

UNIVERSITE LYON2 – LUMIERE
INSTITUT DE PSYCHOLOGIE
THESE Pour obtenir le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITE LYON 2

Discipline : Psychologie Cognitive

présentée et soutenue publiquement

par

Yolande MOUCHETANT-ROSTAING

le 07 décembre 2001

Bases neurophysiologiques des processus impliqués dans le traitement visuel des stimuli à forte connotation psychosociale chez l'Homme (Visages et Mots)

devant le jury composé de : **Mr. S. Bentin** (Professeur à l'Université Hébraïque de Jérusalem, Israël),
Co-Tuteur de thèse **Mr. R. Bruyer** (Professeur à l'Université Catholique de Louvain, Belgique),
Rapporteur **Mme. M. H. Giard** (CR1 INSERM, Lyon) **Mr. O. Koenig** (Professeur à l'Université
Lumière-Lyon2) **Mr. J. Pernier** (DR1 INSERM, Lyon), **Directeur de thèse Mr. B. Renault** (DR1
CNRS, Paris) **Mr. S. Thorpe** (DR1 CNRS, Toulouse), Rapporteur

Table des matières

Résumé : .	1
Summary : . .	3
Remerciements . .	5
Préambule . .	7
Chapitre 1- Introduction . .	9
Partie 1 - Introduction à la perception visuelle des objets complexes . .	9
1. Organisation anatomo-fonctionnelle du système visuel .	10
2. Niveaux de traitement de l'information visuelle .	24
3. Modèles théoriques et traitement visuel des objets complexes . .	30
Partie 2 - Processus cognitifs associés au traitement perceptif des mots et des visages : Contribution de la psychologie cognitive et de la neuropsychologie . .	46
1. Deux catégories d'objets particuliers pour l'Homme : les mots et les visages .	46
2. Notion d'expertise et perception faciale . .	53
3. Des agnosies visuelles particulières .	63
Partie 3 – Corrélats neurophysiologiques du traitement perceptif des mots et des visages . .	74
1. Etude des phénomènes perceptifs spécialisés chez l'animal .	75
2. Neuroanatomie fonctionnelle du traitement perceptif des mots et des visages chez l'Homme .	84
3. Composantes électrophysiologiques associées au traitement perceptif des mots et des visages (MEG/EEG/PE) .	101
4. Conclusion et présentation de notre problématique de recherche .	119
Chapitre 2 - Méthodologie générale .	121
1. Procédure expérimentale .	121
1.1 Sujets . .	121
1.2 Paradigmes expérimentaux et tâches .	122
2. Enregistrement de l'EEG et acquisition des PE .	122
2.1 Quelques considérations historiques et techniques .	122

2.2 Acquisition du signal .	123
3. Analyse des données .	127
3.1 Analyse cartographique des PE .	127
3.2 Analyse statistique des données . .	130
Chapitre 3 - Travaux expérimentaux . .	131
1. Première étude : corrélats neurophysiologiques des différents niveaux de traitement psycholinguistique . .	133
1.1 Principaux objectifs, résultats et conclusions .	133
1.2 Article 1 ERP MANifestations of Processing Printed Words at Different Psycholinguistic Levels: Time Course and Scalp Distribution S. Bentin , Hebrew University Y. Mouchetant-Rostaing, M. H. Giard, J. F. Echallier, and J. Pernier INSERM-U280, Lyon, France. . .	137
2. Deuxième étude : corrélats neurophysiologiques du traitement du genre sur les visages . .	183
2.1 Principaux objectifs, résultats et conclusions .	183
3. Troisième étude : effets précoces de catégorisation visuelle rapide des stimuli biologiques (visages) et non-biologiques (formes) .	187
3.1 Principaux objectifs, résultats et conclusions .	187
3.2 Article 3 Early signs of visual categorization for biological and non-biological stimuli in humans Yolande Mouchetant-Rostaing, CA Marie-HeÂle Âne Giard, Claude Delpuech, Jean-FrancÂois Echallier and Jacques Pernier INSERM-U280, 151, Cours Albert Thomas, 69424 Lyon Cedex 03, France Corresponding Author Received 26 April 2000, accepted 30 May 2000 . .	189
4. Quatrième étude : corrélats neurophysiologiques du traitement de l'âge et du genre sur les visages .	195
4.1 Principaux objectifs, résultats et conclusions .	195
4.2 Article 4 Neurophysiological bases of age and gender perception on human faces .	200
Chapitre 4 - Discussion générale et Conclusion . .	219
1. Traitement visuel des mots et des visages : des processus neurophysiologiques distincts . .	220
1.1 Niveaux de traitement des mots écrits et corrélats électrophysiologiques .	220
1.2 Niveaux d'analyse perceptuelle des visages et corrélats électrophysiologiques .	223
2. Peut-on parler d'une sélectivité du système visuel pour les mots et pour les visages ? . .	224

3. Stimuli à forte connotation psychosociale et stratégies de traitement automatique ? . .	229
4. Conclusion et perspectives . .	232
Références bibliographiques .	233

Résumé :

Lire un mot ou discriminer un visage parmi des centaines d'autres sont des activités quotidiennes pour l'Homme. L'apparente simplicité de ces actes liée à l'extrême rapidité avec laquelle ils sont exécutés ne doit toutefois pas occulter leur importance psychosociale dans les interactions humaines, ni la complexité des processus cognitifs qui les sous-tendent.

Les activités de lecture et de reconnaissance des visages ont fait l'objet d'un grand nombre d'études dans les différents domaines des sciences cognitives. Des effets particuliers ont été mis en évidence, en psychologie cognitive, pour ces deux classes de stimuli. De même, les recherches en neuropsychologie cognitive ont rapporté des cas de patients atteints d'agnosie visuelle particulière pour les mots (dyslexie) ou pour les visages (prosopagnosie). Des enregistrements en neuroimagerie fonctionnelle humaine ont montré l'existence de régions anatomiques spécialisées dans le traitement des stimuli langagiers ou faciaux. Bien que cette hypothèse de spécificité de traitement soit actuellement controversée par la notion de niveau d'expertise, il n'en demeure pas moins que l'analyse visuelle des mots et des visages implique des stratégies de traitement cognitif hautement sophistiqué et extrêmement performant.

L'objectif central de cette thèse a consisté à apporter un support électrophysiologique au découpage fonctionnel du traitement des mots et des visages en plusieurs opérations cognitives, et à étudier la chronométrie des activations cérébrales qui leur sont associées. Les enregistrements électrophysiologiques de surface (potentiels évoqués), de part leur très haute résolution temporelle, ont permis de dissocier les processus cérébraux impliqués dans la lecture de mots isolés (analyses visuelle, phonético-phonologique, lexico-phonologique et lexico-sémantique) et dans l'encodage perceptuel des visages (encodage structural, perception du genre et de l'âge).

Summary :

Reading, even a simple word, or discriminating a face among thousands of exemplars are ordinary activities in human life. Although these activities can be performed accurately, effortlessly and very rapidly, they are of primary importance in psychosocial interactions between humans, and are subtended by complex cognitive processes.

These processes have been largely studied within different domains of cognitive sciences. Superiority effects have been specially described, in cognitive psychology, for these two stimulus classes. Cognitive neuropsychology research have reported cases of patients with focal brain damage who had a selectively impaired ability to read words (dyslexia) or to recognize familiar faces (prosopagnosia). Functional neuroimaging studies have isolated several anatomical regions specifically involved in visual processing of word and in face recognition. Although the hypothesis of specificity *vs* expertise is hotly debated, it cannot be denied that visual analysis of words and faces requires strategies of highly sophisticated and extremely fast cognitive processing.

The aim of the present research was to provide electrophysiological evidence for the multiple cognitive operations involved in word and face processing, and to examine the temporal dynamics of the underlying brain activities. Because of their high temporal resolution, scalp event-related potentials were used to dissociate the brain processes involved in word reading at several (visual/orthographic, phonological/phonetic, phonological/lexical, and semantic) levels of analysis, and those involved in perceptual analysis of faces (structural encoding of facial features, age and gender perception).

Remerciements

Mes remerciements vont tout d'abord à Jacques Pernier, Directeur de l'Unité U280 de l'INSERM. Je lui suis très reconnaissante de m'avoir accueillie dans son laboratoire et d'avoir accepté de diriger cette thèse, tout en m'ayant accordée sa confiance et m'ayant laissée, au cours de ces années, une grande liberté d'action.

Je dois beaucoup à Marie-Hélène Giard qui n'a cessé d'être un guide pour moi tout au long de ces travaux de recherche. Sa passion pour la recherche et les potentiels évoqués, sa rigueur dans le travail, sa finesse et sa logique d'analyse m'ont permis d'effectuer ces années de thèse dans les meilleures conditions. Je l'en remercie vivement.

Mes remerciements vont également au Professeur Shlomo Bentin qui, en dépit de ses nombreuses obligations, a accepté la co-tutelle de cette thèse et a su guider et enrichir ces travaux par ses nombreux conseils d'une très grande richesse scientifique.

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide précieuse de chacun des membres de l'Unité 280. Je tiens à souligner l'incalculable valeur scientifique *et* humaine qui règne au sein de cette équipe et qui a su me conduire jusqu'au bout de ce projet. Je les en remercie toutes et tous vivement.

Je tiens également tout particulièrement à remercier Monsieur le Professeur Raymond Bruyer et Monsieur Simon Thorpe, directeur de recherche au CNRS, d'avoir accepté de juger ce travail et d'en être les rapporteurs.

J'exprime aussi ma gratitude et mes remerciements envers Monsieur Bernard Renault, directeur de recherche au CNRS, et Monsieur le Professeur Olivier Koenig, qui nous ont, tous deux, fait l'honneur de leur présence.

Enfin, merci à toutes celles et à tous ceux qui ont accepté de donner un peu de leur temps à la *science*, et sans qui, ces travaux n'auraient pu être accomplis.

Préambule



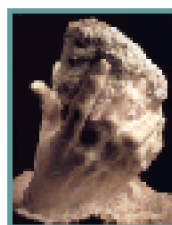
"Le visage suffit à cette présentation.

Frontalement, sur le seuil, le visage est la porte : une porte qui donne des deux côtés sur la vie et sur la mort vers la fragilité de l'apparence et vers l'éternité de la trace retenue et de son envoi.

Une porte entrouverte et immobile battant sans battre entre un au-delà dont elle ne sait rien et la vie dont elle se retire...

...De ces deux fentes, le visage est à la fois le souvenir et le présage.

Immobilisé par le portrait par l'acte de reconnaissance du



Chapitre 1- Introduction

Partie 1 - Introduction à la perception visuelle des objets complexes

Le système visuel est actuellement un des systèmes d'analyse sensorielle les mieux connus et il n'en demeure pas moins un problème théorique fascinant en raison de la complexité des opérations mises en jeu pour percevoir, bien souvent en un seul coup d'oeil, de façon unifiée et stable l'ensemble des formes et des objets statiques ou en mouvement, constitutifs de notre monde environnant. En effet, il n'existe aucune machine, à l'heure actuelle, qui soit capable, comme l'Homme, de construire aussi rapidement et efficacement une représentation perceptive cohérente et complexe à partir d'une variété d'indices visuels, tels que la brillance, la couleur, la texture, la taille, les contours, etc., issus des images rétiniennes. Les nombreuses recherches dans le domaine de la perception visuelle ont globalement montré l'importance des traitements qui précèdent les phénomènes de reconnaissance et d'accès aux représentations en mémoire en orientant leurs champs d'investigation vers les processus d'intégration des informations perceptuelles et les substrats neuronaux qui les sous-tendent. Cette première partie introductive visera à présenter dans son ensemble : (1) l'architecture fonctionnelle du système visuel chez l'Homme et les différentes voies d'intégration visuelle qui lui sont

associées au sein du cortex cérébral, (2) l'origine des conceptions cognitivistes des phénomènes perceptifs qui supposent la perception comme un système de traitement de l'information mettant en jeu différents niveaux d'analyse et impliquant, de ce fait, une structure hiérarchique de l'ensemble du système visuel, et (3) la conceptualisation des connaissances théoriques sur la perception et la reconnaissance des stimuli visuels à travers les principaux modèles cognitifs relatifs au traitement des objets, soit dans leur forme générique, soit dans des formes plus particulières, telles que la classe des mots ou celle des visages.

1. Organisation anatomo-fonctionnelle du système visuel

De part les nombreux travaux anatomiques et électrophysiologiques effectués chez le singe et l'utilisation des nouvelles techniques d'imagerie fonctionnelle cérébrale chez l'Homme, les connaissances sur les processus de traitement de l'information visuelle et sur l'organisation architecturale des différentes aires visuelles permettant l'intégration des informations au sein du cortex se sont largement développées au cours de ces vingt dernières années et ont permis d'aboutir à un modèle de fonctionnement du système visuel chez l'Homme relativement bien défini et accepté dans son ensemble. Dans un premier temps, nous rappellerons sommairement la complexité des processus mis en jeu dans tout traitement visuel de l'information et leur organisation en niveaux hiérarchiques, séquentiels et/ou parallèles, ascendants et/ou descendants. Puis, nous exposerons les principales structures sous-corticales et corticales permettant au système visuel de traiter les informations captées au niveau de la rétine et de les organiser progressivement jusqu'à synthétiser une représentation perceptive complète de l'objet perçu, ainsi que leur organisation en deux voies anatomiques et fonctionnelles parallèles à partir du cortex visuel primaire (ou aire V1). Enfin, nous évoquerons un aspect important de la prise d'information par le système visuel en lien avec la rapidité de certains traitements effectués via des voies d'analyse directes qui peuvent ainsi satisfaire de telles contraintes temporelles.

1.1 Traitement général de l'information visuelle

Le traitement visuel commence au niveau de l'oeil où arrive un flux constant d'informations lumineuses. A partir de ces indices visuels élémentaires, un traitement complexe de l'image rétinienne est effectué par le cerveau humain afin de construire une représentation perceptive stable du monde environnant.

Une difficulté majeure tient au fait qu'un même objet peut être perçu dans différentes positions et dans différents contextes, pouvant ainsi donner lieu à de multiples représentations perceptives qui devront être ultérieurement combinées pour former un percept tridimensionnel unique de l'objet quel que soit le point de vue d'observation et le contexte. A partir de cette construction d'une représentation perceptive stable de l'objet, il est alors possible de procéder à une interprétation par association avec des représentations préexistantes en mémoire dans le but d'une reconnaissance de l'objet. Il convient donc de distinguer les traitements précoces de l'information visuelle conduisant à une représentation perceptive unique et stable du monde environnant en perpétuel

mouvement, des traitements ultérieurs conduisant à l'identification des divers objets et nécessitant une comparaison avec des représentations internes stockées en mémoire. Cette dichotomie entre les phénomènes perceptifs à proprement parler et les phénomènes de reconnaissance se retrouve en partie dans la dichotomie énoncée entre les traitements dits de 'bas niveau' et ceux dits de 'haut niveau'. Toutefois, cette dichotomie suscite des controverses puisque la distinction entre les traitements de bas niveau et ceux de haut niveau n'est pas encore clairement définie. Les processus de traitement de la vision de bas niveau sembleraient être davantage dépendants des caractéristiques physiques des stimuli et indépendants de la nature de la tâche comparativement à ceux associés à la vision de haut niveau (Üllman, 1996; pour revue, Montoute, 1999).

Nous nous limiterons aux premiers niveaux de traitement visuel et à leur organisation avant l'accès aux informations contextuelles intégrées à la mémoire permanente. Les conceptions cognitivistes classiques décomposent le système perceptif de traitement de l'information en deux grandes étapes. Les premiers traitements, qualifiés de 'précoces', correspondraient à l'encodage des caractéristiques élémentaires, telles que les dimensions, l'orientation de contour, la fréquence spatiale, la disparité rétinienne, la couleur, la direction du mouvement, etc.

La seconde étape des traitements visuels correspondrait davantage à des processus de structuration permettant la mise en rapport des informations locales extraites au niveau précédent et la réalisation de groupements d'éléments (Kubovy et Pomerantz, 1981; Beck, 1982; pour revue, Bonnet, 1995). Ces conceptions font par conséquent l'hypothèse d'une organisation hiérarchique et d'une décomposition du traitement de l'information visuelle en un certain nombre d'étapes successives. Par ailleurs, cette structure hiérarchique de l'ensemble du système visuel associe souvent les processus de traitement de la vision de 'bas niveau' à des processus majoritairement ascendants ('bottom-up' ou 'data-driven') partant des informations rétiniennes et allant progressivement vers des informations de plus en plus intégrées à des niveaux supérieurs dans la hiérarchie. Des données en psychologie et en neurophysiologie ont néanmoins montré l'existence de processus descendants ('top-down' ou 'concept-driven') mettant en jeu des connaissances acquises et influençant les traitements perceptifs de bas niveau, comme cela a été montré pour certains phénomènes d'illusions optiques (Gregory, 1975; pour revue Thorpe, 1994; Bonnet, 1995). L'organisation strictement hiérarchique du système visuel a également été remise en cause par un certain nombre de données expérimentales suggérant plutôt une organisation en réseau avec des processus pouvant fonctionner en parallèle ou en interaction et non sur un mode linéaire ascendant (pour revue, Üllman, 1996; Tallon-Baudry, 1997) ; l'existence d'un tel parallélisme pourrait être une des clés de la grande efficacité (rapidité et efficacité) des traitements réalisés par le système visuel.

De même que l'hypothèse d'une organisation hiérarchique est classique dans les conceptions fonctionnalistes, l'hypothèse d'une organisation modulaire du système visuel, souvent illustrée par des schémas de 'boîtes', est largement présente. La notion de modularité prend son origine dans la conception fodorienne.

Selon Fodor (1983, 1985), le système cognitif serait décomposable en structures

modulaires, de type 'bottom-up', et non modulaires, de type 'top-down', et toute opération complexe serait décomposable en sous-opérations. 'Un système modulaire, perceptuel, est caractérisé par des opérations obligatoires, rapides, automatiques, 'domaines-spécifiques', pré-câblées et innées alors qu'un système non modulaire, central, présente des caractéristiques opposées, c'est-à-dire qu'il est lent, non spécifique, cognitivement pénétrable et sans architecture fixe' (Nachson, 1995). Ainsi, le système visuel, hautement complexifié, serait organisé de manière modulaire facilitant de ce fait, selon Fodor, la détection des erreurs et l'efficacité des traitements. Cette décomposition du système visuel en modules de traitement permet une compréhension plus aisée de son fonctionnement, c'est-à-dire que chaque sous-opération est supposée être sous-tendue par un processus indépendant et spécialisé. Autrement dit, à chaque module serait dévolu le traitement d'une caractéristique particulière. Par 'module', il faut entendre un système réalisant son propre traitement sans que son fonctionnement interne ne soit influencé par un traitement d'un autre système. Les modules présentent, dans la conception fodorienne, les propriétés suivantes : impénétrabilité (encapsulation des traitements), irrépressibilité (traitements automatiques), pré-câblage (traitements non influencés par des effets 'top-down'), et spécificité (traitements 'domaines-spécifiques' dévolus à un seul type d'information). Un exemple typique de la spécificité modulaire, selon Fodor, serait le traitement des visages : la reconnaissance des visages serait sous-tendue par un système périphérique, 'domaine-spécifique', de niveau supérieur.

Le principe de modularité implique l'existence de neurones spécifiques pour chaque concept (outils, animaux, visages, etc.) et un codage local (par opposition à un codage distribué) de l'information visuelle, où chaque unité représenterait un attribut ou un concept particulier. Cette conception conduit à la notion de 'cellule grand-mère', ou d'unité gnostique' selon Konorski (1967), postulant l'existence de neurones extrêmement spécialisés.

Bien qu'une telle hypothèse soit attrayante, les arguments expérimentaux qui la supportent demeurent fragiles. En effet, les recherches en neuropsychologie favorisent peu la notion de modularité fonctionnelle bien que certains déficits aient été décrits comme plus ou moins spécifiques, par exemple le déficit de la reconnaissance des visages ou prosopagnosie (Bodamer, 1947), celui lié à la perception des objets inanimés (Warrington, 1982; Warrington et Shallice, 1984; McCarthy et Warrington, 1988), ou encore le déficit sélectif de la perception des fruits et légumes (Hart et coll., 1985). Des études ont par ailleurs montré que ces déficits spécifiques étaient rarement isolés : la prosopagnosie est en général associée à un déficit de reconnaissance des couleurs (Zeki, 1990), ou encore à une agnosie visuelle des objets sévère (Newcombe et coll., 1994).

Les principes sur lesquels les conceptions cognitivistes classiques ont fondé l'organisation du système visuel, à savoir une hiérarchie des traitements, un aspect séquentiel des opérations, une modularité des systèmes et une certaine sélectivité, sont aujourd'hui discutés à la lumière des nombreux travaux anatomiques et électrophysiologiques effectués chez le singe et chez l'Homme. Ces travaux apportent des contraintes neurobiologiques en lien avec les bases neuronales qui sous-tendent les différentes opérations, que les psychologues ne peuvent ignorer.

1.2 Anatomie du système visuel chez l'Homme

Les informations visuelles multiples qui parviennent à la rétine sont traitées dans les diverses aires sous-corticales et corticales le long des voies visuelles pour être intégrées en une représentation structurée et stable, ce qui nous permet alors de 'voir' les objets en faisant complètement abstraction des caractéristiques de l'image rétinienne. Le nombre connu des aires corticales impliquées dans l'analyse visuelle n'a cessé d'augmenter depuis le début des études anatomiques et neurophysiologiques effectuées chez les primates (Hubel et Wiesel, 1968).

Il a récemment été montré qu'une trentaine d'aires corticales étaient impliquées dans la vision chez le singe et probablement plus chez l'Homme (Felleman et Van Essen, 1991). L'étude plus systématique de leurs connexions anatomiques et de leurs propriétés fonctionnelles a permis de mieux comprendre le système visuel des primates (singe et Homme). Les premières hypothèses de traitement liées à une organisation hiérarchique et parallèle des structures sous-corticales et corticales voient le jour dans les années quatre-vingt (Van Essen, 1979; Van Essen et MAunsell, 1983). Il est supposé, via des connexions intra- et inter-corticales de trois types ('feed-forward', 'feed-back', ou latéral), que plus on monte dans la hiérarchie, plus le traitement de l'information visuelle est intégré (et inversement), et qu'à l'intérieur d'un même niveau hiérarchique les traitements effectués par les différentes aires sont qualitativement distincts.

