999). Structure of current affect. *Current Directions in Psychological Science*, 8:10-14.
- Baxter MG et Murray EA (2002). The amygdala and reward. *Nature Reviews Neuroscience*, 3:563-73.
- Beauregard M, Lévesque J et Bourgouin P (2001). Neural correlates of conscious self-regulation of emotion. *Journal of Neuroscience*, 21:1-6.
- Bechara A, Tranel D, Damasio H, Adolphs R, Rockland C, Damasio AR (1995). Double dissociation of conditioning and declarative knowledge relative to the amygdala and hippocampus in humans. *Science*, 269:1115-8.
- Blair RJ, Morris JS, Frith CD, Perrett DI et Dolan RJ (1999). Dissociable neural responses to facial expressions of sadness and anger. *Brain*, 122: 883-93.
- Bonda E, Petrides M, Ostry D et Evans A (1998). Specific involvement of human parietal systems and the amygdala in the perception of biological motion. *Journal of Neuroscience*, 16:3737-44.
- Breiter HC, Etcoff NL, Whalen PJ, Kennedy WA, Rauch SL, Buckner RL, Strauss MM, Hyman SE et Rosen BR (1996). Response and habituation of the human amygdala during visual processing of facial expression. *Neuron*, 17:875-87.
- Buchanan TW, Tranel D et Adolphs R (2003). A specific role for the human amygdala in olfactory memory. *Learning and Memory*, 10:319-25.
- Büchel C et Dolan RJ (2000). Classical fear conditioning in functional neuroimaging. *Current Opinion in Neurobiology*, 10:219-23.
- Canli T, Sivers H, Whitfield SL, Gotlib IH et Gabrieli JDE (2002). Amygdala response to happy faces as a function of extraversion. *Science*, 296:2191.
- Corbin A (1986). *Le miasme et la jonquille : L'odorat et l'imagination sociale, XVIII-XIX^e siècles*. Paris : Flammarion.
- Costafreda SG, Brammer MJ, David AS et Fu CH (2008). Predictors of amygdala activation during the processing of emotional stimuli: a meta-analysis of 385 PET and fMRI studies. *Brain Research Reviews*, 58:57-70.
- De Araujo IE, Rolls ET, Velazco MI, Margot C et Cayeux I (2005). Cognitive modulation of olfactory processing. *Neuron*, 46:671-9.
- Delplanque S et Sander D (2009). Odour and emotion. In: *The Oxford Companion to Emotion and the Affective Sciences*, ed D. Sander et KR. Scherer, pp. 288-9. New York and Oxford: Oxford University Press.
- Dubois S, Rossion B, Schiltz C, Bodart JM, Michel C, Bruyer R et Crommelinck M (1999). Effect of familiarity on the processing of human faces. *NeuroImage*, 9:278-89.
- Duffy E (1962). *Activation and behavior*. New York: Wiley.
- Ekman P et Davidson R (1994). *The nature of emotion: Fundamental questions*. Oxford University Press: New York.
- Erickson RP (2007). A study of the science of taste: On the origins and influence of the core ideas. *Behavioral and Brain Sciences*, 31:59-75.
- Fecteau S, Belin P, Joalette Y et Armony JL (2007). Amygdala responses to nonlinguistic emotional vocalizations. *NeuroImage*, 36:480-7.
- Feldman-Barrett L (2006). Are emotions natural kinds? *Perspectives on Psychological Science*, 1:28-58.
- Fine C et Blair RJR (2000). The cognitive and emotional effects of amygdala damage. *Neurocase*, 6:435-50.
- Frijda NH (2006). *The laws of emotion*. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum.
- George N, Driver J et Dolan RJ (2001). Seen gaze-direction modulates fusiform activity and its coupling with other brain areas during face processing. *NeuroImage*, 13:1102-12.
- Gottfried JA, Deichmann R, Winston JS et Dolan RJ (2002). Functional heterogeneity in human olfactory cortex: an event-related functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, 22:10819-28.
- Gottfried JA, O'Doherty J et Dolan RJ (2002). Appetitive and aversive olfactory learning in humans studied using event-related functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, 22:10829-37.
- Grandjean D, Sander D, Pourtois G, Schwartz S, Seghier ML, Scherer KR, et Vuilleumier P (2005). The voices of wrath: brain responses to angry prosody in meaningless speech. *Nature Neuroscience*, 8:146.