Grâce aux nouvelles techniques d'imagerie fonctionnelle, les études électrophysiologiques menées chez le singe ont pu être conduites chez l'Homme et ont ainsi permis d'établir une analogie entre les aires visuelles du singe et celles de l'Homme. En dépit de l'existence d'outils de plus en plus précis, le système visuel demeure globalement moins bien connu chez l'Homme que chez le singe (Engel et coll., 1994; Sereno et coll., 1995; DeYoe et coll., 1996; Tootell et coll., 1996). Par ailleurs, de nombreuses controverses persistent, comme celle portant sur l'absence d'homologie entre certaines aires décrites chez l'Homme et celles connues chez le singe (Figures 1 et 2).

Le traitement des informations visuelles débute dans la rétine, qui est composée d'un réseau de cellules réceptrices (cônes et bâtonnets), de cellules relais (cellules bipolaires), de cellules projetant à l'extérieur de la rétine (cellules ganglionnaires subdivisées en deux grandes classes P et M) et d'interneurones (cellules amacrines et horizontales). Les informations sont transmises, via les cellules ganglionnaires dont les axones forment le nerf optique, vers un premier relais thalamique constitué par le noyau géniculé latéral (NGL).

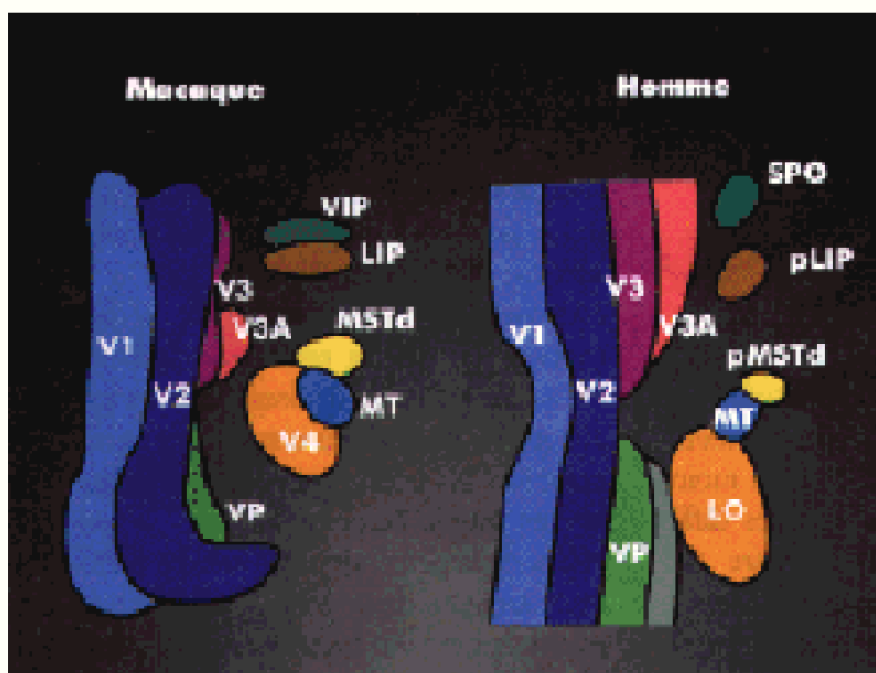


Figure 1. Organisation schématique sur un cortex aplati des aires visuelles identifiées chez l'Homme et chez le singe. Le choix d'une même couleur indique l'homologie entre les aires identifiées chez l'Homme et chez le singe (d'après Reppas et coll., 1996).

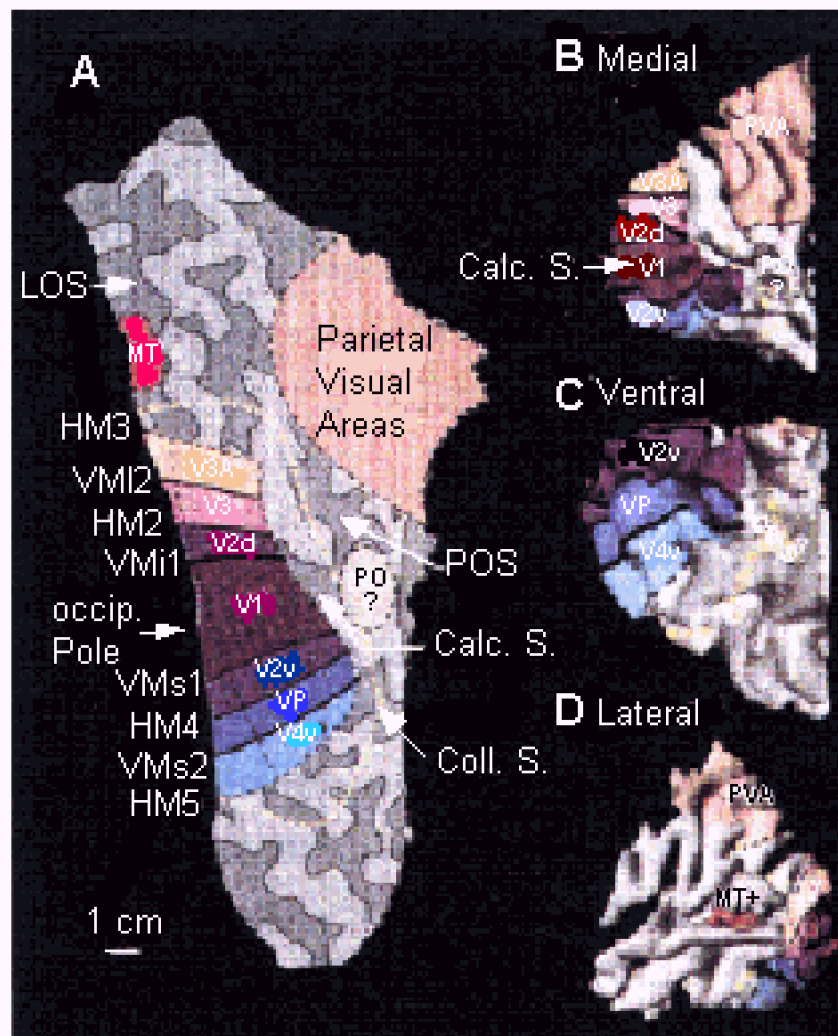


Figure 2. Topographie des aires visuelles identifiées chez l'Homme grâce aux méthodes d'IRM fonctionnelle couplées aux méthodes de déploiement du cortex. A - Vue dépliée du cortex, B-C-D - Modèle tridimensionnel du lobe occipital (d'après DeYoe et coll., 1996).

Deux types de couches cellulaires ont été distinguées dans le NGL : les couches parvocellulaires, au nombre de quatre, recevant les projections des cellules ganglionnaires de type P et impliquées dans la discrimination des couleurs et des formes statiques, et les couches magnocellulaires, au nombre de deux, recevant les projections des cellules ganglionnaires de type M et spécifiquement impliquées dans la détection des formes en mouvement. De ce premier relais thalamique, les informations sont alors transmises vers le cortex visuel primaire ou aire V1.

L'aire V1, caractérisée par son aspect strié, d'où son nom de 'cortex strié', correspond à l'aire 17 dans la classification de Brodmann (Figure 3) et est située, chez l'Homme, à la face interne du lobe occipital au niveau de la scissure calcarine. Elle reçoit l'essentiel des afférences visuelles et présente une organisation architectonique en six couches cellulaires. La couche 4 (couche granulaire externe) est particulièrement développée et reçoit les projections du NGL. La ségrégation du traitement de l'information visuelle, commencée dès la rétine via la subdivision en voies P et M, se poursuit au

niveau de V1 puisque les couches parvocellulaires du NGL projettent sur la couche 4C β tandis que les couches magnocellulaires projettent sur les couches 4C α et 4B de V1. Les neurones de la couche 4C, organisée en colonnes de dominance oculaire, d'orientation et de couleur, projettent sur les couches 2 et 3 de V1 qui présentent à leur tour une alternance de cellules sélectives à l'orientation (interblobs) et de cellules non sélectives à l'orientation (blobs), poursuivant ainsi la ségrégation en deux voies de traitement visuel à l'intérieur de V1 (Livingstone et Hubel, 1984, 1988; Zeki et Shipp, 1998).

La rétinotopie, l'une des propriétés caractéristiques de V1 correspondant à une représentation point par point, bien que légèrement déformée, de l'image rétinienne sur le cortex visuel primaire, explique en partie l'analyse très parcellaire du message visuel qui est effectuée au niveau de V1. En effet, seuls les détails de l'image (ligne, angle, différence de luminance, orientation, etc.) sont traités, les informations sur la forme globale du stimulus n'étant pas analysées.



Figure 3. Classification des 52 aires du cortex selon les cartes publiées par Brodmann en 1909 (vue latérale du cerveau en haut, médiale en bas; d'après Zilles, 1996).

Ce n'est qu'au-delà de V1, dans les aires du cortex préstrié et extrastrié caractérisées

par une rétinotopie de moins en moins marquée, que des traitements à la fois plus globaux et plus spécialisés pourront être effectués.

Les neurones des couches 2 et 3 de V1 projettent sur le cortex préstrié, constitué des aires V2 et V3 (ou aires 18 et 19 selon la classification de Brodmann) situées autour de l'aire visuelle primaire (Shipp et Zeki, 1985). La ségrégation de l'information observée dans V1 se retrouve dans l'aire V2 qui présente elle aussi une organisation modulaire se traduisant par une alternance de bandes marquées fines ou épaisses et de bandes moins marquées ou bandes pâles. Les bandes marquées fines ou épaisses reçoivent les projections des blobs et possèdent des neurones sensibles à la couleur, tandis que les bandes pâles reçoivent les projections des interblobs et contiennent des neurones sensibles à l'orientation (Livingstone et Hubel, 1982, 1983).

Comparativement à l'aire V1, V2 assure un traitement plus complexe de l'information visuelle. L'organisation modulaire de l'aire V3 est moins bien connue que celle de V1 et V2. Cette aire, située autour de V2 et anatomiquement subdivisée en V3 et V3A, est considérée comme une aire 'pivot' puisque qu'elle projette à la fois sur V4 et MT/V5 ; elle semble donc appartenir aux deux systèmes P et M. L'ensemble de ces aires rétinotopiques découvertes chez l'Homme ont leur homologues apparents chez le singe et ont par conséquent gardé une correspondance au niveau des noms (V1, V2, V3, V3A, V4 et V5/MT).

Au-delà de V3, les informations visuelles sont acheminées vers un ensemble d'aires extrastriées anatomiquement réparties dans deux grandes voies visuelles. L'aire LO (latéro-occipitale), située chez l'Homme dans la région des gyri lingual et fusiforme correspondant dans la classification de Brodmann à l'aire 37, pourrait être l'homologue de l'aire V4 située, chez le singe, dans le sillon temporal supérieur (Heywood et Cowey, 1987; Lueck et coll., 1989; Zeki et coll., 1991; Malach et coll., 1995). Selon Zeki (1980), qui le premier décrit cette aire, les neurones de V4 répondraient spécifiquement à la couleur des stimuli. D'autres résultats chez le singe ont attribué à V4 un rôle plus général dans la perception globale des formes (Heywood et Cowey, 1987; Desimone et Ungerleider, 1989; Schiller et Lee, 1991). Quels que soient les débats actuels sur le (ou les) rôle(s) fonctionnel(s) attribué(s) à l'aire V4, il n'en demeure pas moins qu'elle permet d'accéder à une perception cohérente des formes contrairement aux aires V1 et V2 qui traitent l'image visuelle de façon parcellaire.

Les projections de V4 atteignent directement plusieurs aires du cortex temporal, où sont effectués les derniers traitements purement visuels. A l'image de V4, l'aire MT/V5 est considérée comme une aire 'pivot' en raison de ses afférences directes vers plusieurs aires du cortex pariétal. Cette aire, appelée selon les auteurs (Zeki, 1991; Desimone et Ungerleider, 1989) V5 ou MT (pour aire médio-temporale), est située chez le singe dans la région postérieure du sillon temporal supérieur.

L'homologue de cette aire serait situé chez l'Homme à la jonction des lobes occipital, pariétal et temporal dans une région commune aux aires 19 et 37 de Brodmann. Les neurones de MT/V5 sont spécialisés dans la perception et l'interprétation des mouvements des objets ou des formes, ce qui explique que l'on parle parfois d'aire du mouvement' (pour revue, Thorpe, 1994; de La Sayette, 1995; Reppas et coll., 1996;

Tallon-Baudry, 1997).

1.3 Les voies de traitement dorsale et ventrale

A partir d'études anatomiques et électrophysiologiques (Van Essen et coll., 1982; Van Essen et MAunsell, 1983), et d'expériences de lésions chez le singe (Mishkin et coll., 1983), il a été montré que les aires visuelles extrastriées, situées autour de V1, étaient organisées en deux voies de traitement anatomiquement et fonctionnellement distinctes (Ungerleider et Mishkin, 1982). La 'voie ventrale' ou 'voie occipito-temporale', qui inclut V4, mène au lobe temporal et répondrait à la question 'Quoi ?', tandis que la 'voie dorsale' ou 'voie occipito-pariétale', qui inclut MT/V5, mène au lobe pariétal et répondrait à la question 'Où ?'. L'information visuelle cheminerait dans deux grandes voies : l'une traitant les caractéristiques des objets (forme, couleur) et permettant leur identification, l'autre traitant la configuration spatiale des objets et permettant leur localisation dans l'espace ainsi que la perception des mouvements. Cette subdivision en deux systèmes majeurs, prenant initialement naissance au niveau de V1, existerait dès la rétine et les noyaux géniculés latéraux avec les voies parvo- et magno-cellulaires précédemment décrites. En effet, la voie parvocellulaire conduirait au cortex inféro-temporal et la voie magnocellulaire au cortex pariétal. Cette subdivision anatomique et fonctionnelle semble se retrouver à l'intérieur de V1 et V2, avec l'existence de deux systèmes parallèles : l'un traitant de la forme et de la couleur des objets, l'autre de leur orientation et de leurs mouvements dans l'espace (pour revue, Livingstone et Hubel, 1988).

Chacune des deux voies de traitement est constituée d'un ensemble d'aires corticales fonctionnant selon un mode séquentiel et hiérarchique et permettant tout à la fois une intégration et une distribution des informations visuelles tout au long des voies. Toutefois, les caractéristiques de l'entrée visuelle (forme, couleur, mouvement, etc.) peuvent être traitées en parallèle dans les deux systèmes. Plus l'information progresse le long des voies de traitement, plus l'analyse se complexifie et se spécialise. Selon Desimone et Ungerleider (1989), les voies occipito-temporale et occipito-pariétale comportent de nombreuses structures communes dans le cortex strié (V1) et préstrié (V2 et V3) avant de diverger plus nettement sur le plan anatomique (pour revue, de La Sayette, 1995; Tallon-Baudry, 1997).

La voie occipito-temporale, correspondant au 'système P', intègre les cellules ganglionnaires appartenant à la classe P au niveau de la rétine et des noyaux géniculés latéraux, les cellules 4C β de la couche 4C de V1, les couches 2 et 3 de V1 (blobs et interblobs), les bandes marquées fines ou épaisses (ou bandes minces) et les bandes pâles (ou interbandes) de V2, l'aire V3v, l'aire V4, et se termine dans le cortex temporal inférieur (Figure 4). Sur le plan anatomique, le cortex inféro-temporal est subdivisé en aires TEO (cortex inféro-temporal postérieur) et TE (cortex inféro-temporal antérieur), TE étant parfois subdivisée à son tour en antérieur (TEa correspondant dans une autre nomenclature à AIT - *Anterior Infero-Temporal*) et postérieur (TEp correspondant à CIT - *Central Infero-Temporal*). Les neurones situés dans les différentes structures le long de la voie ventrale permettent d'aboutir au niveau des aires TEO et TE à une représentation cohérente des objets perçus (Figure 5). L'observation de neurones très sélectifs, ne répondant qu'à certains stimuli complexes, tels que les mains ou les visages, situés dans

le fond du sillon temporal supérieur chez le singe MAcaque, conforte l'existence de phénomènes intégratifs de plus en plus complexes le long de la voie visuelle ventrale (Gross et coll., 1972; Perrett et coll., 1982; Desimone et coll., 1984).

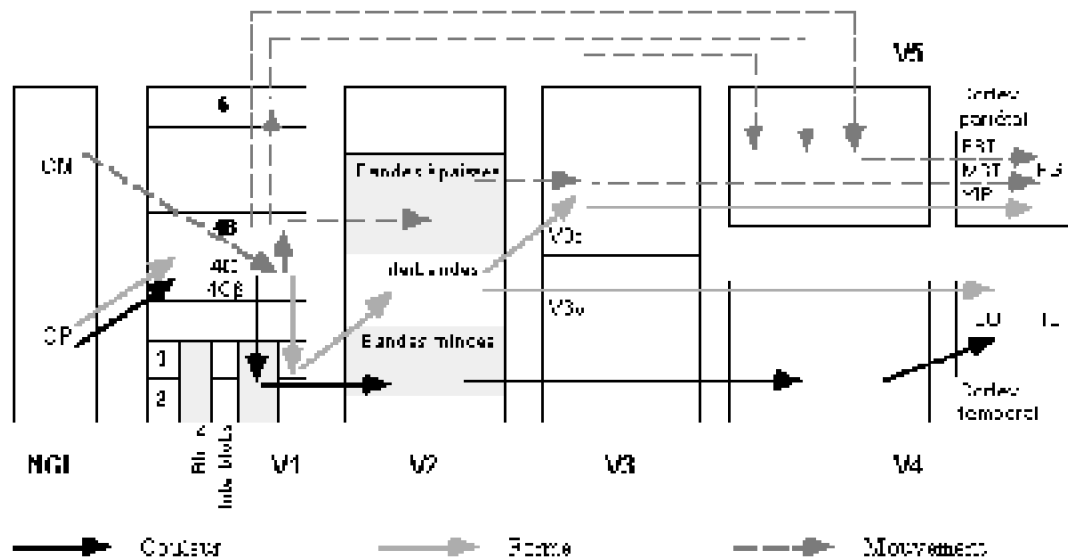


Figure 4. Représentation schématique des deux voies de traitement visuel : la voie ventrale, occipito-temporale traitant de la forme et de la couleur des objets, et la voie dorsale, occipito-pariétale, traitant du mouvement (NGL: Noyaux Géniculés Latéraux; CM: Couche MAGnocellulaire; CP: Couche Parvocellulaire). Les flèches symbolisent les connexions antérogrades entre les aires constitutives des deux voies (d'après de La Sayette, 1995).

Par ailleurs, ces auteurs ont également montré qu'une ablation de TEO entraîne des troubles de discrimination visuelle. Des données récentes en Imagerie fonctionnelle par Résonance MAGnétique Nucléaire (IRMf) et en Tomographie à Emission de Positons (TEP) chez l'Homme confortent les observations faites chez le singe. En effet, plusieurs études ont rapporté l'existence de réponses plus fortes dans le gyrus fusiforme et plus particulièrement dans les aires LO et FFA (*Fusiform Face Area*) pour des stimuli faciaux (Haxby et coll., 1994; McCarthy et coll., 1996; Kanwisher et coll., 1997; Chao et coll., 1999; Ishai et coll., 1999; Levy et coll., 2001), et des réponses plus importantes dans les gyri lingual et fusiforme médian pour des immeubles ou des maisons (Aguirre et coll., 1998; Haxby et coll., 1999), ou encore dans l'aire PPA (*Parahippocampal Place Area*) pour des scènes naturelles (Epstein et Kanwisher, 1998; Epstein et coll., 1999; MAguire et coll., 2001; Kanwisher, 2001).

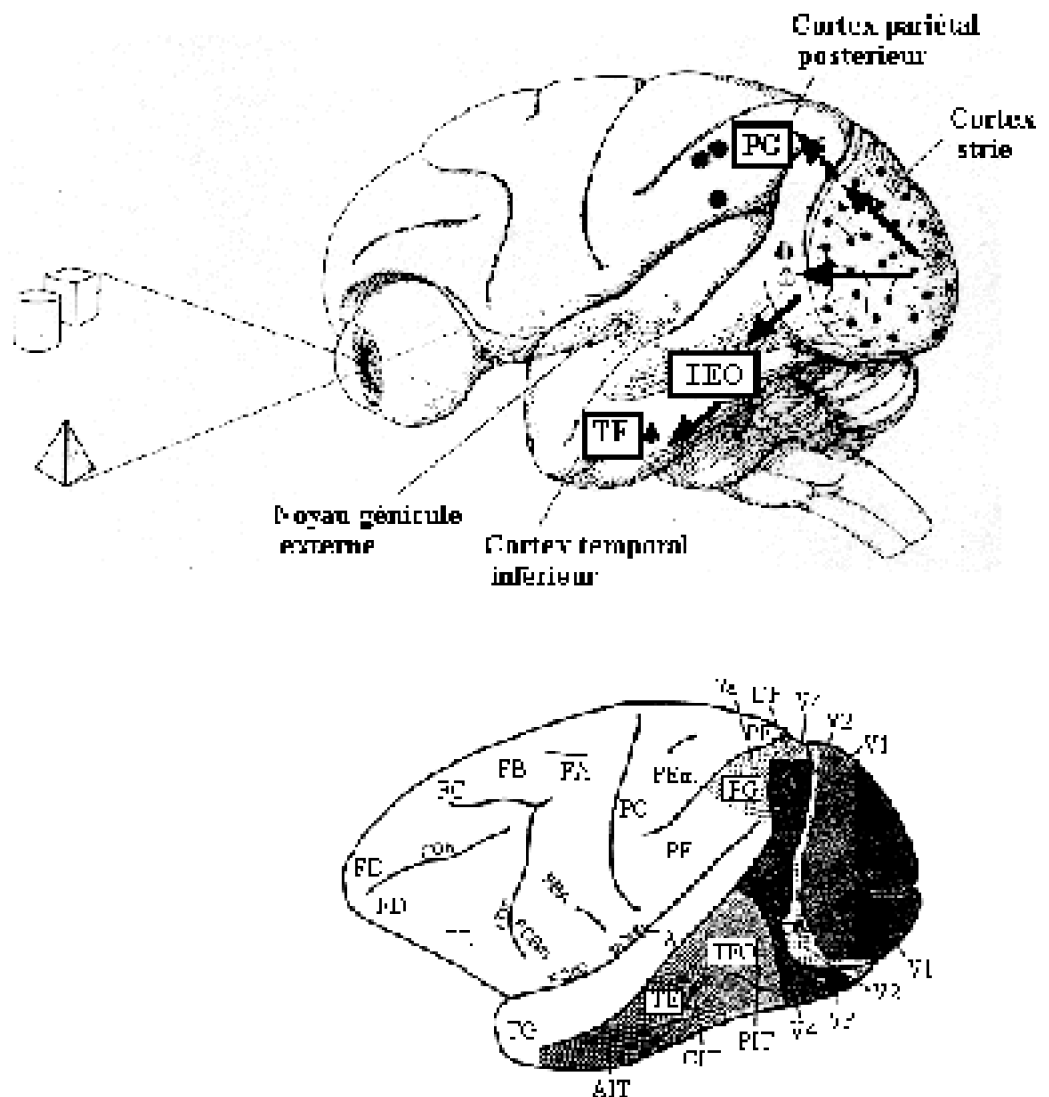


Figure 5. Représentation schématique des deux voies corticales sur des vues latérales de la surface du cerveau de l'Homme (en haut) et du singe MAcaque (en bas) avec la nomenclature des différentes aires (d'après Mishkin, 1982, et Logothetis et Sheinberg, 1996).