- Hamann S (2003). Nosing is on the emotional brain. *Nature Neuroscience*, 6:106-8.
- Hamann S, Ely TB, Hoffman JM et Kilts CD (2002). Ecstasy and agony: activation of the human amygdala in positive and negative emotion. *Psychological Science*, 13:135-41.
- Hamann S et Mao H (2002). Positive and negative emotional verbal stimuli elicit activity in the left amygdala. *Neuroreport*, 13:15-9.

- Hart AJ, Whalen PJ, Shin LM, McInerney SC, Fischer H et Rauch SL (2000). Differential response in the human amygdala to racial outgroup vs. ingroup face stimuli. *Neuroreport*, 11:2351-5.
- Hinton EC, Parkison JA, Holland AJ, Arana FS, Roberts AC et Owen AM (2004). Neural contribution to the motivational control of appetite in humans. *European Journal of Neuroscience*, 20:1411-8.
- Izard CE (2007). Basic emotions, natural kinds, emotion schemas, and a new paradigm. *Perspectives on Psychological Science*, 2:260-80.
- Jung J, Hudry J, Ryvlin P, Royet JP, Bertrand O et Lachaux JP (2006). Functional significance of olfactory-induced oscillations in the human amygdala. *Cerebral Cortex*, 16:1-8.
- Kawashima R, Sugiura M, Kato T, Nakamura A, Hatano K, Ito K, Fukuda H, Kojima S et Nakamura K (1999). The human amygdala plays an important role in gaze monitoring: a PET study. *Brain*, 122:779-83.
- LaBar KS, Gatenby JC, Gore JC, Ledoux JE et Phelps EA (1998). Human amygdala activation during conditioned fear acquisition and extinction: A mixed-trial fMRI study. *Neuron*, 20: 937-45.
- LaBar KS, Gitelman DR, Parrish TB, Kim YH, Nobre A et Mesulam MM (2001). Hunger selectivity modulates corticolimbic activation to food stimuli in humans. *Behavioral Neuroscience*, 115:493-500.
- LeDoux J (1996). *The emotional brain: the mysterious underpinnings of emotional life*. London: Simon et Schuster.
- LeDoux J (2007). Sorting out memories and emotion. In: *2007 Advances in Brain Research*, ed. B Rich, pp. 9-10. News Office, The Dana Foundation, <http://www.dana.org/WorkArea/showcontent.aspx?id=5286>.
- Leibenluft E, Gobbini MI, Harrison T et Haxby JV (2004). Mother's neural activation in response to pictures of their children and other children. *Biological Psychiatry*, 56:225-32.
- Lévesque J, Eugene F, Joanette Y, Paquette V, Mensour B, Beaudoin G, Leroux JM, Bourguignon P et Beauregard M (2003). Neural circuitry underlying voluntary suppression of sadness. *Biological Psychiatry*, 53:502-10.
- Lewis PA, Critchley HD, Rotshtein P et Dolan RJ (2007). Neural correlates of processing valence and arousal in affective words. *Cerebral Cortex*, 17:742-8.
- MacLean P (1949). Psychosomatic disease and the visceral brain; recent developments bearing on the Papez theory of emotion. *Psychosomatic Medicine*, 11:338-3.
- Morris JS, Frith CD, Perrett DI, Rowland D, Young AW, Calder AJ et Dolan RJ (1996). A differential neural response in the human amygdala to fearful and happy facial expressions. *Nature*, 383:812-5.
- Morris JS et Dolan RJ (2001). Involvement of human amygdala and orbitofrontal cortex in hunger-enhanced memory for food stimuli. *Journal of Neuroscience*, 21:5304-10.
- Murray EA (2007). The amygdala, reward and emotion. *Trends in Cognitive Sciences*, 11:489-97.
- O'Doherty JP, Deichmann R, Critchley HD et Dolan RJ (2002). Neural responses during anticipation of a primary taste reward. *Neuron*, 33:815-26.
- Öhman A et Mineka S (2001). Fears, phobias, and preparedness: toward an evolved module of fear and fear learning. *Psychological Review*, 108:483-522.
- Papez J (1937). A proposed mechanism of emotion. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 38:725-34.