Signalons enfin que la dichotomie observée pour le traitement perceptif des objets entre les voies occipito-temporale et occipito-pariétale semble se poursuivre jusqu'au niveau du cortex préfrontal lors de traitements plus profonds mettant en jeu la mémoire.

Il a en effet été montré que les neurones de la voie ventrale projettent sur la partie inférieure du cortex préfrontal et ceux de la voie dorsale sur le cortex préfrontal dorsolatéral (Wilson et coll., 1993).

La voie occipito-pariétale, correspondant au 'système M', intègre les cellules ganglionnaires appartenant à la classe M au niveau de la rétine et des noyaux géniculés latéraux, les cellules 4C α de la couche 4C de V1, la couche 4B de V1, les bandes marquées épaisses de V2, les aires V3d et V3A, l'aire MT/V5, et se termine dans le cortex

pariétal (Figure 4). D'un point de vue anatomique, les aires FST (*Floor of Superior Temporal sulcus*) et MST (*Mesial Superior Temporal sulcus*), constitutives du cortex temporal supérieur, ainsi que les aires VIP (*Visual Inferior Parietal*) et PG (*Parietal angular Gyrus* ou aire 39 de Brodmann), constitutives du cortex pariétal inférieur, sont considérées comme appartenant à la voie dorsale. Ces aires, observées dans le cortex du singe, n'ont pas toutes leur homologue chez l'Homme. Par exemple, l'aire baptisée SPO, située dans la région pariéto-occipitale du cortex humain, ne semble pas avoir d'homologue évident chez le singe bien que les neurones de cette aire répondent préférentiellement à des mouvements structurés très subtiles comme le font les neurones de l'aire MST chez le singe (Zeki et coll., 1991). Toutefois, la majorité des neurones situés dans les différentes aires le long de la voie occipito-pariétale présentent une extrême sensibilité à la direction des mouvements, alors qu'ils demeurent globalement insensibles à la forme ou la couleur des objets (Figure 5).

Enfin, la dichotomie entre les deux voies de traitement a également été confortée par l'étude des lésions du cortex pariétal chez l'Homme, lésions qui sont généralement associées à des déficits visuospatiaux (héminégligence, simultagnosie, ataxie optique, etc.).

1.4 Des voies d'analyse visuelle directes extrastrées

Nous avons vu précédemment que le traitement de l'information au sein du système visuel met en jeu un ensemble d'aires sous-corticales et corticales organisées d'une façon hiérarchique, supposant de ce fait une circulation de l'information sur un mode linéaire ascendant et un découpage du traitement en un certain nombre d'étapes successives. Toutefois, certaines données anatomiques et neurophysiologiques récentes ont montré que le système visuel était capable d'effectuer un traitement visuel sophistiqué, faisant appel à des catégorisations rapides, en des temps très courts.

Chez le singe éveillé, par exemple, l'enregistrement des réponses neuronales unitaires dans le lobe temporal a permis de mettre en évidence l'existence de neurones capables de répondre sélectivement à des stimuli complexes, tels que les visages, à des latences de seulement 100 ms (parfois moins) après la présentation du stimulus (Perrett et coll., 1982, 1984; Raviguel et coll., 1989; Oram et Perrett, 1992; Tovee et coll., 1993; Rolls et Tovee, 1994; Fabre-Thorpe et coll., 1998; Keysers et coll., 2001; Thomas et coll., 2001; pour revue, Desimone, 1991; Perrett et coll., 1987). Chez l'Homme, également, des traitements visuels complexes effectués en une centaine de millisecondes ont pu être mis en évidence par l'analyse des potentiels évoqués. Des potentiels sélectifs au cours de tâches de catégorisation visuelle d'animaux ou de visages ont par exemple été enregistrés dès 150 ms (150-180 ms) après la présentation du stimulus (Bötzel et Grüsser, 1989; Jeffreys, 1989; Allison et coll., 1994; Bentin et coll., 1996; George et coll., 1996; Thorpe et coll., 1996; Allison et coll., 1999; Fabre-Thorpe et coll., 2001). Par ailleurs, des effets de catégorisation à des latences encore plus précoces, inférieures à 100 ms, ont été récemment observés chez l'Homme (George et coll., 1997; Seeck et coll., 1997; Debruille et coll., 1998; Linkenkaer-Hansen et coll., 1998; Pizzagalli et coll., 1999; Halgren et coll., 2000; Mouchetant-Rostaing et coll., 2000a, 2000b; VanRullen et Thorpe, 2001).

De telles observations remettent en question un traitement strictement séquentiel de l'information au sein du système visuel. En effet, l'organisation hiérarchique du système ne peut rendre compte de telles contraintes temporelles dans le traitement de stimuli visuels aussi complexes que des scènes naturelles ou des visages. Si l'on raisonne en terme de codage local supposant l'existence de neurones sélectifs aux visages situés dans la partie inférieure du lobe temporal, l'information visuelle captée au niveau de la rétine est supposée traverser au moins une bonne dizaine de synapses avant d'activer ces neurones (photorécepteurs, cellules bipolaires, cellules ganglionnaires, noyau géniculé latéral, deux synapses dans V1, V2, et V4, et au moins une synapse pour atteindre la partie postérieure du cortex temporal inférieur). Or, même si nous faisons l'hypothèse d'un traitement complètement 'feed-forward' de l'information, seule une dizaine de millisecondes en moyenne ne peut être accordée à chaque étape.

Ce calcul, bien qu'approximatif, invalide l'hypothèse d'un traitement strictement séquentiel de l'information avec un codage local, mais serait davantage en faveur d'une organisation en réseau du système visuel avec un codage distribué fondé sur le niveau de synchronisation entre les différents neurones activés tout au long de la voie visuelle ventrale. L'hypothèse d'un traitement de l'information parallèle plutôt que séquentiel a été confortée par des études chez le singe montrant un recouvrement de latences des réponses entre les différentes aires visuelles (Ashford et Fuster, 1985; Raiguel et coll., 1989; Schroeder et Givre, 1991; Nowak et coll., 1995). Une autre hypothèse consisterait à envisager un traitement plus rapide et plus précis que celui jusqu'à présent admis à l'intérieur de la voie occipito-temporale (Seeck et coll., 1997), ce traitement plus rapide pouvant par ailleurs être expliqué par la nature de certains stimuli ayant un 'pouvoir comportemental' et une composante innée très importante chez la plupart des primates (exemples de stimulus lié à la nourriture, aux prédateurs, aux partenaires sexuels, etc.).

La rapidité observée au cours de certains traitements sensoriels peut également être expliquée par l'existence de voies anatomiques extrastriées autres que la voie géniculo-striée (Figure 6). Il existerait, en effet, des projections directes de certaines structures sous-corticales (pulvinar et noyaux géniculés latéraux) vers les aires du cortex extrastrié augmentant ainsi la rapidité de transmission de l'information le long de la voie occipito-temporale (Fries, 1981; Standage et Benevento, 1983). Il a été montré que le pulvinar, correspondant à une structure thalamique complexe, reçoit des projections directes des cellules ganglionnaires ou des cellules gamma de la rétine (Covey et coll., 1994) et envoie, à son tour, des projections, anatomiquement séparées, vers les aires extrastriées des voies occipito-temporale et occipito-pariétale (Zeki, 1990; pour revue, Milner et Goodale, 1995).

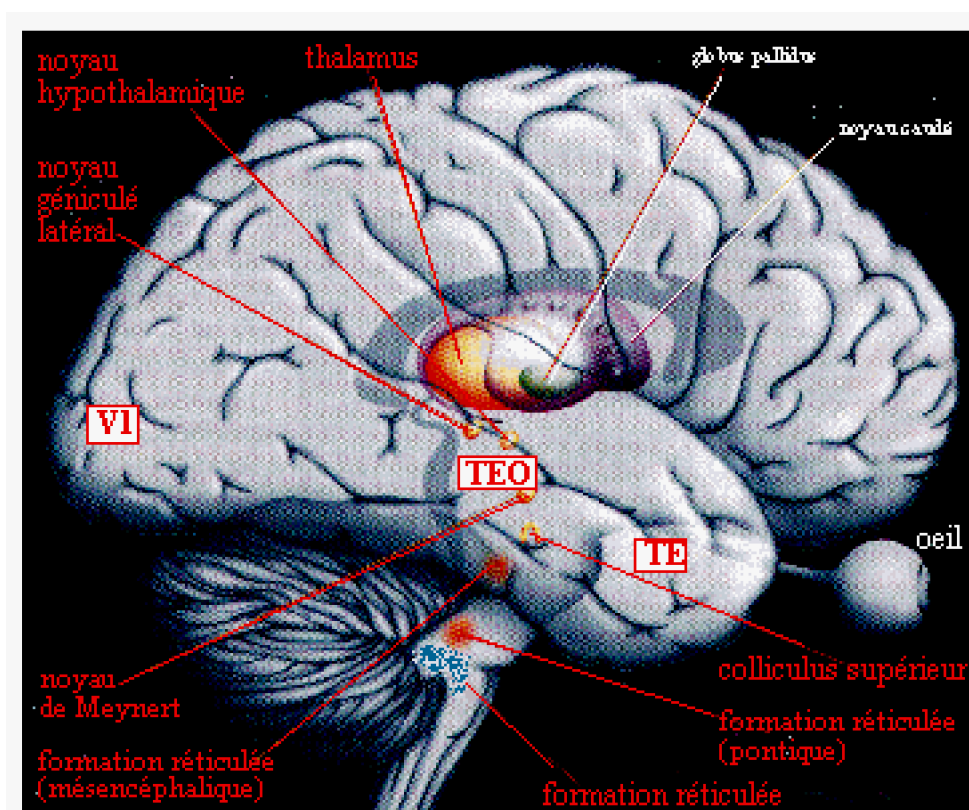


Figure 6. Représentation schématique des structures sous-corticales (noms indiqués en rouge) présentant des projections directes vers les cortex préstrié et extrastrié. Ces structures sont impliquées dans les voies visuelles extra-striées qui court-circuitent l'aire visuelle primaire (V1) et constituent ainsi des voies de traitement parallèles à la voie géniculostriée (d'après Berthoz et Petit, 1996).

L'un des rôles fonctionnels du pulvinar serait de sélectionner les informations visuelles pertinentes de part la saillance de leurs traits ; il serait également impliqué dans les phénomènes d'attention sélective (LaBerge et Buchsbaum, 1990). Il a également été montré que certaines projections du noyau géniculé latéral atteignent directement le cortex préstrié ainsi que le cortex temporal inférieur en court-circuitant V1 (Fries, 1981; Yukie et Iwai, 1981; Hernandez-Gonzalez et coll., 1994). Enfin, les aires TE et TEO de la voie occipito-temporale recevraient des projections non réciproques de l'hypothalamus suprachiasmatique, du colliculus supérieur, du noyau de Meynert, du raphé médian et dorsal, du locus coeruleus, et de la formation réticulée (Webster et coll., 1993).

Les travaux, précédemment cités, montrent l'existence, chez le singe, de projections directes de certaines structures sous-corticales sur les aires des cortex préstrié et extrastrié. Ils ont été confortés, chez l'Homme, par l'étude de patients cérébrolésés présentant une vision résiduelle (vision aveugle ou *blindsight*) en dépit d'une lésion de V1 (pour revue, Cowey et Stoerig, 1991; Babur et coll., 1993; Weiskrantz, 1996). Les capacités visuelles persistantes chez les patients souffrant de *blindsight* ne se limiteraient pas à la détection de cibles situées dans le champ aveugle mais correspondraient également, selon certains auteurs (Stoerig et Cowey, 1989), au maintien de la discrimination d'attributs, tels que la couleur. Quels que soient les cas, ce phénomène de

vision résiduelle, ou plus exactement de vision inconsciente, implique sur un plan anatomique l'existence de voies extrastriées parallèles à la voie géniculostriée sous-tendant la vision consciente.

2. Niveaux de traitement de l'information visuelle

Dans le cadre de la théorie du traitement de l'information, il est généralement admis, comme nous l'avons partiellement évoqué dans les paragraphes précédents, que les processus d'analyse perceptive de l'information visuelle diffèrent des processus mnésiques. Les travaux issus de la psychologie expérimentale et de la neuropsychologie cognitive ont largement contribué au découpage des processus cognitifs complexes, apparemment unitaires, en un ensemble de sous-composantes. Toutefois, la dissociation entre les différents niveaux d'analyse, voire entre les étapes considérées comme purement perceptives et celles considérées comme davantage liées à des phénomènes mnésiques, est rendue difficile lorsque nous avons affaire à des stimuli familiers étant donné l'accès très rapide aux représentations lexicales et sémantiques qui leur sont associées. L'approche cognitiviste du traitement de l'information considère que toute fonction est décomposable en sous-opérations ordonnées selon un mode séquentiel et hiérarchique ou parallèle et distribué. Cette approche fournit actuellement un cadre heuristique au sein duquel l'ensemble des données expérimentales sont discutées et les modèles théoriques améliorés.

Nous présenterons donc, dans un premier temps, le cadre général et les principaux modèles sur le fonctionnement de la mémoire humaine ayant constitué, au milieu du vingtième siècle, les prémisses du développement du courant cognitiviste en psychologie. Puis, nous exposerons plus en détail le modèle élaboré par Craik et Lockhart en 1972 à l'origine de la théorie des niveaux de traitement. Nous montrerons, enfin, l'importance de ce modèle et sa contribution à l'émergence de nouvelles théories sur le traitement de l'information visuelle.

2.1 Origine de la notion de niveaux de traitement

Jusqu'aux années soixante-dix, les conceptions de la mémoire humaine étaient dominées par les notions d'unités de stockage et de transfert de l'information. La mémoire était généralement présentée comme un système passif à l'intérieur duquel des traces étaient stockées à des adresses précises et ne pouvaient être récupérées qu'à l'issue d'un processus de recherche mentale. Ce cadre descriptif, relativement rigide, était fondé sur des représentations structurelles hypothétiques de la mémoire distinguant des classes de systèmes fonctionnels de stockage de l'information. Issues des conceptions théoriques de Miller (1956) et Broadbent (1958) supposant l'existence d'une mémoire transitoire précédant le stockage des informations, différentes formulations théoriques ont vu le jour avant l'apogée de la conception dualiste de la mémoire. Dans les années soixante, Sperling (1960) étudia une forme de mémoire très transitoire (250-300 ms) permettant de conserver, un court laps de temps, l'information sensorielle sous forme d'une représentation mnésique non structurée de nature visuelle ; cette mémoire fut appelée, quelques années plus tard, par Neisser (1964, 1967) 'mémoire iconique'. Des résultats

similaires ont pu être observés pour la modalité auditive avec une 'mémoire échoïque' (Moray, 1959, 1967).

A partir de la notion de 'mémoire iconique', les concepts de 'mémoire transitoire' (Posner et coll., 1969), 'mémoire primaire' et 'mémoire secondaire' (Waugh et Norman, 1965; Watkins, 1974) ont été définis, chacune de ces mémoires étant caractérisée par une capacité plus ou moins limitée de stockage des informations. Il faut attendre la fin des années soixante pour voir émerger le modèle théorique d'Atkinson et Shiffrin (1968), largement inspiré du modèle 'modal' élaboré par Murdock (1967) et des conceptions dualistes de la mémoire.

Le modèle d'Atkinson et Shiffrin distingue trois niveaux de stockage des informations en mémoire : un stockage en mémoire sensorielle de l'ordre de quelques millisecondes, un stockage en mémoire à court terme (MCT) de 5 à 20 secondes, et un stockage en mémoire à long terme (MLT). Alors que la MCT semble caractérisée par une capacité limitée de stockage, la MLT ne semble pas connaître de limitation (Figure 7).

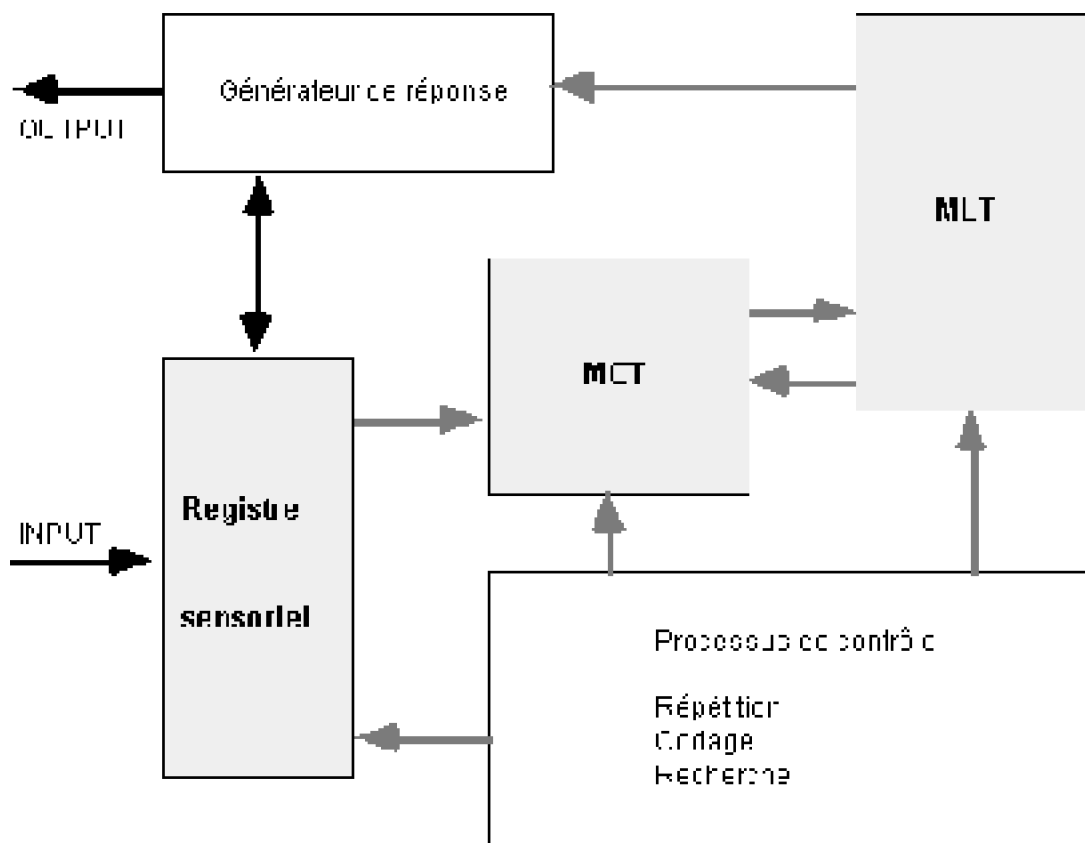


Figure 7. Modèle 'modal' de la mémoire humaine distinguant trois registres fonctionnels de stockage de l'information : la mémoire sensorielle, la mémoire à court terme (MCT), et la mémoire à long terme (MLT) (d'après Atkinson et Shiffrin, 1968).

L'entrée des informations en MLT supposait une transition préalable en MCT. Cette idée de stockage des informations dans différents registres de mémoire s'avère rapidement être une conception trop stricte. Ainsi, dès le début des années soixante-dix

vont émerger des limitations sérieuses à la théorie dualiste remettant en question les systèmes fonctionnels de stockage, qui ne correspondraient pas à des systèmes neurologiques distincts mais davantage à des phases d'activation différentes d'un seul système.

De ces critiques est apparue, notamment, la notion de 'mémoire de travail', ou 'working memory' (Baddeley et Hitch, 1974), remplaçant en partie le concept de MCT et considérant cette dernière comme une portion momentanément active de la MLT (pour revue, Giboin, 1979; Tiberghien, 1991; Baddeley, 1992). C'est également dans ce contexte qu'a été élaboré le modèle théorique sur les niveaux de traitement par Craik et Lockhart (1972). Tout en conservant l'idée d'une mémoire comme système de traitement, l'approche en termes de niveaux, ou profondeur de traitement a permis de décrire la mémoire en termes d'opérations plutôt qu'en termes de structures. Bien que le cadre des niveaux de traitement conçoive également la mémoire comme une hiérarchie continue admettant encore une distinction entre MCT (ou mémoire primaire) et MLT, il représente une approche alternative aux théories structurelles de la mémoire, rejetant de ce fait le modèle d'Atkinson et Shiffrin. Le principe des niveaux de traitement met en effet l'accent sur les processus qui contribuent à traiter et à mémoriser les informations davantage que sur la structure de la mémoire humaine, et suppose un système unique qui, en certaines de ses parties, peut présenter une capacité limitée de traitement, et non plus de stockage.

2.2 Niveaux de traitement et perception des objets complexes

Le modèle de Craik et Lockhart (1972), à l'origine de la théorie des niveaux de traitement, a donc fourni un cadre théorique général pour l'étude de la mémoire humaine, alors considérée comme un continuum de processus (Figure 8). Si la théorie des niveaux de traitement a été construite pour tout type de stimulus, elle a initialement été formulée pour du matériel verbal. Selon les auteurs, on entend par "niveaux" ou "profondeur" de traitement une série d'opérations 'perceptives' qui ont lieu dans un ordre déterminé, hiérarchique et qui peuvent être classées en quatre grandes catégories : les opérations sensorielles, identificatrices de forme, identificatrices de sens et les opérations élaboratrices.

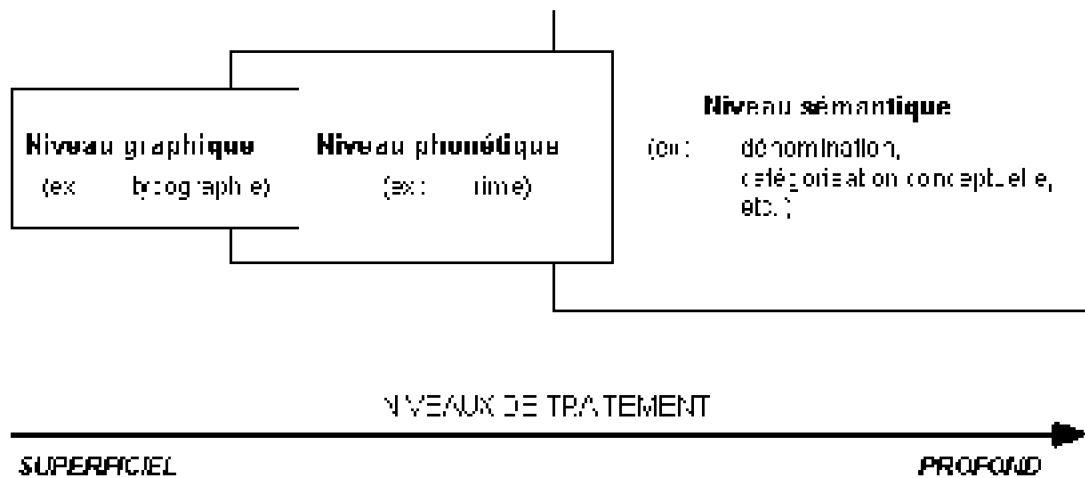


Figure 8. Représentation schématique de la théorie des niveaux de traitement, ou profondeur d'analyse, selon Craik et Lockhart (1972), établie à partir d'un matériel verbal.

Toutefois, la hiérarchie de traitements est continue : les traitements qui se produisent en première position portent sur les attributs sensoriels des stimuli tandis que les traitements qui sont réalisés ultérieurement se détachent progressivement des attributs physiques pour finalement ne s'attacher qu'aux attributs sémantiques. La notion de niveaux de traitement exprime, selon les auteurs, la différence de degré d'analyse sémantique entre les étapes de traitement. Ainsi, l'analyse d'un stimulus verbal (mot, phrase, etc.) ou non verbal (image, dessin, photographie, visage, etc.) s'effectuerait selon une suite d'opérations, appelées 'analyses', 'traitements' ou 'encodages', extrayant les attributs, traits ou caractéristiques des stimuli. Les niveaux préliminaires, ou superficiels, concerneraient l'analyse des traits physiques ou sensoriels, tels que les lignes, les angles, la brillance, la fréquence spatiale, la hauteur ou l'intensité tonale. Les traitements des niveaux ultérieurs permettraient l'appariement des traits sensoriels à ceux élaborés et stockés au cours des apprentissages antérieurs afin d'identifier le stimulus (accès à son nom et à sa signification). Le principe de profondeur suppose donc l'existence de représentations maintenues plus ou moins longtemps en mémoire en fonction des traitements effectués, et rejette l'idée de registres.

Dans leur expérience princeps, Craik et Lockhart ont induit les niveaux d'analyse par des questions appropriées sur les caractéristiques des mots présentés aux sujets. Cinq types de questions ont été utilisés : les deux premiers types concernaient les caractéristiques graphiques des mots ('Y a-t-il un mot ?', 'Le mot est-il écrit en lettres majuscules ?'), le troisième type, les caractéristiques phonétiques ('Le mot rime-t-il avec *chaise* ?'), les quatrième et cinquième types de questions concernaient les caractéristiques sémantiques des mots ('Le mot est-il une sorte de poisson ?', 'Le mot convient-il dans la phrase ?'). A travers ce principe, Craik et Lockhart défendent la thèse selon laquelle un niveau de traitement profond serait associé à un fort degré d'analyse sémantique et un taux de rétention élevé. Un traitement superficiel serait ainsi exécuté plus rapidement qu'un traitement profond. Par exemple, un visage, bien qu'il n'ait pas de signification sémantique dans le sens où le mot en a une, peut être associé à certaines

informations relatives à l'identité de la personne, telles que son nom, sa profession, le contexte de la rencontre, etc. De ce fait, un niveau de traitement profond correspondant à un nombre croissant d'associations sémantiques faciliterait sa récupération en mémoire dans un but d'identification de la personne. Le cadre conceptuel des niveaux de traitement défend par conséquent trois hypothèses majeures : l'existence d'un traitement séquentiel avec un ordre fixe des étapes d'analyse, une certaine hiérarchie des traitements ordonnés du plus superficiel au plus profond, et la notion de trace mnésique, définie comme le résultat des activités perceptives et sémantiques opérées sur le matériel présenté, ou encore l'impact en mémoire de tout traitement d'informations.

Ces hypothèses ont été largement testées, jusqu'au début des années quatre-vingt, sur du matériel verbal et imagé. L'effet des niveaux de traitement sur les capacités de rétention a été étudié dans un certain nombre de travaux en psychologie expérimentale à travers diverses épreuves de rappel et/ou de reconnaissance de mots (Jenkins, 1974; Rowe, 1974; Craik et Tulving, 1975; Klein et Saltz, 1976; Wood, 1976).

La notion de niveau de traitement sémantique a été mieux définie dans l'analyse des structures de phrase et associée à différents niveaux de compréhension (Mistler-Lachman, 1972; Marslen-Wilson et Tyler, 1976; Perfetti, 1976). Pour prétendre à une certaine généralisation, la théorie des niveaux de traitement a également été testée sur du matériel non verbal, tel que des dessins d'animaux (Friedman et Bourne, 1976), d'objets manufacturés (Nelson et Reed, 1976) ou de visages humains (Bower et Karlin, 1974, Bower et coll., 1975; Warrington et Acroyd, 1975), ainsi que des photographies de visages (Winograd, 1976; Patterson et Baddeley, 1977; Baddeley et Woodhead, 1982; Wells et Hryciw, 1984). Les paradigmes expérimentaux étaient généralement divisés en deux sessions : une première session destinée à la présentation des stimuli et une seconde session évaluant la reconnaissance des stimuli vus antérieurement. Pour moduler la profondeur d'analyse et étudier ses effets sur la reconnaissance ultérieure, il était demandé aux sujets d'effectuer différentes tâches au cours de la première étape d'encodage des stimuli. Par exemple, dans son étude en 1976, Winograd a testé la reconnaissance de visages masculins dans neuf conditions distinctes mettant chacune en jeu une tâche de jugement. Ces tâches étaient regroupées en trois catégories : (1) jugements des visages sur leurs caractéristiques physiques (aspect des cheveux, taille du nez, poids de la personne), (2) jugements fondés sur des attributs relatifs aux dimensions psychologiques de la personne (intelligence, anxiété, amabilité), et (3) jugements portant sur les rôles sociaux possibles (Peut-il être un acteur, un enseignant, un homme d'affaires ?). Les résultats ont à nouveau montré des performances de reconnaissance plus faibles après un jugement portant sur les caractéristiques physiques des visages qu'après un jugement portant sur les traits de personnalité ou de profession. Winograd en a conclu, comme les auteurs précédemment cités, que plus le nombre de traits faciaux encodés est grand, meilleure est la reconnaissance des visages.

2.3 Niveaux de traitement et émergence des théories visuelles

Si le cadre conceptuel des niveaux de traitement a présenté beaucoup d'intérêt, il a également été beaucoup critiqué. Deux types d'objections ont été formulés : certaines de nature essentiellement théorique et d'autres fondées sur des arguments expérimentaux

infirmant ou minimisant le principe de profondeur de traitement (Nelson, 1977). Les critiques formulées peuvent être résumées selon les trois points suivants (pour revue, Baddeley, 1978; Lockhart et Craik, 1990):

1. une incapacité d'atteindre et de mesurer les différents niveaux de traitement isolément ;
2. une définition trop imprécise des différents niveaux d'analyse à l'intérieur des larges domaines de traitement phonémique et sémantique ;
3. la réfutation de l'hypothèse de niveaux de traitement linéaires et hiérarchiques, chacun étant plus profond que le précédent, en raison de la description de patients dyslexiques capables d'accéder à la signification de mots qu'ils sont par ailleurs incapables de lire à voix haute (MARshall et Newcombe, 1973; Shallice et Warrington, 1975).

Certains auteurs ont également reproché à la théorie des niveaux de traitement de mettre l'accent sur les processus d'encodage sans préciser les conditions de récupération, ignorant ainsi la notion de concordance des traitements et l'hypothèse selon laquelle la meilleure façon d'encoder un matériel dépend des conditions de récupération attendues (Jacoby, 1975; Morris et coll., 1977; Bransford et coll., 1979). Les recherches sur les processus mis en jeu dans la lecture ont également remis en cause la notion de succession d'étapes indépendantes, suggérant plutôt un déroulement des opérations en parallèle à différents niveaux d'analyse (Rumelhart et McClelland, 1986).

Malgré la complexification des approches dans le domaine des sciences cognitives au cours de ces dernières décennies, nombreuses sont les idées originales issues de la théorie des niveaux de traitement qui ont survécu et ont apporté un cadre heuristique encourageant ainsi l'acquisition et l'interprétation de nouvelles données et servant de fondations pour l'élaboration de futures théories.

L'approche dite 'computationnelle' visant à identifier différents 'modules' de traitement sous-jacents à la réalisation d'une fonction est un des héritages directs de la théorie des niveaux de traitement. Un exemple récent en psychologie cognitive et en intelligence artificielle en est la théorie computationnelle de la perception et de l'imagerie visuelle proposée par Kosslyn (Kosslyn, 1975, 1987; pour revue Kosslyn et Koenig, 1992). Cette théorie postule l'existence de sous-systèmes ou modules, différemment représentés dans les deux hémisphères cérébraux, sous-tendant les différentes opérations cognitives impliquées dans le traitement de l'information visuelle. Ce type d'approche permet d'aboutir à une cartographie fonctionnelle cognitive et constitue une démarche indispensable à la compréhension des rapports entre les structures cérébrales et les fonctions mentales. Toutefois, étant formulée sur la base d'une organisation modulaire et hiérarchique des processus cérébraux, à l'image du fonctionnement d'un ordinateur, elle ne permet pas d'envisager une vue dynamique des capacités de traitement de l'information.

La théorie des niveaux de traitement a par ailleurs eu un impact conceptuel important sur l'émergence des principales théories visuelles et des modèles de reconnaissance des

objets qui ont marqué le courant cognitiviste des années quatre-vingt, comme nous allons l'évoquer dans les paragraphes suivants.

3. Modèles théoriques et traitement visuel des objets complexes

A la confluence des travaux menés en intelligence artificielle, en neurophysiologie et en psychologie cognitive sont nées des conceptions générales de la représentation visuelle des objets visant à préciser, au travers de modèles théoriques, les opérations effectuées par le système visuel pour reconnaître un objet. Les différents modèles théoriques, présentés ci-après, ont pour ambition de rendre compte des mécanismes de reconnaissance des objets à travers une conception modulaire de la cognition. Quelle que soit la catégorie d'objets pour lesquels ils ont été élaborés, ces modèles sont caractérisés par l'existence de processus indépendants (*modularité*) fonctionnant en parallèle (*parallélisme*) et/ou organisés en étapes séquentielles successives (*hiérarchie*). Parmi les nombreux modèles qui ont été conçus au cours des années quatre-vingt, nous avons choisi de ne présenter que ceux qui ont eu un impact majeur dans l'étude du système visuel.

Les conceptions théoriques de MArr (1982) et celles de Biederman (1987), occupant une position centrale dans la compréhension des processus sous-tendant l'analyse perceptuelle et la construction de la représentation perceptive finale des objets, seront présentées en détail. Puis, nous exposerons les modèles théoriques destinés au traitement des catégories particulières d'objets à forte connotation psychosociale pour l'Homme, telles que les mots et les visages. Enfin, nous détaillerons, parmi les différents modèles de reconnaissance des visages, celui qui demeure actuellement un des plus détaillés et par conséquent un des plus influents, à savoir le modèle de Bruce et Young (1986).

3.1 Conceptions théoriques de MArr (1982) et Biederman (1987)

La conception théorique de MArr (MArr et Nishihara, 1978; MArr, 1982) suggère une décomposition des processus de traitement visuel en trois étapes d'analyse, chacune correspondant à un degré différent d'abstraction. Ce modèle propose une analyse hiérarchique visant à décrire les objets indépendamment du point de vue de l'observateur de manière à ce qu'ils soient reconnus quelles que soient les conditions d'observation.

La première étape de traitement correspond au codage de l'intensité de chacun des points constituant l'image rétinienne et aboutit à l'élaboration d'une 'ébauche primaire grossière' (*raw primal sketch*) puis d'une 'ébauche primaire' (*primal sketch*) du stimulus, l'ébauche primaire étant construite par groupement des zones de changement des gradients d'intensité lumineuse et par délimitation des contours (via un codage de la densité et de la colinéarité). A partir des informations obtenues sur les surfaces, le système est à même d'extraire un certain nombre d'informations relatives à la structure tridimensionnelle de l'objet pour élaborer une 'ébauche en 2.5 dimensions' (*2.5 D representation*). Ces transformations permettent de percevoir l'orientation et la profondeur des objets mais leurs représentations demeurent, à ce stade de l'analyse, étroitement

dépendantes du point de vue de l'observateur. Ce n'est qu'à la fin de la dernière étape de traitement qu'une représentation tridimensionnelle (*3D representation*), centrée sur l'objet, est construite permettant ainsi d'assurer une représentation constante de l'objet et de le reconnaître quel que soit le point de vue duquel il est observé. Cette dernière étape permet d'extraire les propriétés invariantes des objets et de construire une représentation indépendante de leur position, de leur distance, et de leur orientation par rapport à l'observateur.

MArr suggère un codage des représentations en trois dimensions sous la forme de volumes simples (cônes) organisés d'une manière hiérarchique (emboîtée) pour former une représentation 'structurale' de l'objet correspondant à une vue canonique qui met en évidence l'axe principal et les détails locaux caractéristiques de l'objet mais qui ne représente pas nécessairement sa vue la plus fréquente ou la plus conventionnelle dans la vie quotidienne (Figure 9). Selon MArr, l'ensemble de ces transformations pourraient être accomplies en environ 100 ms. Si cette théorie rend assez bien compte de la reconnaissance de catégories d'objets, comme celle des visages par exemple (Figure 10), elle ne prévoit toutefois pas la reconnaissance d'exemplaires particuliers au sein d'une catégorie. Une limitation du modèle de MArr serait donc son incapacité à expliquer la reconnaissance d'objets à partir seulement de certains éléments ou détails caractéristiques.

Biederman (1987) a étendu les théories de MArr en proposant une reconnaissance des objets sur la base d'une partie seulement de leurs composants particulièrement saillants. L'idée d'une représentation perceptive finale de l'objet formée de volumes élémentaires et indépendante du point de vue de l'observateur, issue du modèle de MArr, est conservée. Si les principes généraux du modèle de Biederman sont assez analogues à ceux du modèle de MArr, deux particularités sont toutefois à noter. D'une part, à l'issue de la première étape de traitement, correspondant à la détection dans l'espace bidimensionnel des propriétés dites 'non accidentelles' de l'objet, le sujet attribuerait de façon automatique ces propriétés à l'espace tridimensionnel. D'autre part, ces propriétés non accidentelles (colinéarité, curvilinéarité, symétrie, parallélisme, cotermination de lignes, etc.) seraient organisées de la sorte que l'objet soit segmenté en composants. Ainsi, Biederman propose que tout objet corresponde à des assemblages, plus ou moins complexes, de formes volumétriques de base, appelées *géons* (abréviation en anglais de 'ions géométriques'), analogues aux cônes généralisés de MArr.

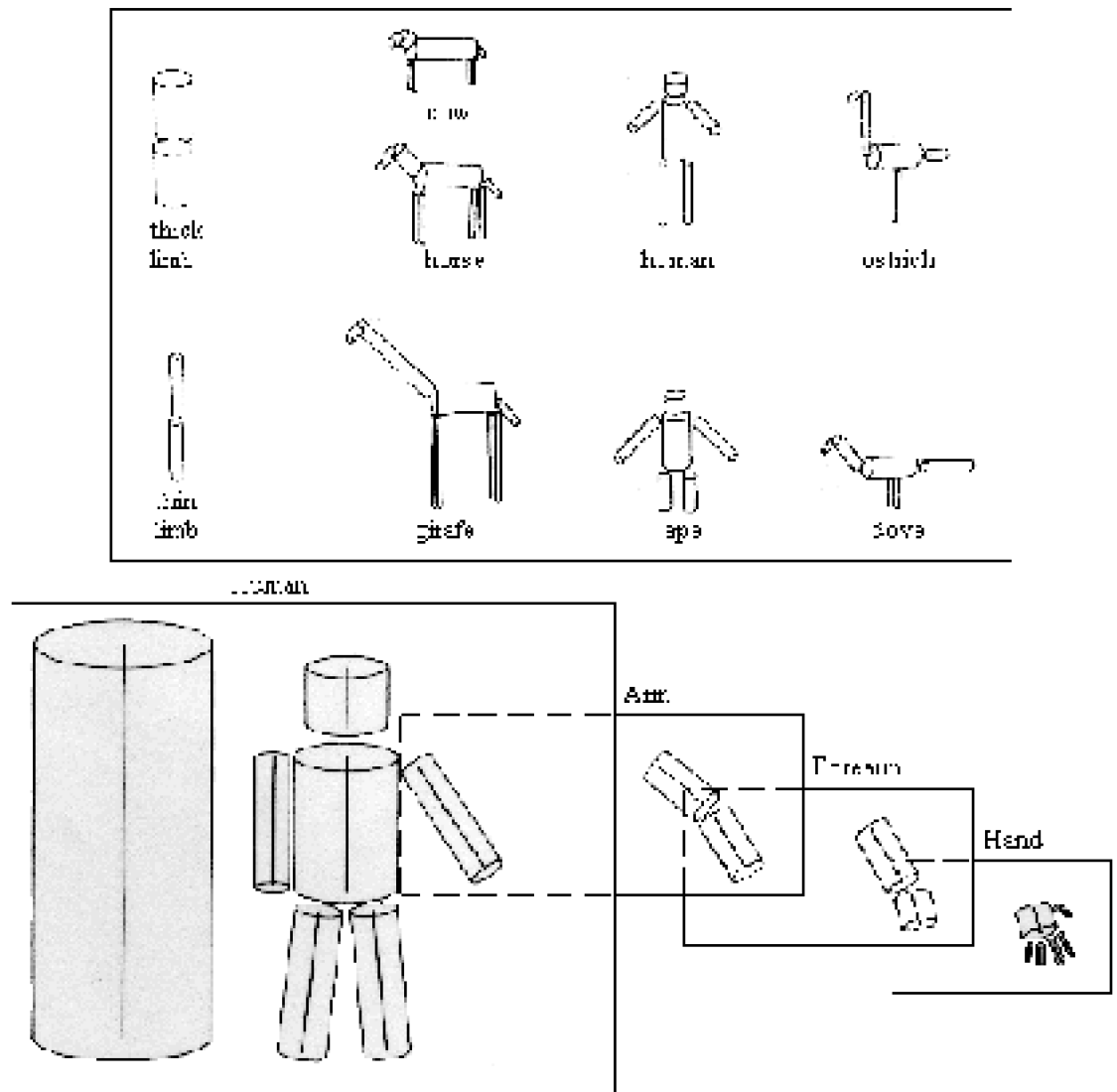


Figure 9. Exemples de représentations 3D d'êtres vivants et illustration d'une décomposition hiérarchique d'une représentation 3D d'Homme incluant les axes d'orientation et l'agencement des différents cônes (d'après Marr et Nishihara, 1978).

Ces géons seraient caractérisés par quelques paramètres simples, tels que leur axe (droit ou courbe), leur section transversale (symétrique ou non), leur taille (constante ou non) limitée par un bord (droit ou courbe). Un ensemble de 36 géons serait suffisant pour prétendre coder tout objet du monde environnant (Figure 11).