- Paradiso S, Johnson DL, Andreasen NC, O'Leary DS, Watkins GL, Boles Ponto LL et Hichwa RD (1999). Cerebral blood flow changes associated with attribution of emotional valence to pleasant, unpleasant, and neutral visual stimuli in PET study of normal subjects. *American Journal of Psychiatry*, 156:1618-29.
- Pelchat ML, Johnson A, Chan R, Valdez J et Ragland JD (2004). Images of desire: food-craving activation during fMRI. *Neuroimage*, 23:1486-93.
- Phelps EA, O'Connor KJ, Cunningham WA, Funayama ES, Gatenby JC, Gore JC et Banaji MR (2000). Performance on indirect measures of race evaluation predicts amygdala activation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12:729-38.
- Phillips ML, Medford N, Young AW, Williams L, Williams SCR, Bullmore ET, Gray JA et Brammer MJ (2001). Time courses of left and right amygdalar responses to fearful facial expressions. *Human Brain Mapping*, 12:193-202.
- Portas CM, Krakow K, Allen P, Josephs O, Armony JL et Frith CD (2000). Auditory processing across the sleep-wake cycle: simultaneous EEG and fMRI monitoring in humans. *Neuron*, 28:991-9.
- Pouliot S et Jones-Gotman M (2008). Medial temporal-lobe damage and memory for emotionally arousing odors. *Neuropsychologia*, 46:1124-34.
- Posse S, Fitzgerald D, Gao K, Habel U, Rosenberg D, Moore GJ et Schneider F (2003). Real-time fMRI of temporolimbic regions detects amygdala activation during single-trial self-induced sadness. *NeuroImage*, 18:760-8.
- Ranote S, Elliott R, Abel KM, Mitchell R, Deakin JFW et Appleby L (2004). The neural basis of maternal responsiveness to infants: an fMRI study. *Neuroreport*, 15:1825-9.
- Rapcsak SZ, Galper SR, Comer JF, Reminger SL, Nielsen L, Kaszniak AW, Verfaellie M, Laguna JF, Labiner DM et Cohen RA (2000). Fear recognition deficits after focal brain damage: a cautionary note. *Neurology*, 8:575-81.
- Revelle W et Loftus DA (1992). The implications of arousal effects for the study of affect and memory. In *Handbook of Emotion and Memory: Research and Theory*, ed SA Christiansen, p. 113-49. Hillsdale, NJ:LEA.
- Royer JP, Zald D, Versace R, Costes N, Lavenne F, Koenig O et Gervais R (2000). Emotional responses to pleasant and unpleasant olfactory, visual, and auditory stimuli: a positron emission tomography study. *Journal of Neuroscience*, 20:7752-9.
- Royer JP, Plailly J, Delon-Martin C, Kareken DA et Segebarth C (2003). fMRI of emotional responses to odors: influence of hedonic valence and judgment, handedness, and gender. *Neuroimage*, 20:713-28.
- Russell JA (1980). A circumplex model of affect. *Journal of Personality and Social Psychology*, 39:1161-78.
- Russell JA (2003). Core affect and the psychological construction of emotion. *Psychological Review*, 110:145-72.
- Sander D (2008). Basic tastes and basic emotions: basic problems, and perspectives for a nonbasic solution [commentary]. *Behavioral and Brain Sciences*, 31: 88.
- Sander D (2009). The amygdala. In *The Oxford Companion to Emotion and the Affective Sciences*, ed D Sander, et KR Scherer, pp. 28-32. New York and Oxford: Oxford University Press.
- Sander D, et Koenig O (2002). No inferiority complex in the study of emotion complexity: A cognitive neuroscience computational architecture of emotion. *Cognitive Science Quarterly*, 2:249-72.
- Sander D, Grafman J, et Zalla T (2003). The human amygdala: an evolved system for relevance detection. *Reviews in the Neurosciences*, 14:303-16.
- Sander D, Grandjean D et Scherer KR (2005). A systems approach to appraisal mechanisms in emotion. *Neural Networks*, 18:317-52.
- Sander D, et Scherer KR (ed.) (2009). *Traité de psychologie des émotions*. Paris : Dunod.
- Scherer KR (1984). On the nature and function of emotion: a component process approach. In *Approaches to emotion*, ed KR Scherer et P Ekman, pp. 293-317. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Scherer KR (2001). Appraisal considered as a process of multilevel sequential checking. In *Appraisal processes in emotion: Theory, Methods, Research*, ed KR Scherer, A Schorr, et T Johnstone, pp. 92-120. New York and Oxford: Oxford University Press.
- Schwartz CE, Wright CI, Shin LM, Kagan J et Rauch SL (2003). Inhibited and uninhibited infants "grown up": adult amygdalar response to novelty. *Science*, 300:1952-3.

- Scott SK, Young AW, Calder AJ, Hellawell DJ, Aggleton JP et Johnson M (1997). Impaired auditory recognition of fear and anger following bilateral amygdala lesions. *Nature*, 385:254-7.
- Sergerie K, Chochol C et Armony JL (2008). The role of the amygdala in emotional processing: A quantitative meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Neuroscience Biobehavioral Review*, 32: 811-30.
- Sévelinges Y, Gervais R, Messaoudi B, Granjon L et Mouly AM (2004). Olfactory fear conditioning induces field potential potentiation in rat olfactory cortex and amygdala. *Learning and Memory*, 11:761-9.
- Singer T, Kiebel SJ, Winston JS, Dolan RJ et Frith CD (2004). Brain responses to the acquired moral status of faces. *Neuron*, 41:653-62.
- Small DM, Gregory MD, Mak YE, Gitelman D, Mesulam MM et Parrish T (2003). Dissociation of neural representation of intensity and affective valuation in human gustation. *Neuron*, 39:701-11.
- Soussignan R, Ehrle N, Henry A, Schaal B et Bakchine S (2005). Dissociation of emotional processes in response to visual and olfactory stimuli following frontotemporal damage. *Neurocase*, 11:114-28.
- Vaidya JG, Paradiso S, Andreasen NC, Johnson DL, Ponto LLB et Hichwa RD (2007). Correlation between extraversion and regional cerebral blood flow in response to olfactory stimuli. *American Journal of Psychiatry*, 164:339-41.
- Weiskrantz L (1956). Behavioral changes associated with ablation of the amygdaloid complex in monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 49:381-91.
- Whalen PJ, Shin LM, McInerney SC, Fisher H, Wright CI et Rauch SL (2001). A functional MRI study of human amygdala responses to facial expressions of fear versus anger. *Emotion*, 1:70-83.
- Wicker B, Perrett DI, Baron-Cohen S et Decety J (2003). Being the target of another's emotion: a PET study. *Neuropsychologia*, 41:139-46.
- Winston JS, Gottfried JA, Kilner JM, et Dolan RJ (2005). Integrated neural representations of odor intensity and affective valence in human amygdala. *Journal of Neuroscience*, 25:8903-7.
- Winston JS, Strange BA, O'Doherty J, et Dolan RJ (2002). Automatic and intentional brain responses during evaluation of trustworthiness of faces. *Nature Neuroscience*, 5:277-83.
- Wright CI, Martis B, Schwartz CE, Shin LM, Fischer H, McMullin K et Rauch SL (2003). Novelty responses and differential effects of order in the amygdala, substantia innominata, and inferior temporal cortex. *Neuroimage*, 18:660-9.
- Wright CI, Martis B, Shin L, Fischer H et Rauch SL (2002). Enhanced amygdala responses to emotional versus neutral schematic facial expressions. *Neuroreport*, 13:785-90.
- Yang TT, Menon V, Eliez S, Blasey C, White CD, Reid AJ, Gotlib IH et Reiss AL (2002). Amygdalar activation associated with positive and negative facial expressions. *Neuroreport*, 13:1737-41.
- Zald DH (2003). The human amygdala and the emotional evaluation of sensory stimuli. *Brain Research Reviews*, 41:88-123.
- Zald DH et Pardo JV (1997). Emotion, olfaction, and the human amygdala: amygdala activation during aversive olfactory stimulation. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 94:4119-24.
- Zald DH, Lee JT, Fluegel KW et Pardo JV (1998). Aversive gustatory stimulation activates limbic circuits in humans. *Brain*, 121:1143-54.
- Zalla T, Koechlin E, Pietrini P, Basso G, Aquino P, Sirigu A et Grafman J (2000). Differential amygdala responses to winning and losing: a functional magnetic resonance imaging study in humans. *European Journal of Neuroscience*, 12:1764-70.