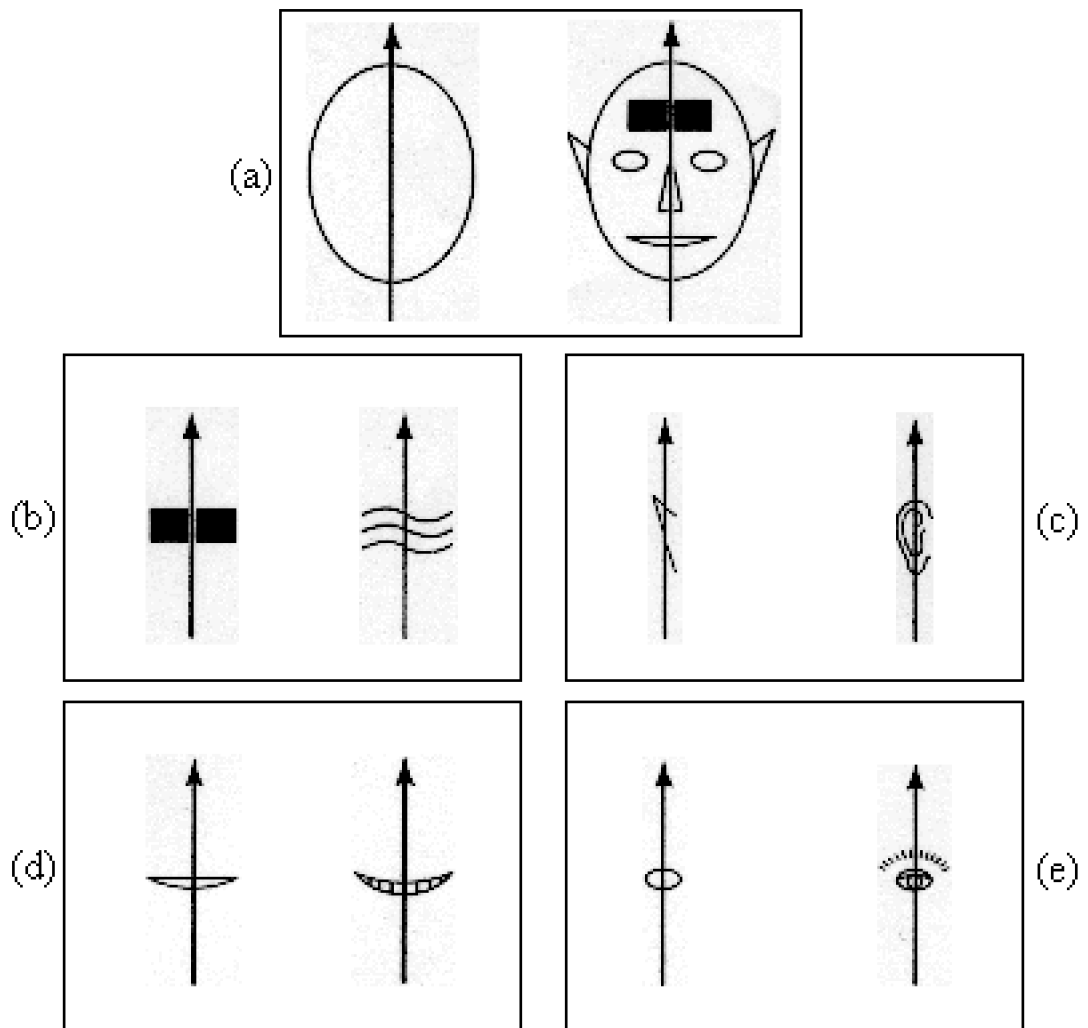


Figure 10. Modèle d'une représentation faciale en deux dimensions. (a) Visage entier avec l'axe d'orientation déterminé par l'axe de symétrie; (b) - (e) Principaux traits faciaux: front, oreilles, bouche, yeux (d'après MArr, 1982).

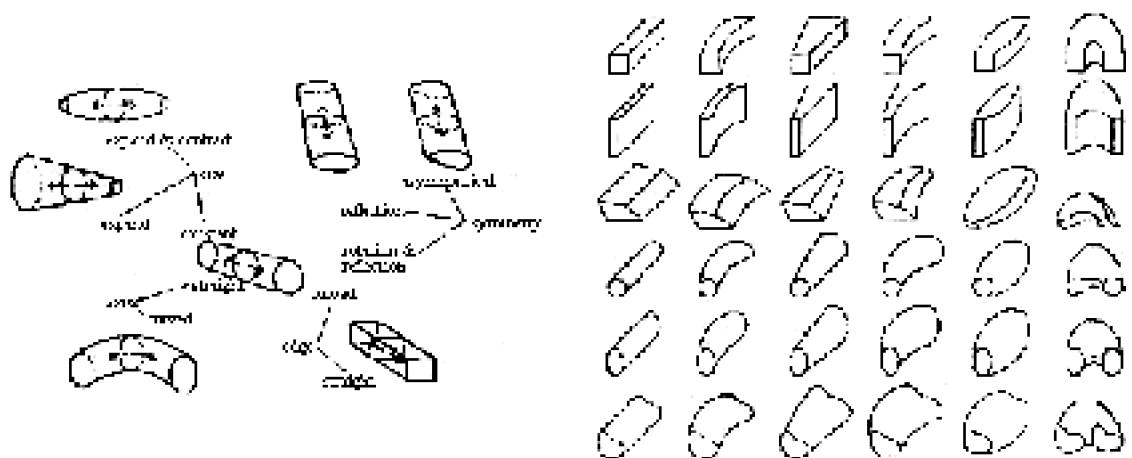


Figure 11. Représentation des 36 géons, ou volumes de base, permettant la

recomposition de tout objet issu du monde environnant (d'après Biederman, 1987).

Le modèle de Biederman suggère une analogie intéressante avec les connaissances issues des études sur le langage parlé indiquant que toute production orale résulte d'un agencement précis de seulement une trentaine de phonèmes différents.

Les théories visuelles de Marr et Biederman ont eu pour caractéristique essentielle de rendre compte de la reconnaissance catégorielle des objets. Elles ont par ailleurs permis d'envisager une conception modulaire du traitement de catégories d'objets particuliers pour l'Homme, qui seront évoqués dans les paragraphes suivants.

3.2 Modélisation générale du traitement des objets complexes

Dans le courant des années quatre-vingt, les processus perceptifs associés à la reconnaissance des objets complexes présents dans notre environnement quotidien ont fait l'objet d'investigations particulières qui ont conduit à l'élaboration de différents modèles théoriques. Leur origine est par conséquent clairement cognitive même s'ils ont pour la plupart bénéficié d'un important apport de la neuropsychologie expérimentale.

Précisons d'emblée que ces différents modèles schématisent sous forme de rectangles, 'boîtes' ou 'modules', des processus cognitifs relativement spécifiques permettant la transformation (via un ensemble d'opérations) d'une stimulation initiale (*input*) en un matériau de sortie (*output*) qui sera à son tour le matériau d'entrée pour d'autres opérations (symbolisation par la direction des flèches). Si la valeur heuristique de tels modèles n'est plus à démontrer, ils ont cependant une portée limitée. Certaines de leurs composantes ont en effet été proposées à titre hypothétique et nécessiteraient davantage d'expérimentations pour être validées en tant que processus distincts, ou encore d'autres composantes demeurent singulièrement génériques et nécessiteraient d'être davantage précisées en étant elles-mêmes décomposées.

C'est le cas de l'énigmatique et du tout-puissant 'Système Cognitif' dans le modèle de Bruce et Young, dont la (ou les) fonction(s) sont particulièrement imprécises, au risque de rendre le modèle infalsifiable et auto-justifié. Quoi qu'il en soit, l'ensemble de ces modèles suppose un traitement sériel de l'information visuelle impliquant une analyse structurale de l'input conduisant à la formation d'un percept, un appariement de ce percept à des unités de reconnaissance, puis un accès aux informations sémantiques permettant d'aboutir à l'identification et la dénomination de l'objet perçu. L'architecture fonctionnelle de ces modèles fournit une base à l'examen clinique, en permettant ainsi de mieux situer la perturbation fonctionnelle responsable du trouble, et constitue par ailleurs un cadre de référence utile pour l'étude des patients en neuropsychologie.

Les modèles de reconnaissance visuelle des objets de Seymour (1973, 1979), Warren et Morton (1982), et de Ratcliff et Newcombe (1982) sont directement issus de modèles psycholinguistiques et/ou neurolinguistiques portant sur la reconnaissance des mots (Morton, 1969), qui seront par ailleurs détaillés dans le paragraphe suivant. Ils rendent compte de l'identification de catégories d'objets, mais sont limités quant à la reconnaissance d'exemplaires particuliers au sein des différentes catégories. Ce type de conceptualisation a par conséquent pour principal objectif de souligner la complexité des traitements opérés depuis la perception d'un objet ou d'un dessin d'objet jusqu'à sa

dénomination afin de mieux comprendre la nature et l'organisation temporelle des différentes opérations cognitives mises en jeu. Fondé sur des données de psychologie expérimentale, le modèle de Warren et Morton (Figure 12) suggère l'existence de voies de traitement en partie distinctes selon que l'input visuel soit un objet (représentation picturale) ou un mot (représentation verbale de ce même objet). Ce modèle conserve la notion de pictogène, proposée par Seymour en 1973, par analogie aux logogènes définis par Morton pour le matériel verbal.

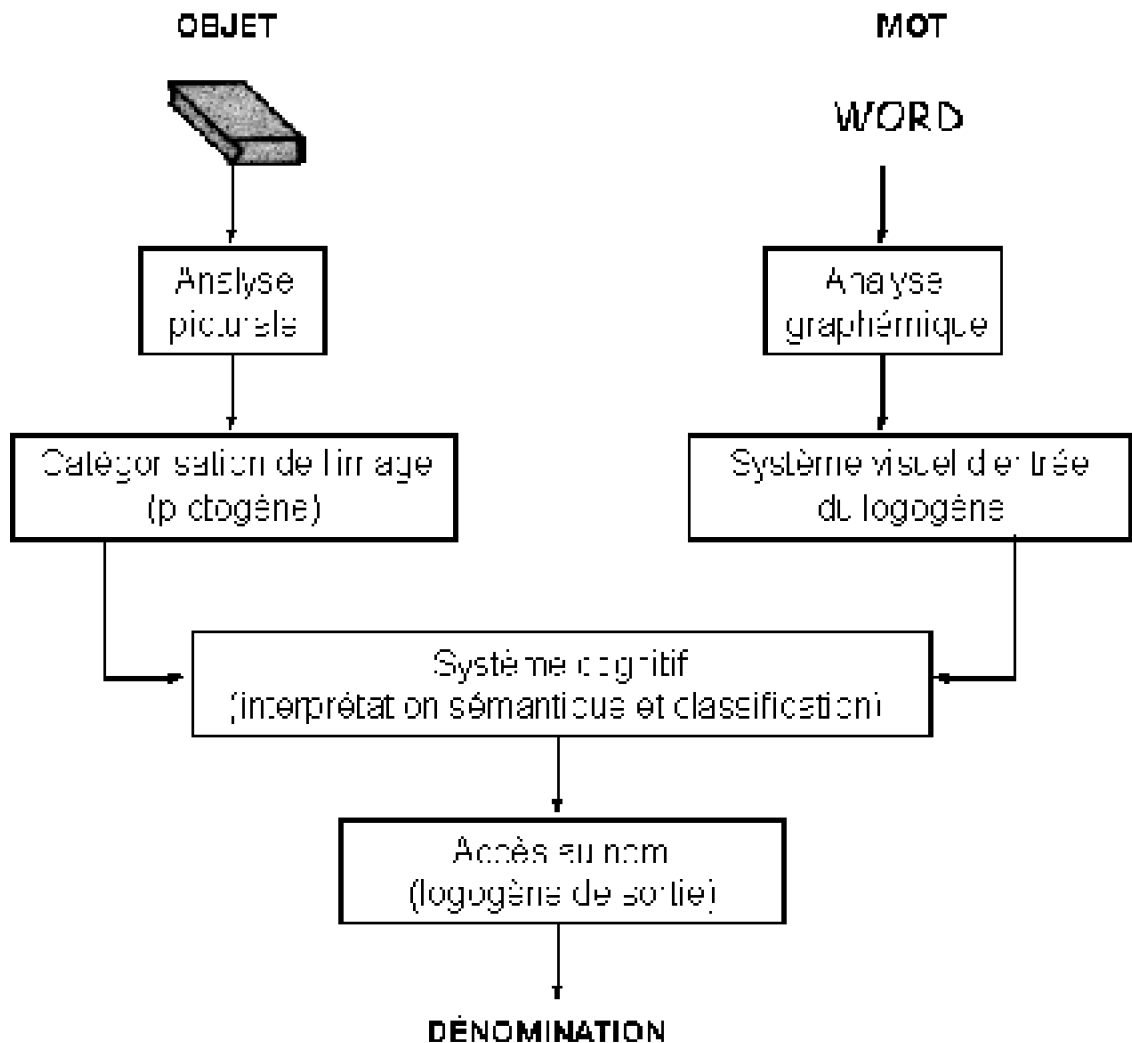


Figure 12. Modèle de reconnaissance des objets selon Warren et Morton (d'après Warren et Morton, 1982).

Un pictogène est défini comme une représentation mentale, prototypique, des différentes catégories d'objets. Une telle notion sous-entend l'existence d'un lexique mental imagé dont l'organisation interne reste à préciser. Selon les auteurs de ce modèle, l'opération appelée 'catégorisation de l'image' correspondrait à l'activation en mémoire d'un 'pictogène' avant l'accès aux connaissances sémantiques associées à l'objet. Ce modèle, bien que rendant compte de certains troubles de reconnaissance visuelle, tels

que l'aphasie optique (ou anomie) se traduisant par l'incapacité à dénommer des objets (ou dessins d'objets) uniquement lorsqu'ils sont présentés par voie visuelle, demeure toutefois très général.

Ratcliff et Newcombe (1982) ont proposé en parallèle un modèle légèrement différent dans le sens où, contrairement au modèle de Warren et Morton, ils envisagent une voie directe entre l'activation du pictogène et l'accès au nom, évitant ainsi le passage par le système sémantique stockant les informations relatives aux attributs physiques, aux classes d'appartenance, etc. des objets. Cette conception permet d'intégrer la dichotomie formulée par Lissauer (1890) entre les formes d'agnosies 'aperceptives' et 'associatives', l'agnosie associative étant associée à un traitement perceptif correct du stimulus sans activation des représentations sémantiques (significations) adéquates.

3.3 Modélisation cognitive du traitement des mots

Issus directement des modèles génériques sur la reconnaissance des objets, d'autres modèles plus spécifiques ont été développés pour des classes particulières d'objets de notre environnement visuel. Une catégorie d'objets présentant une pertinence psychosociale tout à fait particulière pour l'Homme est la catégorie des mots. Le traitement de cette classe de stimuli visuels semble mettre en jeu des processus supplémentaires à ceux impliqués dans le traitement des objets. En effet, nous sommes capables de distinguer, à l'intérieur de ces classes de stimuli empreints d'une fonction primordiale dans nos activités quotidiennes, des sous-classes, voire dans certains cas, d'identifier des exemplaires particuliers parmi des milliers d'autres. Ainsi, parallèlement aux modèles de reconnaissance visuelle des objets, plusieurs modèles cognitifs de reconnaissance des mots ont été proposés dans le courant des années quatre-vingt.

Le modèle princeps de reconnaissance des mots est issu des travaux de Morton, qui à la fin des années soixante, a introduit une notion-clé, celle de 'logogène', cette notion ayant profondément marqué les différentes approches conceptuelles et les discussions théoriques concernant l'accès au lexique.

La première version du modèle 'logogène' de Morton (1969) a été révisée plusieurs fois (Morton, 1979a, 1979b) avant d'aboutir à une version complète en 1980 (Morton, 1980; Morton et Patterson, 1980; pour une présentation de ce modèle en français, voir Morton, 1984). Morton propose un modèle de reconnaissance et de production de mots isolés qui postule l'existence d'un lexique mental, correspondant à l'ensemble des représentations lexicales disponibles en MLT. A l'intérieur de ce lexique, chaque mot connu serait associé à un logogène. Un logogène peut être défini comme un détecteur de mot ou un accumulateur de données, qui reçoit différents types d'informations relatives au mot perçu. Si la stimulation est assez forte, le seuil d'activation est dépassé, et le logogène activé ; le mot est alors reconnu, et peut-être compris et/ou prononcé. L'activation est d'autant plus facile que le mot est fréquent dans la langue. La première version du modèle de Morton (1969, Figure 13) indique l'existence de trois étapes dans l'activité de lecture de mots : (a) une analyse perceptive (visuelle ou auditive) du mot, (b) une activation de la représentation lexico-sémantique abstraite (*Logogen system*) correspondante, et (c) une activation de la représentation mentale correspondant à la

manière de prononcer le mot selon des règles phonologiques et articulatoires précises (logogènes de sortie ou *Output buffer*). Bien que selon Morton et par analogie au fonctionnement des neurones dans le cortex l'activation des logogènes puisse s'effectuer en parallèle, ce modèle peut être considéré comme une référence parmi les modèles séquentiels de traitement de l'information verbale. La lecture de mots correspondrait donc à une activité visuelle particulière impliquant différents niveaux de traitement, à savoir une analyse visuelle graphique du stimulus permettant d'accéder, à partir de la description rétino-centrée des contours du mot, à sa représentation graphémique (ou représentation abstraite des lettres constitutives du mot), un niveau de traitement lexico-sémantique, et des niveaux d'analyse post-sémantique de production (orale ou écrite).

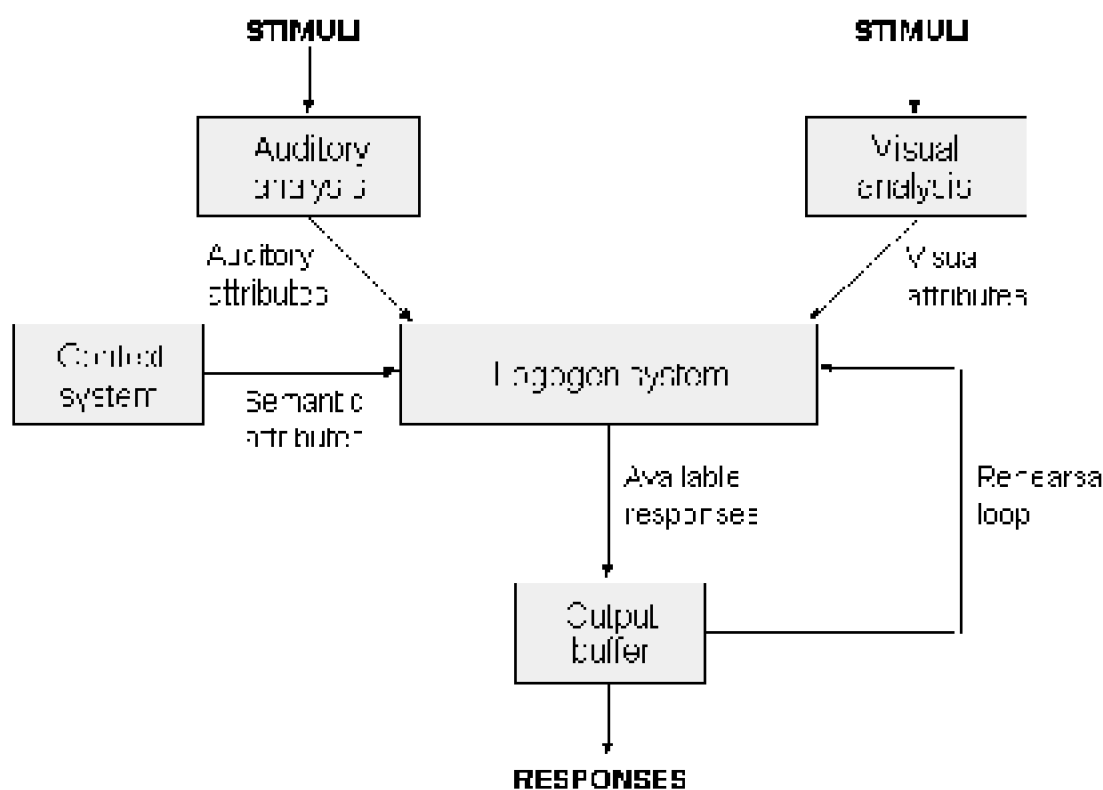


Figure 13. Première version du modèle 'logogène' de Morton pour la reconnaissance des mots (d'après Morton, 1969).

Le modèle logogène de Morton a inspiré de nombreux autres modèles de reconnaissance des mots (Forster, 1976; Coltheart, 1978; Glushko, 1979; McClelland et Rumelhart, 1981). Nous ne citerons que ceux qui ont le plus marqué les débats théoriques concernant les différents niveaux de traitement (séquentiel, parallèle, ou en cascade) des stimuli langagiers ainsi que les procédures de traitement mises en jeu selon que le mot soit familier ou non (modèles à 'deux voies' ou à 'voie unique').

Contrairement au modèle de Morton, celui de Forster (1976) peut être qualifié de doublement séquentiel dans le sens où il postule une reconnaissance des mots en deux étapes, chacune s'effectuant de façon sérielle : une première étape de délimitation d'un 'casier', correspondant à un sous-ensemble du lexique ou aux représentations lexicales

les plus adéquatement liées au stimulus perçu, et une seconde étape de sélection du meilleur 'candidat' (le 'candidat' le plus fréquent étant sélectionné prioritairement).

Le modèle de McClelland et Rumelhart (1981) s'inscrit dans la continuité du modèle logogène de Morton puisqu'il conserve l'idée de 'détecteurs'. Toutefois, il existerait différents types de 'détecteurs' : des détecteurs au niveau du trait, de la lettre, et du mot. Ce modèle est dit 'interactif' en raison de l'existence de connexions positives et négatives entre les différents niveaux de traitement, et de la présence d'une inhibition mutuelle des détecteurs à l'intérieur de chaque niveau. Si les lettres sont supposées être traitées en parallèle à l'intérieur du mot, exception faite pour les pseudo-mots (ou mots sans signification), supprimant ainsi les effets de durée de traitement variable liés à la longueur des mots, McClelland (1979) fait l'hypothèse d'un traitement global en cascade, c'est-à-dire qu'une étape de traitement pourrait commencer avant même que l'étape précédente ne soit entièrement achevée. Cette hypothèse conduit à une activation possible des représentations lexicales, ou une reconnaissance des mots, avant même que toutes les lettres ne soient identifiées. Ce modèle peut ainsi expliquer notre capacité à reconnaître des mots visuellement dégradés. Quant au débat relatif à l'existence de différentes procédures de traitement selon que la séquence écrite constitue ou non un mot familier, le modèle de Morton, dans sa version modifiée (Morton, 1980), propose une voie directe entre le logogène d'entrée (*Logogen system*) et celui de sortie (*Output buffer*), permettant ainsi de rendre compte de situations particulières dans lesquelles nous sommes capables de lire des mots qui ne nous sont pas familiers ou des pseudo-mots totalement dépourvus de signification.

Le modèle de lecture 'à deux voies' de Coltheart (1978, 1986), ayant directement inspiré la théorie de la double voie, conforte l'approche cognitive décrite dans le modèle de Morton et suppose l'existence de deux procédures distinctes :

1.
une procédure de reconnaissance des mots par adressage, ou voie lexicale directe, pour les mots fréquents et familiers permettant d'accéder directement à leur représentation phonologique,
2.
une procédure par assemblage, ou voie lexicale indirecte, pour les séquences de lettres non familières et les pseudo-mots, impliquant une conversion des graphèmes en phonèmes et l'activation d'une représentation phonologique en mémoire après assemblage des différentes unités sous-lexicales. Le modèle de la 'voie unique' de Glushko (1979) contredit l'existence d'un système de conversion non lexical en excluant l'idée d'une traduction possible des graphèmes en phonèmes pour les mots non familiers et les pseudo-mots, la reconnaissance de ces derniers étant effectuée par analogie avec des mots du lexique.

Des notions de 'pictogène' et de 'logogène', inhérentes aux différents modèles traitant respectivement de la reconnaissance des objets et d'une catégorie d'objets particuliers que sont les mots, il n'y a qu'un pas à franchir pour arriver à la notion de 'façogène', ou 'prosopogène', exposée plus en détail dans le paragraphe suivant.

3.4 Modélisation cognitive du traitement des visages

Si les mots constituent une classe d'objets particuliers pour l'Homme, il en est de même de la classe des visages. Nous sommes en effet amenés à percevoir quotidiennement, dès notre naissance, des dizaines, voire des centaines, de visages différents. La place socio-écologique particulièrement importante tenue par les visages dans notre environnement visuel explique le grand nombre d'études conduites sur cette classe particulière d'objets et les différentes tentatives de modélisation des processus de reconnaissance faciale. Des modèles cognitivistes proches de ceux qui rendent compte de la reconnaissance visuelle des objets et des mots présentés précédemment, ont été élaborés dans les années quatre-vingt dans le but de décrire les principales étapes constitutives du traitement des visages.

Ces modèles supposent tous, *grosso modo*, un traitement sériel de l'information visuelle, qui implique une première étape d'analyse structurale des stimuli conduisant à la formation d'un percept, une deuxième étape d'appariement de ce percept à des unités de reconnaissance faciale (URF), et une dernière étape de traitement correspondant à l'identification du visage et à l'accès aux informations sémantiques sur la personne. Les architectures fonctionnelles de ces différents modèles constituent un cadre de référence utile pour l'étude en neuropsychologie expérimentale des troubles de reconnaissance des visages. Les résultats expérimentaux obtenus chez des adultes normaux, combinés à des tableaux de déficits neuropsychologiques, ont conduit à suggérer l'existence de différents 'modules' de traitement, chacun associé à un niveau d'analyse de l'information faciale. Les différentes modélisations cognitives du traitement des visages, dérivant toutes de la même école théorique, supposent l'existence en mémoire d'une image prototypique de la classe des visages, par-delà même les caractéristiques spécifiques du visage particulier qui est perçu, cette image prototypique ayant été différemment appelée 'façogène', 'prosopogène', ou encore 'unité de reconnaissance faciale'. Nous ne présenterons dans ce paragraphe que les principaux modèles ayant notablement influencé les études et les conceptions théoriques relatives aux processus cognitifs impliqués dans les phénomènes de reconnaissance faciale (pour revue, Bruce, 1988; Bruyer, 1987, 1990, 2000). En respectant le contexte historique d'apparition, nous évoquerons tout d'abord le modèle de Hay et Young élaboré en 1982, puis celui de Rhodes proposé en 1985, et enfin le modèle de Ellis paru dans sa version modifiée et définitive en 1986. Le modèle de Bruce et Young fera l'objet d'une attention particulière dans le paragraphe suivant.

En 1982, Hay et Young ont été les premiers à formuler un modèle relativement détaillé, respectant les règles architecturales de modélisation cognitive, dont l'objectif était de rendre compte des différents processus mis en jeu dans le traitement des stimuli faciaux (Hay et Young, 1982 ; Figure 14).

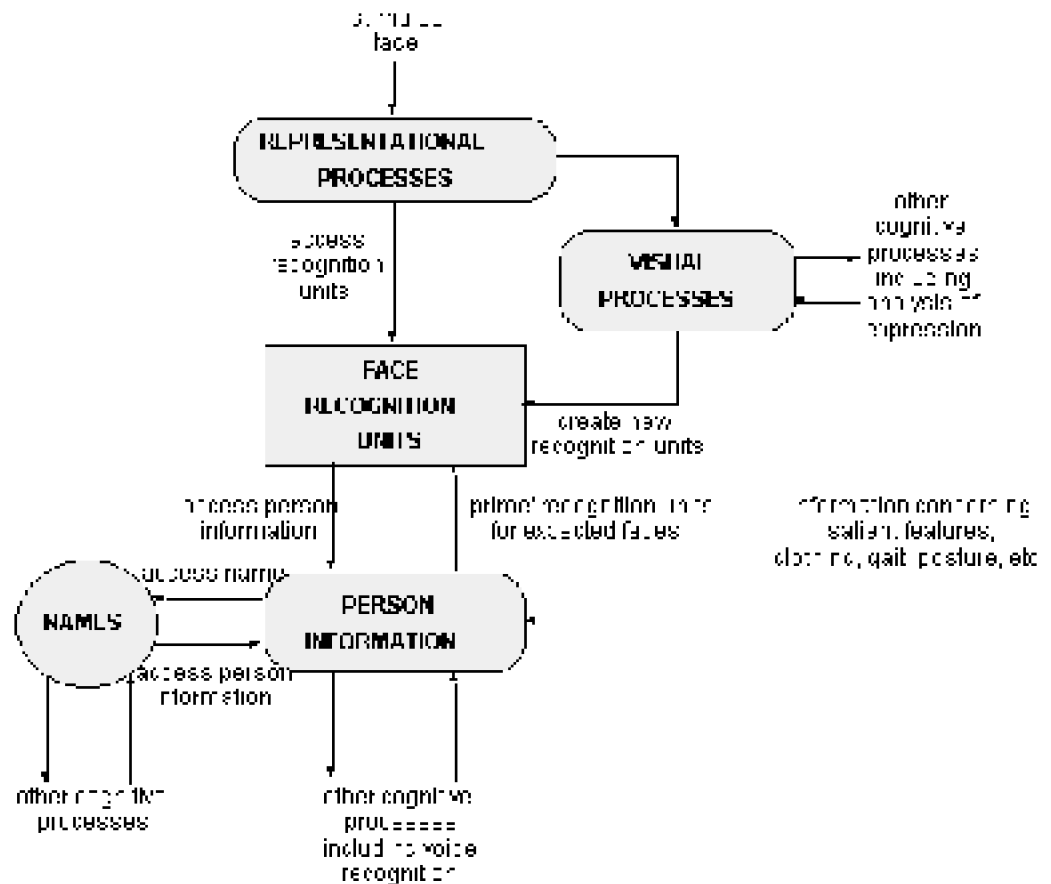


Figure 14. Modèle de reconnaissance des visages proposé par D.C. Hay et A.W. Young en 1982 (d'après Hay et Young, 1982).

Ce modèle est composé de différentes 'boîtes', ou modules de traitement, interconnectés et schématisés différemment selon leur précision fonctionnelle : les modules représentés par une forme arrondie pouvant être décomposés, selon les auteurs, en plusieurs sous-processus. L'élément central du modèle de Hay et Young correspond aux unités de reconnaissance faciale (*Face Recognition Units*) sous-tendant logiquement la notion de familiarité. Ces auteurs supposent en effet que chaque visage familier possède une représentation interne en mémoire à long terme, cette représentation ayant été constituée à partir d'occurrences diverses du visage dans le passé.

La reconnaissance des visages familiaux impliquerait donc différentes étapes de traitement, modélisées de la façon suivante : (1) extraction des traits faciaux et assemblage de ces traits en une structure unitaire cohérente correspondant à un visage humain et permettant ainsi de procéder à une décision faciale (*Representational*

Processes), (2) activation d'une URF associée au visage familier perçu, (3) accès aux informations sémantiques sur la personne (*Person Information*), et (4) accès au nom (*Names*). Le module parallèle, appelé *Visual Processes*, engloberait plusieurs opérations cognitives, dont le traitement de l'âge, du genre ou de la race et le maintien en mémoire à court terme de l'information faciale ; il serait en relation directe avec d'autres processus, dont ceux impliqués dans l'analyse de l'expression faciale. Ce modèle a cependant été critiqué pour son manque de précision et la présence de modules dont la fonction est encore trop grossièrement définie.

Le modèle de Rhodes (1985) s'inspire plus directement des théories de MArr. Il se distingue également des autres modèles de reconnaissance des visages dans le sens où son organisation n'est pas strictement séquentielle et hiérarchique. La reconnaissance des visages s'effectuerait, selon ce modèle, en quatre étapes. Dans un premier temps, un traitement visuo-spatial est effectué à partir de l'image rétinienne ; il permet d'aboutir à la construction d'une ébauche primitive dépendante des propriétés élémentaires du stimulus. Puis, une représentation analogique tridimensionnelle du stimulus est élaborée ; cette représentation dépend du point de vue de l'observateur et de l'expression faciale (équivalent à une représentation en 2.5 dimensions de MArr). Au cours d'une troisième étape, une représentation topographique, unique du visage, et indépendante du point de vue de l'observateur et de l'expression faciale est construite (équivalent à une représentation en 3 dimensions de MArr). L'accès à des informations sémantiques relatives à la personne puis à son nom, s'il s'agit d'un visage familier, est alors possible.

La décomposition des différentes étapes de traitement facial en processus plus élémentaires est doublée d'une recherche de latéralité pour chacune de ces opérations. L'autre particularité du modèle de Rhodes est donc la prise en compte d'un gradient d'asymétrie hémisphérique, qui n'est pas décrit en terme de tout-ou-rien, mais discuté en fonction des étapes de traitement.

La version finale du modèle de Ellis est parue en 1986 (Ellis, 1986) après plusieurs révisions (Ellis, 1975, 1981, 1983) prenant notamment en considération la notion d'asymétrie fonctionnelle cérébrale et remettant ainsi en question la dominance hémisphérique droite pour le traitement des visages (Young, 1984, 1985). Le modèle de Ellis (Figure 15) distingue trois grands groupes de processus : le premier groupe correspondant aux processus perceptifs précoces (*Structural Encoding, Physical Analysis, et Non-verbal Expression Analysis*), le second étant associé aux processus plus tardifs impliquant la mémoire (*Face Register*), et le troisième groupe correspondant à la récupération en mémoire des informations sémantiques liées à la personne (*Person Nodes, Name Register, Voice Register, et Gait Register*). L'apport original de ce modèle réside dans l'isolement d'une étape précoce d'encodage structural correspondant à l'étape de décision faciale et à la catégorisation du stimulus présenté dans la classe d'objets 'visages humains'. Une fois catégorisé comme 'visage', le stimulus peut faire l'objet de traitements en parallèle, tels qu'une analyse physique de ses composantes et un traitement de son expression émotionnelle. Par ailleurs, Ellis n'utilise pas explicitement les termes d'unités de reconnaissance faciale, définis pour la première fois par Hay et Young dans leur modèle de 1982, mais parle plutôt de 'registre des visages' (*Face Register*). Ce registre présenterait deux fonctions principales : la première étant d'associer

un visage familier à une représentation stockée en mémoire, et la seconde étant de créer de nouvelles représentations lors de la mémorisation de nouveaux visages.

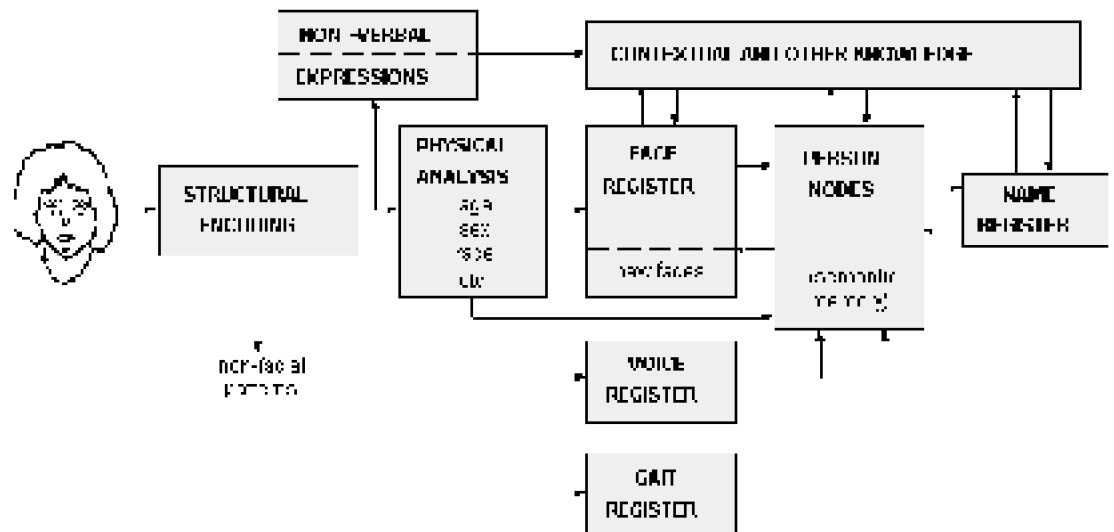


Figure 15. Version finale, parue en 1986, du modèle de reconnaissance des visages de H.D.Ellis (d'après Ellis, 1986).

L'architecture de ce modèle repose sur un fonctionnement essentiellement sériel des différents processus mis en jeu, mais n'exclut pas que certains traitements soient opérés en parallèle. Ainsi, les dernières étapes de reconnaissance faciale ne peuvent avoir lieu qu'une fois que le visage a été reconnu comme familier permettant ainsi l'activation en mémoire du 'noeud' correspondant à la personne (*Person Nodes*). Selon Ellis, les informations sémantiques sont organisées en réseau associatif complexe constitué de 'noeuds' interconnectés, permettant ainsi la mise en relation de diverses informations sur la personne (visage, âge, genre, race, voix, mode vestimentaire, nom, etc.). L'activation de ces noeuds peut d'ailleurs avoir lieu à partir de différents registres, celui des visages, des voix, de la démarche, du nom, ou encore celui de certains attributs faciaux (âge, genre, race). Le modèle de Ellis, dans sa version finale, est donc l'un de ceux qui prend le mieux en compte les informations contextuelles directement associées aux visages.

3.5 Le modèle de reconnaissance des visages de Bruce et Young

Le modèle de Bruce et Young (1986) présente l'avantage de synthétiser un ensemble de considérations théoriques, dont celles de Marr relayées par Rhodes pour la classe des visages, et celles de Morton suggérant une analogie de traitement pour les mots et les visages, deux classes de stimuli considérées par ces auteurs comme socio-relationnellement importantes pour l'Homme. Un ré-examen des données empiriques, notamment celles précédemment recueillies par Bruce (1982) sur le traitement des visages, et la prise en considération des données cliniques issues d'études de patients souffrant de prosopagnosie, ont permis à Bruce et Young d'élaborer un modèle détaillé de reconnaissance des visages. Cette précision est intéressante dans la mesure où les différentes composantes du modèle se prêtent plus aisément à une réfutation ou à une validation expérimentale.

Le traitement des visages selon Bruce et Young fait appel à, au moins, sept étapes différentes (Figure 16), détaillées ci-après :

1.
Une étape d'encodage pictural (*View-centred descriptions* ou représentations en 2.5 dimensions de MArr) correspondant à l'extraction des traits constitutifs du stimulus (contraste, luminance, couleur, etc.) et à l'organisation de ces traits en une forme cohérente. Cette étape de traitement, qui demeure dépendante du point de vue de l'observateur, permet l'élaboration de multiples représentations picturales ; ces représentations étant limitées en nombre dans les situations expérimentales de laboratoire qui utilisent des photographies de visages, qui sont par définition statiques.
2.
Une étape d'encodage structural (*Expression-independant descriptions - Structural Encoding*) correspondant à l'extraction des invariants faciaux. Cette étape, réalisée indépendamment de l'orientation du stimulus, permet d'éliminer les propriétés variables du code pictural et d'effectuer une 'normalisation' de l'image. Elle correspond à une représentation en 3 dimensions de MArr.

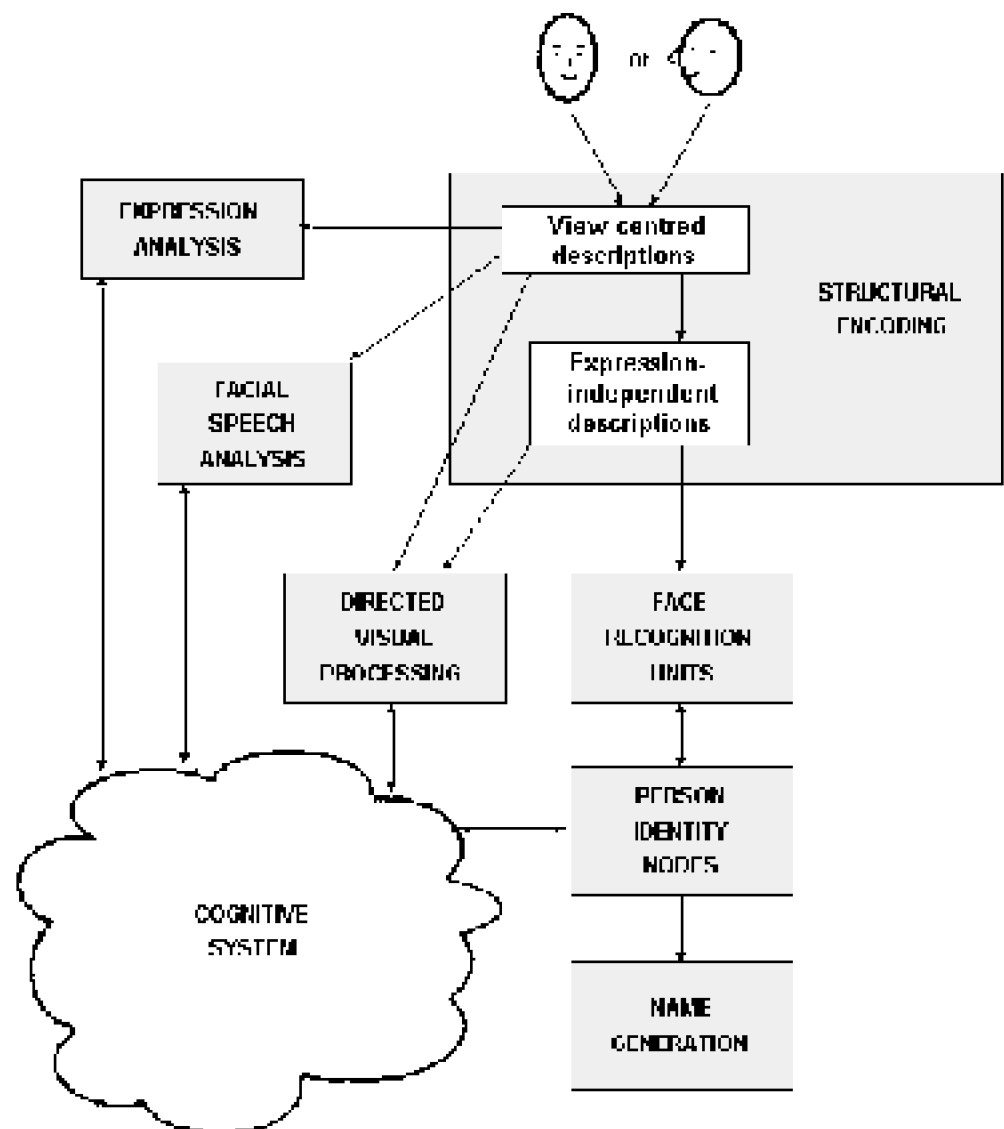


Figure 16. Modèle de reconnaissance des visages élaboré par V. Bruce et A. Young, en 1986 distinguant au moins sept étapes d'encodage (d'après Bruce et Young., 1986).

Il devient alors possible de comparer cette configuration faciale unique à une représentation prototypique des visages humains stockée en mémoire, et de catégoriser ou non le stimulus perçu dans la classe 'visage' avant qu'il ne fasse l'objet de traitements ultérieurs. Ces deux premières étapes d'analyse correspondent à un traitement perceptif initial des visages inconnus ou familiers. Une fois le traitement perceptif accompli, le stimulus peut être soumis à divers traitements autonomes, incluant notamment un jugement de familiarité, chacun de ces traitements faisant indépendamment référence aux cinq étapes d'encodage suivantes :

3.

Une étape d'encodage de l'expression faciale (*Expression Analysis*) conduisant à l'extraction des informations relatives à l'état émotionnel de la personne et permettant ainsi d'apprécier son humeur.

4.

Une étape d'encodage de la parole (*Facial Speech Analysis*) permettant d'extraire les informations sur ce que dit la personne à partir des mouvements de sa bouche et/ou de la position de ses lèvres. Ce module de traitement est spécifique au modèle de Bruce et Young.

5.

Une étape d'encodage correspondant à l'extraction des informations sémantiques dérivées du traitement visuel (*Directed Visual Processing*). Cette étape de traitement, également spécifique au modèle de Bruce et Young, permettrait d'assigner au visage perçu un ensemble de significations relatives à l'âge, au genre, ou encore à l'appartenance ethnique de la personne, ces informations 'sémantiques' étant directement déduites de l'analyse visuelle du visage. Le sens des flèches dans la représentation schématique du modèle de Bruce et Young indique que les trois modules de traitement précédemment cités dépendent directement de l'encodage structural des traits faciaux préalablement effectué. Les deux dernières étapes de traitement dans le modèle de Bruce et Young sont associées au traitement des visages familiers et aux processus de reconnaissance faciale. Elles impliquent l'activation en mémoire à long terme d'une unité de reconnaissance faciale (*Face Recognition Units*), ou URF. Chaque visage familier serait en effet associé à une URF, dont l'activation dépendrait du degré de ressemblance entre la représentation résultant du traitement perceptif du visage et les représentations stockées en mémoire. Cette activation serait responsable du sentiment de familiarité éprouvé devant un visage connu et permettrait l'accès aux informations sémantiques ou épisodiques concernant la personne selon les deux étapes suivantes :

6.

Une étape de traitement permettant d'accéder aux différentes informations sémantiques relatives à l'identité de la personne (*Person Identity Nodes*). Ces informations diffèrent des informations sémantiques visuellement dérivées dans le sens où elles sont arbitraires et relativement indépendantes du contexte d'observation. Elles peuvent en effet correspondre à la profession qu'exerce la personne, à ses goûts culinaires, au contexte de la première rencontre, etc., autant d'informations qui ne sont pas directement dérivables de l'analyse visuelle du visage perçu mais qui font appel à des associations arbitraires, antérieurement construites, et mémorisées ;

7.

une étape de traitement permettant d'accéder au registre des noms stockés en mémoire, et d'associer un nom au visage familier perçu (*Name Generation*). Cette étape dépendrait directement, selon Bruce et Young, de l'activation des informations sémantiques sur l'identité de la personne.

Ces sept "codes" sont directement ou indirectement reliés à un système cognitif (*Cognitive System*) dont les composantes et les fonctions demeurent complexes, mal définies, et sans réelle validation expérimentale à ce jour. Cette imprécision ne doit toutefois pas nous faire oublier la finesse du découpage architectural du modèle de Bruce et Young.

Partie 2 - Processus cognitifs associés au traitement perceptif des mots et des visages : Contribution de la psychologie cognitive et de la neuropsychologie

La problématique du traitement perceptif des mots et des visages peut sembler relativement simple et évidente au non-expert étant donné la facilité, l'infailibilité et la rapidité de l'exécution des opérations. En effet, l'Homme est confronté quotidiennement à différentes formes de langage écrit allant de la lecture d'une simple lettre isolée à celle de textes sophistiqués, et à une multitude de visages, qu'il est capable d'interpréter pour les uns et de discriminer pour les autres d'un seul coup d'oeil sans aptitude, réflexion, ou effort particulier. Malgré une apparente simplicité et automaticité d'exécution, les opérations inhérentes à la perception du langage écrit ou des visages s'avèrent pourtant d'une grande complexité. La particularité de ces stimuli essentiels pour l'Homme, étant donné le rôle crucial qu'ils jouent dans les interactions sociales, a déjà été abordée dans la première partie de ce chapitre par la présentation de modèles théoriques cognitifs spécifiquement dévolus à la reconnaissance des mots et des visages. Elle sera discutée ici à la lumière des données de la psychologie cognitive et de l'observation clinique de tableaux de déficits en neuropsychologie.

Nous évoquerons dans cette seconde partie introductive la spécificité des systèmes de traitement mis en jeu dans la perception des mots et des visages (1) en présentant des phénomènes attestant d'un traitement perceptif particulier pour ces deux classes de stimuli ('Effets de supériorité'), (2) en discutant la notion d'expertise de traitement pour les visages, et (3) en rapportant des formes différentes d'agnosie visuelle pour les stimuli langagiers et pour les stimuli faciaux.

1. Deux catégories d'objets particuliers pour l'Homme : les mots et les visages

Au-delà des opérations sensorielles élémentaires communes à la perception de tout objet visuel, il semblerait que le traitement des mots et celui des visages requièrent des opérations qui leur sont propres. Le débat sur une éventuelle spécificité des systèmes de traitement mis en jeu dans la perception du langage écrit et des stimuli faciaux n'est toujours pas clos. Deux grandes questions persistent : (1) Ces deux classes d'objets particuliers pour l'Homme font-ils appel à des mécanismes cérébraux supplémentaires par rapport à ceux impliqués dans le traitement des objets ? ou (2) Mettent-ils en jeu des processus distincts et spécifiques étant donné leur forte signification psychosociale ? Dans un premier temps, nous décrivons sommairement les opérations cognitives impliquées dans le traitement perceptif des mots et dans celui des visages. Puis, nous exposerons des travaux de psychologie expérimentale favorisant l'hypothèse d'un traitement visuel particulier pour la classe des mots et celle des visages : l'effet dit "de

supériorité”.

1.1 Traitement perceptif des mots

Dans le cadre de la psychologie cognitive, et plus particulièrement en psycholinguistique, le langage (écrit ou oral) est considéré comme un *code* qui véhicule un *message*. L'étude du langage en termes de traitement de l'information cherche à analyser et à isoler les différents processus cognitifs impliqués dans l'activité de lecture. Le caractère 'artificiel' des études menées en laboratoire, souvent sur des phrases ou des mots isolés, hors contexte, et dépourvus de toute fonction communicative, pose toutefois le problème de la généralisation des résultats obtenus à l'usage 'naturel' du langage.

Cependant, cette limitation n'implique nullement que l'on doive renoncer à l'approche expérimentale, qui demeure seule capable de valider les hypothèses et de fonder une connaissance scientifique. L'activité de lecture correspond donc à une activité visuelle complexe et particulière dans le sens où elle met en jeu l'activité combinée de plusieurs systèmes cognitifs (visuel, mnémonique, sémantique, etc.), nécessite l'articulation de différents codages (phonologique, orthographique ou graphémique, etc.), et présente la contrainte de devoir traiter une grande quantité d'informations très rapidement. Par 'codage', il faut entendre la transformation d'une donnée sensorielle sous une forme capable d'être traitée par le système mnémonique. La compréhension du message verbal en psycholinguistique porte sur différents niveaux d'analyse, à commencer par celui des lettres à l'intérieur des mots jusqu'à la complexité syntaxique et sémantique des phrases et des discours. Nous nous limiterons volontairement ici aux différentes opérations cognitives impliquées dans le traitement perceptif des mots, présentés isolément.

L'analyse des processus d'encodage mis en jeu dans la lecture de mots isolés demeure toutefois difficile étant donné la rapidité avec laquelle les traitements sont effectués et leur caractère quasi automatique. Prenons par exemple la lecture du mot 'MOUTARDE', cette activité de lecture d'un mot simple et isolé serait décomposable en plusieurs processus d'encodage :

1.
un encodage perceptif des graphèmes, c'est-à-dire que le mot est décomposé en segments sous-lexicaux (lettre ou ensemble de lettres) qui feront par la suite l'objet de conversions phonologiques (dans notre exemple, le mot 'MOUTARDE' serait segmenté ainsi : <M> <OU> <T> <A> <R> <D> <E>) ;
2.
la constitution d'unités phonologiques qui seront ensuite regroupées en une représentation phonologique complète (dans notre exemple, on aurait : /m/ /u/ /t/ /a/ /R/ /d/ assemblé ultérieurement en : /mutaRd/). L'approche linguistique considère la phonologie comme l'étude des sons de la langue du point de vue de leur fonction, et la phonétique comme l'étude des sons en eux-mêmes, indépendamment de leur fonction ;
3.
la réalisation, si nécessaire, de structures morphémiques, le morphème représentant l'unité signifiante la plus simple. D'une manière générale, il existerait deux catégories de

morphèmes : les morphèmes lexicaux (noms ou adjectifs simples, radicaux verbaux) désignant des objets ou des qualités, et les morphèmes grammaticaux (affixes, articles, pronoms, prépositions, etc.) exprimant divers types de relations, parfois très complexes, entre les éléments de l'énoncé ;

4.

l'activation d'un concept sémantique (dans notre exemple, nous activerions le concept suivant : 'Plante herbacée à fleurs jaunes'). En effet, la particularité de ces signes que sont les mots est qu'ils comportent à la fois une face signifiante (une suite de graphèmes/phonèmes) et une face signifiée (un sens, une signification).

L'organisation temporelle de ces différents processus d'encodage du mot peut mettre en jeu des traitements séquentiels et/ou en parallèle. Une méthode d'exploration, classiquement utilisée en psycholinguistique, de ces différents processus d'encodage consiste à présenter aux lecteurs, non pas des mots connus, mais des pseudo-mots (par exemple : 'CHAPUGNON') ou des mots non familiers. Cette manipulation expérimentale repose sur l'idée selon laquelle un pseudo-mot, ou un mot non familier, nécessite davantage d'attention qu'un mot familier pour être lu en raison de sa nouveauté. Dans le cas d'un mot connu, les traitements peuvent être exécutés automatiquement et toutes les lettres traitées en parallèle, alors que dans le cas d'un pseudo-mot ou d'un mot nouveau, les différentes opérations cognitives sont supposées être exécutées séquentiellement, et peuvent ainsi être plus facilement isolées. En effet, la lecture d'un pseudo-mot, ou d'un mot non familier, impliquerait une lecture lettre-par-lettre avec un déplacement de l'attention le long de la séquence de lettres, tandis qu'un mot familier pourrait être traité dans sa forme globale, en tant qu'entité (pour revue, Caron, 1989; Zesiger et de Partz, 1994; Siéroff, 1995).

1.2 Effet de supériorité des mots

La problématique des mécanismes attentionnels est souvent présente dans le traitement perceptif des mots. L'attention peut en effet jouer un rôle important dans l'analyse et l'identification des différents éléments qui composent un objet, ainsi que dans l'agencement spatial de ces différents éléments, permettant ainsi d'aboutir à une représentation cohérente, unifiée et signifiante de l'objet perçu. L'attention sélective visuelle est définie comme un réajustement de la taille de la fenêtre attentionnelle sur une région particulière de l'objet en cours de traitement. Il a été montré que toutes les informations situées dans le foyer attentionnel (région de l'image sur laquelle est focalisée l'attention) sont traitées avec une grande précision, alors que celles situées en périphérie du foyer attentionnel seraient traitées avec une moins grande précision (Laberge, 1974, 1983; pour revue, Siéroff, 1995, Bruyer, 2000).

Une problématique majeure concernant le rôle de l'attention sur le traitement des stimuli visuels complexes est généralement formulée dans la question d'un traitement global *versus* un traitement local. L'hypothèse d'une dichotomie entre un traitement global de la forme et des traitements locaux provient d'un héritage direct de la *Gestalt Psychology*, née au début du vingtième siècle. Les premières expériences ont montré que les traitements globaux étaient réalisés plus rapidement que les traitements locaux,

confortant ainsi l'idée d'une prépondérance du niveau global sur le niveau local (Navon, 1977, 1981). Il a de plus été montré que l'analyse des informations locales pouvait subir des interférences de traitements issus d'un niveau plus global, l'inverse n'ayant pas été vérifié (Lamb et Robertson, 1989; Robertson et coll., 1993; Wolfe et Bennett, 1997). Cette prépondérance des traitements globaux sur les traitements locaux a par ailleurs été discutée en fonction des fréquences spatiales des stimuli.

Les traitements seraient effectués plus rapidement en basses fréquences spatiales, c'est-à-dire celles qui sont proches du pouvoir optimal de résolution du système visuel humain (Kinchla et Wolfe, 1979; Hughes et coll., 1990; Fink et coll., 1999, pour revue, Buser et Imbert, 1987), ainsi qu'en fonction d'une prédominance hémisphérique. Il existerait, en effet, selon certains auteurs un avantage de l'hémisphère gauche pour les traitements locaux et de l'hémisphère droit pour les traitements globaux (MARTIN, 1979; Roberston et Palmer, 1983; Robertson et Delis, 1986; Robertson et coll., 1988; Lamb et coll., 1989).

Les théories attentionnelles appliquées à la perception des stimuli langagiers ont fait l'objet d'un certain nombre d'études en psychologie cognitive (pour revue, Holender, 1985; LaBerge et Brown, 1989; Siéoff, 1991, 1995). Ces études ont montré que la perception des mots connus mettait en jeu un traitement automatique et global, dont les effets sont atténués lorsque les lettres sont espacées à l'intérieur des mots. Dans ce cas particulier, le traitement global serait remplacé par un traitement davantage local et séquentiel de chacune des lettres constitutives des mots. Ces observations peuvent être directement associées à un effet décrit pour la première fois par Reicher (1969) sous les termes de 'word superiority effect' ou 'effet de supériorité du mot' (sur la lettre). Cet effet a été traduit par un traitement (détection et reconnaissance) plus efficace des lettres lorsqu'elles sont situées dans un mot que lorsqu'elles sont présentées isolément ou dans un mot non familier, voire dans un pseudo-mot ou une séquence non significative de lettres ou de symboles alphanumériques (Estes, 1975). MANifestement, le traitement des mots influencerait le traitement des lettres qui le composent, dans le sens où il semble y avoir une reconnaissance totale ou partielle du mot avant même que toutes les lettres constitutives du mot ne soient identifiées.

Ces observations ont conforté l'hypothèse selon laquelle les mots présentés en modalité visuelle seraient traités de manière automatique, c'est-à-dire à un niveau global qui ne nécessiterait pas une orientation de l'attention visuo-spatiale sur chacune des lettres (ou groupements de lettres) à l'intérieur du mot. Ces résultats vont dans le sens d'observations plus récentes de patients souffrant d'une hémiparésie gauche et présentant des difficultés à lire des mots présentés isolément. Il est d'autant plus étonnant que ces patients présentent davantage de difficultés à lire la partie gauche d'un pseudo-mot que celle d'un mot connu (Siéoff et coll., 1988; Siéoff, 1990, 1991). Cet effet de supériorité des mots a également été observé par la suite pour différentes catégories d'objets (Biederman, 1972; Weisstein et Harris, 1974), dont celle des visages (Palmer, 1975; Homa et coll., 1976).

1.3 Traitement perceptif des visages

Comme nous l'avons vu précédemment, les visages constituent une classe étendue de

stimuli hautement sophistiqués sur le plan de ses caractéristiques physiques. Un bref coup d'oeil suffit en général pour estimer l'âge, déterminer le sexe, apprécier la beauté, caractériser l'émotion de la personne qui se trouve en face de nous, et décider s'il s'agit d'un visage connu, auquel cas nous l'identifierons et retrouverons son nom. Obtenir l'ensemble de ces informations constitue un acte si naturel et automatique qu'il est difficile d'entrevoir la complexité d'une telle fonction, qui de plus ne semble requérir aucun apprentissage formel.

La difficulté majeure du traitement facial réside dans le fait que tous les visages sont construits sur le même modèle et diffèrent l'un de l'autre par des nuances objectivement minimales. Or, l'Homme est capable, malgré des contraintes biologiques relativement importantes, de discriminer sans faute un visage parmi des centaines d'autres.

Les traitements perceptifs effectués sur les stimuli faciaux visent, dans un premier temps, à extraire de l'ensemble des informations visuelles disponibles une configuration stable et unique du visage perçu en intégrant l'ensemble des traits faciaux ainsi que leur agencement spatial. L'encodage structural des visages a pour objectif de dériver une représentation faciale indépendante du point de vue de l'objet, c'est-à-dire quelle que soit son orientation, sa distance, son âge ou son expression. Cette représentation moyenne des visages construite à l'issue du processus de décision faciale correspond à un modèle en trois dimensions, un 'prototype' de la classe. Même si l'élaboration d'un prototype dépend de la complexité des caractéristiques physiques des stimuli, les étapes d'analyse perceptive conduisant à cette construction sont toutes destinées à extraire les propriétés invariantes et communes aux différentes représentations épisodiques de l'exemplaire perçu, quelle que soit sa classe d'appartenance. La particularité des traitements perceptifs pour les visages, s'il en existe une, ne réside pas par conséquent dans ces premières étapes d'analyse, mais résiderait davantage dans l'analyse des caractéristiques uniques du visage perçu, permettant ainsi d'isoler un exemplaire de la classe.

Les visages sont en effet considérés comme des stimuli visuels complexes constitués de deux catégories de traits : les traits faciaux internes, tels que les yeux, le nez et la bouche, et les traits faciaux externes, tels que la chevelure, la forme du menton, la prééminence des joues, la hauteur du front, etc. L'ensemble de ces traits serait traité différemment selon leur position dans le visage : les composantes faciales internes (yeux, nez, bouche), moins sensibles à des variations épisodiques et rapides que certaines composantes faciales externes (cheveux), joueraient un rôle prépondérant dans l'élaboration d'une représentation perceptive unique et stable du visage perçu. Ces observations ont été récemment confortées par des études réalisées en imagerie fonctionnelle cérébrale (Epstein et coll., 1999; Nakamura et coll., 2000; Kanwisher, 2001; Levy et coll., 2001).

Leurs résultats indiquent que la perception des stimuli faciaux (comparativement à celle de scènes naturelles d'intérieur ou d'extérieur) met davantage en jeu une analyse visuelle à haute résolution fovéale qu'une analyse visuelle à haute résolution périphérique.

L'analyse perceptive d'un visage ne dépend toutefois pas uniquement de l'encodage de ses différents traits mais également de celui des propriétés physiques métriques qui

relient les différentes composantes faciales entre elles. L'agencement spatial (ou relation configurale) des différents traits faciaux semble donc jouer un rôle important dans l'étape de décision faciale. L'ensemble des propriétés physiques énumérées ci-dessus (décomposition des visages en traits, prépondérance de certains traits faciaux sur d'autres, importance de l'agencement spatial des traits faciaux) conforterait l'hypothèse selon laquelle les visages constituent une classe à part parmi les autres stimuli visuels complexes que l'Homme est amené à traiter quotidiennement. Les particularités physiques des stimuli faciaux impliqueraient par ailleurs des mécanismes de traitement spécialisés pour cette classe d'objets (pour revue, Sergent, 1994).

Le paragraphe suivant sera consacré à la présentation des résultats expérimentaux issus de recherches en psychologie cognitive, qui pourraient témoigner d'un traitement visuel particulier pour la classe des visages.

1.4 Effet de supériorité des visages

Avant de présenter l'effet à proprement parler de supériorité des visages, nous allons consacrer quelques lignes à l'effet de supériorité des objets (ou 'object superiority effect'), défini par analogie avec celui des mots. Les premiers travaux, effectués dans les années soixante-dix par Biederman (Biederman, 1972, 1981; Biederman et coll., 1973, 1974, 1983), ont montré qu'un objet présenté dans une scène naturelle cohérente était plus facilement identifié que lorsqu'il était présenté dans une scène artificiellement reconstruite ou parmi une série d'objets sans lien.

Ces résultats ont été interprétés comme un avantage perceptuel pour la détection d'objets sémantiquement reliés à l'intérieur d'une scène naturelle complexe et cohérente (voir également l'étude de Palmer, 1975). L'effet de supériorité des objets a été défini pour la première fois par Weisstein et collaborateurs dans une série d'expériences montrant qu'un segment de ligne pouvait être plus facilement identifié lorsqu'il faisait partie d'un pattern géométrique complexe en trois dimensions que lorsqu'il était présenté isolément ou dans des figures géométriques planes (Weisstein et Harris, 1974; Lanze et coll., 1982; Weisstein et coll., 1982). Enfin, une étude relativement récente de Davidoff et Donnelly (Davidoff et Donnelly, 1990), dont l'objectif était de comparer les différents effets de supériorité des objets en fonction de leur catégorie, a montré l'existence d'un effet de supériorité pour des chaises. En effet, ils ont observé que la reconnaissance de chaises, dont les parties (dossier, assise et pieds) sont normalement agencées, est meilleure que la reconnaissance des parties présentées isolément. Ces auteurs ont également observé un effet de supériorité pour des stimuli faciaux, cet effet étant toutefois plus important pour la catégorie des visages que pour celle des chaises. La reconnaissance des visages dont les traits internes faciaux ont été mélangés était en effet moins bonne que celle des visages 'normaux' (traits faciaux non mélangés), cet avantage n'ayant pas été observé pour la catégorie des chaises. Ces résultats confortent l'hypothèse selon laquelle la reconnaissance d'une partie d'un objet est meilleure lorsque cette partie est présentée dans le contexte de l'objet que lorsqu'elle est présentée séparément de celui-ci.

Parallèlement aux effets de supériorité des mots et des objets, un effet de supériorité des visages ('face superiority effect') a été mis en évidence par Homa et collaborateurs

(1976). Ces auteurs ont décrit cet effet comme une facilitation de l'analyse perceptive d'un trait facial interne (yeux, nez ou bouche) lorsqu'il est présenté dans le contexte d'un visage avec un arrangement vertical normal que lorsqu'il est présenté isolément ou dans un visage dont les traits ont été mélangés.

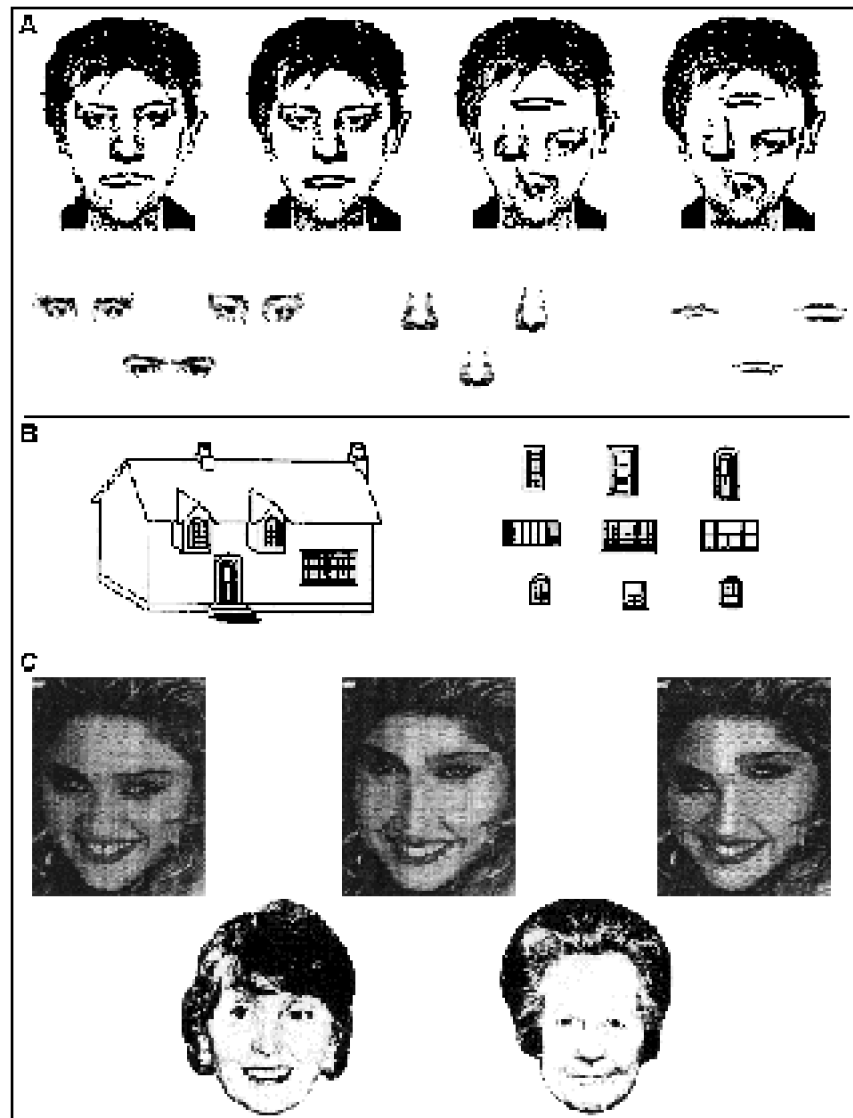


Figure 17. Exemples de stimuli utilisés dans les expériences étudiant les effets de supériorité des visages et des objets. A. Visages schématiques recomposés ou non et traits internes faciaux isolés (yeux, nez, bouche); B. MAisons schématiques et parties internes (portes et fenêtres) isolées; C. Photographies de visages célèbres dont les traits internes ont été manipulés (d'après Young et coll., 1987; Tanaka et Farah, 1993; Biederman et Kalocsai, 1997).

Ce résultat semble robuste puisqu'il a été plusieurs fois répliqué dans différentes études (Figure 17) :

1.
utilisant des visages schématiques similaires à ceux utilisés par Homa et collaborateurs

(Van Santen et Jonides, 1978; Ellis et coll., 1979) ;

2. ayant pour objectif de comparer l'effet de supériorité des visages à celui observé pour d'autres catégories d'objets (maisons, objets manufacturés, etc.) (Davidoff et Donnelly, 1990; Tanaka et Farah, 1993; Biederman et Kalocsai, 1997) ;

3. manipulant les traits faciaux internes en les remplaçant soit par des objets (téléphone, fleur, voiture, etc.), soit par des symboles (flèche, étoile, trait, etc.) (Davidoff, 1986) ;

4. dans des études utilisant des photographies de visages en noir et blanc dont les traits internes ont été manipulés (Young et coll., 1987).

L'ensemble de ces observations souligne non seulement l'importance d'un traitement global des visages sous-tendant l'existence d'une 'gestalt' perceptive faciale, mais également l'importance d'un encodage des interrelations spatiales entre les traits faciaux.

2. Notion d'expertise et perception faciale

L'effet de supériorité des visages peut être discuté en terme de spécificité de traitement liée à une expertise d'analyse développée par l'Homme pour cette classe de stimuli à forte connotation psychosociale. Au cours de ce paragraphe, nous allons tenter d'éclairer le débat, toujours d'actualité, sur la notion d'expertise liée au traitement facial à partir des données de la psychologie expérimentale et développementale, et de celles récemment obtenues en imagerie fonctionnelle cérébrale. Nous décrirons tout d'abord un effet considéré comme spécifique pour la classe des visages, celui de l'inversion faciale. Nous aborderons ensuite le débat relatif à un traitement analytique *versus* holistique des stimuli faciaux en soulignant l'importance de l'organisation configurale des informations contenues dans les visages. Puis, nous nous intéresserons aux études développementales pour savoir s'il existe, au cours de l'ontogenèse, une évolution des compétences perceptives faciales en lien avec la maturation fonctionnelle cérébrale. Enfin, nous exposerons un ensemble de travaux récemment conduits par Isabel Gauthier et son équipe dans les domaines de la psychologie cognitive et de la neurophysiologie, qui remettent en cause la spécificité de traitement des visages et suggèrent l'existence d'un niveau d'expertise atteint par l'Homme plutôt qu'une prédisposition innée à traiter les visages.

2.1 L'inversion faciale et ses effets

Le paradigme d'inversion est généralement utilisé dans des expériences de reconnaissance épisodique pour examiner les mécanismes d'encodage mis en jeu dans le traitement des stimuli visuels complexes mono-orientés, c'est-à-dire présentant une orientation habituelle haut/bas. Ce paradigme présente l'avantage d'un contrôle systématique de toutes les propriétés physiques des stimuli utilisés, et en particulier un contrôle de leur degré de complexité, puisque, seule, leur orientation est modifiée.

Les études initiales de Yin (1969, 1970) ont été les premières à explorer la spécificité de la reconnaissance des visages dans un paradigme d'inversion. Dans son étude princeps de 1969, Yin a présenté trois expériences dans lesquelles des sujets normaux devaient mémoriser et reconnaître différentes catégories de stimuli complexes mono-orientés, présentés à l'endroit et/ou à l'envers. Ces stimuli en noir et blanc étaient des dessins réalistes ou des photographies représentant des visages, des maisons, des avions et des silhouettes de personnages dans différentes postures et revêtus de costumes d'époques différentes (Figure 18). Les résultats des deux premières expériences ont montré qu'une présentation inversée des stimuli rendait la tâche de reconnaissance plus difficile. Toutefois, Yin a observé une modulation de l'effet d'inversion en fonction de la catégorie des stimuli, l'effet d'inversion étant plus important pour les visages, significatif mais plus faible pour les maisons et les silhouettes, et absent pour les avions. Les visages semblent donc traités d'une manière différente des autres catégories de stimuli puisque leur reconnaissance est particulièrement affectée par une présentation inversée. Dans le but d'un meilleur contrôle du degré de complexité des stimuli visuels utilisés, Yin a conduit une troisième expérience dans laquelle la reconnaissance de dessins de visages était comparée à celle de dessins de personnages vêtus de costumes différents, la complexité de ces deux catégories de stimuli ayant été préalablement contrôlée par une comparaison des performances de reconnaissance obtenues au cours d'une présentation à l'endroit. Cette dernière expérience a encore montré un effet d'inversion plus marqué pour les stimuli faciaux, se traduisant par une baisse de performance plus importante lorsque les visages étaient présentés à l'envers comparativement à celle observée pour les personnages inversés. Yin en a conclu qu'il existait un effet d'inversion spécifique pour les visages pouvant être attribué, d'une part à la familiarité de l'objet 'visage', d'autre part à un traitement configural propre aux stimuli faciaux présentés à l'endroit. Par traitement configural, il faut entendre une analyse globale du stimulus plutôt qu'une analyse séquentielle de ses différentes composantes.

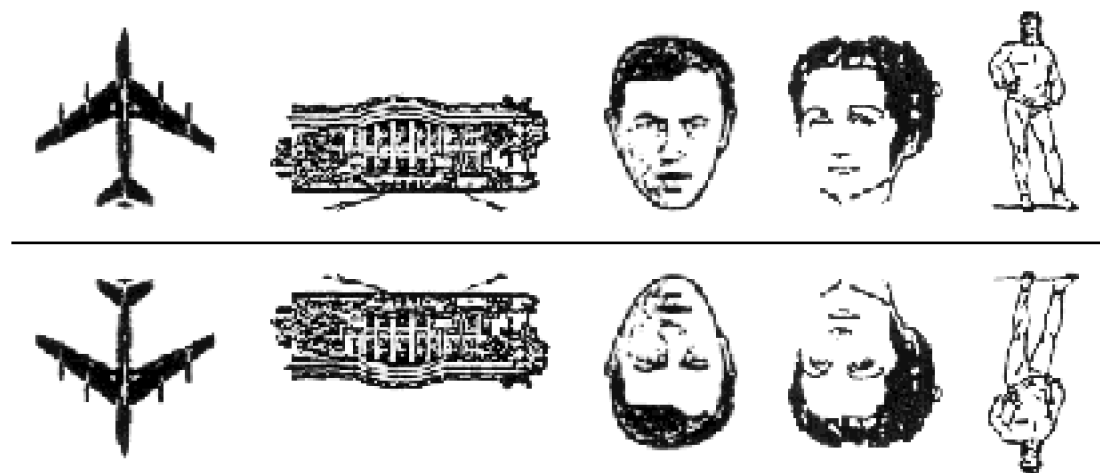


Figure 18. Exemples des stimuli utilisés par Yin dans son étude initiale visant à examiner la spécificité de la perception faciale dans un paradigme d'inversion (d'après Yin, 1970).

Ces résultats ont été confortés dans une seconde étude menée chez des patients souffrant de lésions du cortex postérieur droit (Yin, 1970) : ces patients présentent un

moindre effet d'inversion des visages que les sujets normaux et un effet d'inversion d'égale intensité entre les stimuli faciaux et les autres catégories d'objets. L'effet d'inversion des visages est robuste puisqu'il a été maintes fois répété (Scapinello et Yarmey, 1970; Bradshaw et Wallace, 1971; Yarmey, 1971; Carey et Diamond, 1977; Sergent, 1984; Diamond et Carey, 1986; pour revue, Valentine, 1988; Rakover et Teucher, 1997). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour rendre compte de cet effet.

Une première hypothèse fait référence à la prépondérance d'un traitement configural pour la classe des visages, comparativement aux autres classes d'objets. Cette hypothèse repose sur l'observation d'un phénomène d'inversion accentué pour la classe des visages. En effet, les visages présentés à l'endroit sont généralement mieux reconnus que les autres catégories d'objets, tandis que les visages présentés à l'envers sont moins bien reconnus que les autres classes de stimuli.

Ces résultats confortent l'idée selon laquelle le stimulus 'visage' serait traité comme une configuration, rendant de ce fait la reconnaissance faciale particulièrement sensible à l'inversion haut/bas (Sergent, 1984a, 1984b; Young et coll., 1987; Tanaka et Farah, 1993; Farah et coll., 1995; pour revue, Valentine, 1988; Bruce et Young, 1993; Rakover et Teucher, 1997). L'importance de l'information configurale dans le traitement des visages reposerait non seulement sur l'encodage de chacun des traits faciaux mais également sur l'encodage des interrelations spatiales entre ces différents traits (ou relations de second ordre). Ainsi, l'information configurale ne pourrait pas être extraite d'une composante faciale présentée isolément, puisqu'elle est par définition contenue dans le visage entier.

Les autres hypothèses explicatives de l'effet d'inversion faciale dépendraient des facteurs suivants : stimulus mono-orienté (haut/bas), rotation mentale, et saillance des traits. L'hypothèse de l'orientation haut/bas renvoie à la notion de schéma facial. En effet, certains auteurs supposent qu'un schéma facial général est progressivement construit au cours du développement, et ce dès notre naissance, ce schéma s'enrichissant au fur et à mesure de nos multiples expositions avec des visages. La construction d'un tel schéma facial dépendrait bien évidemment des visages et des contextes dans lesquels nous sommes amenés à les percevoir, c'est-à-dire le plus fréquemment des visages appartenant à notre ethnie et orientés haut/bas (Rock, 1973, 1974; Goldstein et Chance, 1980; Valentine, 1991; pour revue Bruce, 1988). Notre meilleure capacité (rapidité et efficacité) à traiter les visages avec l'âge (pour revue, Valentine, 1988; Flin et Dziurawiec, 1989; Carey, 1992; Chung et Thomson, 1995; Johnston et Ellis, 1995; George, 1997) serait liée à l'intégration de nouvelles informations dans le schéma facial, le rendant de ce fait plus précis mais aussi moins flexible. L'existence d'un tel schéma facial permet d'interpréter, non seulement l'effet d'inversion, mais également les effets de race, de distinctivité, de caricature et de prototypicalité.

Le modèle proposé par Valentine (1991), supposant un codage des visages dans un espace multidimensionnel, dont le centre serait une représentation faciale 'moyenne', ou un prototype de la classe des visages, a fourni un cadre théorique permettant une interprétation unifiée de ces différents effets. Les visages considérés comme 'déviants' au sein de la classe, parce qu'éloignés du visage prototypique, seraient plus facilement détectés ; c'est le cas des caricatures ou des visages appartenant à une autre ethnie (Going et Read, 1974; Light et coll., 1979; Winograd, 1981; Bartlett et coll., 1984;

Brigham, 1986; Malpass et Hughes, 1986; Valentine et Bruce, 1986a, 1986b; Rhodes et coll., 1987; Rhodes et McLean, 1990; O'Toole et coll., 1991; Sheperd et coll., 1991; Benson et Perrett, 1993; Rhodes et Tremewan, 1994; Stevenage, 1995a, 1995b; Rhodes, 1996; Tanaka et Simon, 1996). Précisons, toutefois, que si la détection d'un visage asiatique ou noir africain est facilitée pour les européens blancs comparativement à la détection d'un visage caucasien, la distinction à l'intérieur des classes de visages d'ethnies différentes nécessite un entraînement (Sheperd et coll., 1974; Ellis et coll., 1975; Ellis et Deregowski, 1981; Sheperd et Deregowski, 1981; Chance et coll., 1982; Brigham et Malpass, 1985; Carroo, 1986; Buckhout et Regan, 1988; Chiroro et Valentine, 1995).

L'hypothèse explicative de l'effet d'inversion faciale associée à la rotation mentale repose sur l'idée selon laquelle une opération de rotation mentale est nécessaire pour reconnaître les visages inversés. Les temps de réponse seraient corrélés avec le degré de rotation mentale nécessaire pour orienter le visage à l'endroit (Shepard et Metzler, 1971; Valentine et Bruce, 1988). Enfin, une dernière explication ferait référence à un degré de saillance variable des traits faciaux. Plusieurs études ont montré que certains traits faciaux avaient plus d'importance que d'autres dans le traitement des visages ; l'ordre généralement admis de saillance des traits est le suivant : front > yeux > nez > bouche > menton (Davies et coll., 1974; Shepherd et coll., 1981; Haig, 1984, 1986).

Cette saillance variable des traits pourrait être liée à l'évolution des performances de reconnaissance des visages en fonction de l'âge, les enfants et les adultes utilisant des traits différents pour encoder les visages. Cette hypothèse demeure toutefois controversée puisque certaines études ont montré que l'inversion ne modifiait pas l'ordre de saillance des traits faciaux (Endo, 1986; Bruyer et Coget, 1987) alors que d'autres études (Ellis et coll., 1979; Phillips, 1979) ont montré que certains traits internes inversés (yeux, nez, bouche) étaient moins bien reconnus que certains traits externes inversés (front, oreilles, menton).

2.2 Traitement analytique vs holistique des visages

Comme nous l'avons vu, l'effet d'inversion faciale pourrait s'expliquer par la prépondérance d'un traitement configural pour la classe des visages, comparativement aux autres classes d'objets. Cette hypothèse soulève le débat d'une double voie d'encodage possible des stimuli faciaux, à savoir un traitement analytique correspondant à un encodage séquentiel et indépendant de chacun des traits faciaux constitutifs du visage, *versus* un traitement global ou holistique permettant une intégration en parallèle de l'ensemble des informations faciales (traits et propriétés relationnelles entre les traits).

Cette double stratégie d'encodage des visages a fait l'objet de nombreuses expériences de psychologie cognitive (Smith et Nielsen, 1970; Bradshaw et Wallace, 1971; Mathews, 1978; Sergent, 1984; Bruce et coll., 1991; Tanaka et Farah, 1993). Certaines de ces études ont cherché à vérifier si l'information configurale était importante seulement pour le traitement des stimuli faciaux ou si elle l'était également pour le traitement d'autres classes d'objets. Les résultats ont indiqué, qu'en condition normale de perception, le traitement des objets, aussi complexes soient-ils et quelle que soit leur catégorie, met initialement en jeu un encodage de la forme globale avant d'analyser les

différentes parties de l'objet, si cela est nécessaire.

Ce ne serait que dans des conditions de perception anormales ou difficiles que le traitement débiterait par un encodage des différentes parties de l'objet dans le but de l'identifier. Ainsi, l'existence d'une double stratégie d'encodage global et analytique, avec une prépondérance d'un traitement global dans des conditions perceptives normales, a été montrée pour des catégories d'objets autres que les visages (Navon, 1977; Bradshaw et Sherlock, 1982; Backer et Kosslyn, 1993; Biederman et Kalocsai, 1997).

Il est néanmoins important de souligner l'influence des conditions dans lesquelles ont été perçus les objets dans les expériences précédentes. En effet, en situation de laboratoire, la mise en jeu d'une stratégie de traitement plutôt qu'une autre semble largement dépendre de la nature de la tâche (niveau de difficulté), de la formulation de la consigne, ainsi que des contraintes temporelles incluses dans le protocole (temps de présentation des stimuli et temps de réponse des sujets limité ou non). Plusieurs études ont montré un avantage du traitement analytique sur le traitement global pour des stimuli faciaux dans des protocoles utilisant un temps particulièrement long de présentation des stimuli ou encore des tâches requérant une stratégie particulière de traitement (Walker-Smith, 1978; Bradshaw et Sherlock, 1982; McKelvie, 1991; Reynolds et Pezdek, 1992; Hole, 1994; Collishaw et Hole, 2000). Cependant, même si la stratégie de traitement (analytique ou global) peut être induite par le type de paradigme utilisé, il semble bien que toutes les parties du visage ne soient pas d'égale importance. La distinction entre les traits externes (contour du visage et chevelure) et les traits internes (yeux, nez, bouche) est généralement importante pour la reconnaissance de visages familiers/non-familiers. La perception et la reconnaissance des visages familiers semble reposer davantage sur l'analyse des traits internes tandis que la perception, voire la comparaison, de visages non familiers reposerait davantage sur l'analyse des traits externes (Ellis et coll., 1979; pour revue, Shepherd et coll., 1981).

Par ailleurs, une différence de saillance a également été mise en évidence entre les traits faciaux internes : la région des yeux, y compris les sourcils, semble la plus importante et celle de la bouche la moins importante tant pour le traitement des visages familiers que pour celui des visages non familiers (Haig, 1986a; Rhodes, 1988; Roberts et Bruce, 1988; Hancock et coll., 1996; pour revue, Haig, 1986b; Young et coll., 1987; Bruce, 1988; Hancock et coll., 2000). L'hypothèse d'un traitement analytique et séquentiel des visages allant des traits les plus saillants aux traits les moins informatifs n'a cependant pas été entièrement validée.

Il semblerait donc qu'un double traitement analytique et configural des visages soit opéré en parallèle prenant ainsi en considération les traits faciaux et leur saillance relative ainsi que leurs interactions. Les études en champ visuel divisé, consistant à comparer les temps de réaction et les pourcentages de réponses correctes obtenus selon que les visages sont présentés dans les hémichamps visuels droit ou gauche, ont cherché à rendre compte de l'existence d'une éventuelle latéralisation hémisphérique associée à cette double stratégie de traitement facial. L'idée selon laquelle l'hémisphère gauche serait spécialisé dans le traitement analytique et sériel de l'information alors que l'hémisphère droit opérerait selon un mode global et intégratif a été initialement suggérée par Levy-Agresti et Sperry (1968) à partir de l'observation de patients *split-brain*. Il

demeure toutefois difficile de déterminer a priori la nature analytique ou globale des traitements mis en jeu dans les différentes fonctions cognitives, y compris celle correspondant à la perception faciale. Même si les principaux résultats obtenus dans ce domaine confirment l'existence d'une dichotomie de traitement analytique/global, il semblerait que la perception des visages requiert, en l'absence de contraintes perceptives particulières, la coopération des deux hémisphères pour permettre à la fois l'encodage des différents traits faciaux et celui des relations spatiales entre ces traits.

De tels résultats remettent par conséquent en cause l'hypothèse selon laquelle l'hémisphère droit jouerait un rôle prépondérant dans la reconnaissance des visages, cette hypothèse ayant été suggérée à l'issue de certaines études de cas cliniques comme nous le verrons ultérieurement (Hilliard, 1973; Leehey et coll., 1978; Sergent et Bindra, 1981; St.John, 1981; Anderson et Parkin, 1985; Rhodes, 1985; Young et coll., 1985; Parkin et Williamson, 1987; Levine et coll., 1988; Valentine, 1988; Van Kleeck, 1989; Rhodes et coll., 1990; Hillger et Koenig, 1991; Tanaka et Farah, 1991; Rhodes, 1993; pour revue, Bradshaw et Nettleton, 1990). La double stratégie d'encodage des visages selon un mode analytique et/ou holistique associée à une certaine prépondérance hémisphérique renvoie par ailleurs à la question des modifications de compétences et de stratégies perceptives et/ou cognitives en fonction de l'âge, et de la maturation cérébrale. Cette question sera l'objet du paragraphe suivant.

2.3 Ontogenèse et perception des visages

Les études développementales menées sur le traitement des visages cherchent à savoir si la perception du 'faciès' humain repose sur des caractéristiques innées ou sur l'apprentissage de la 'facialité'. Elles soulèvent par ailleurs la question indirecte de la maturation fonctionnelle cérébrale. La question de la double stratégie d'encodage analytique *versus* global des visages a fait l'objet d'études particulières en neuropsychologie développementale chez le jeune enfant.

Une latéralisation hémisphérique différente selon le mode de traitement utilisé a été montrée chez les nourrissons au cours de leur première année de vie : dès l'âge de 4-9 mois, et jusqu'à 1 an, les nourrissons utiliseraient de manière prépondérante leur hémisphère droit pour le traitement global des patterns visuels, incluant les stimuli faciaux, et leur hémisphère gauche pour des traitements plus locaux (de Schonen et Deruelle, 1990; Deruelle et de Schonen, 1991; de Schonen et Deruelle, 1991; Deruelle et coll., 1999).

Toutefois, il apparaît que ce n'est qu'à partir de l'âge de 24 mois que les enfants seraient capables d'avoir une attention simultanée dans leurs deux hémichamps visuels. Cette nouvelle capacité leur permettrait ainsi d'intégrer les informations provenant des deux hémisphères et d'élaborer une représentation unifiée des objets perçus (de Schonen et Bry, 1987; Liégeois et de Schonen, 1997; Liégeois et coll., 2000). Ces résultats confortent l'existence d'asymétries hémisphériques perceptives et cognitives précoces qui pourraient dépendre en partie de la maturation fonctionnelle du corps calleux (Njiokiktjien et coll., 1988, 1994; Njiokiktjien et Ramaekers, 1990). Si la perception catégorielle du faciès humain ne semble pas dépendre d'un hémisphère plutôt que d'un autre chez le nourrisson, la discrimination d'un visage familier (celui de la mère) parmi d'autres visages

non familiers semble, en revanche, impliquer de façon prépondérante l'hémisphère droit et ne semble par ailleurs pas être possible avant l'âge de 4 mois (de Schonen et coll., 1986; de Schonen et MATHivet, 1990; pour revue de Schonen et coll., 1994).

Les capacités que présentent les nourrissons à pouvoir discriminer un pattern facial schématique présenté parmi d'autres configurations ont été étudiées dès 1975 par Goren et son équipe via la technique du regard préférentiel (Goren et coll., 1975). Cette technique consiste à observer le mouvement des yeux et de la tête des nourrissons lorsque le stimulus est lentement déplacé le long d'un demi-cercle situé à une distance radiale optimale devant eux. L'orientation et l'attention visuelle des nourrissons apparaissent plus marquées lorsqu'ils jugent un stimulus attractif de par sa nouveauté ou sa familiarité. Goren a étudié le degré d'attraction préférentielle pour différentes représentations schématiques du faciès humain chez des nouveau-nés, âgés en moyenne de 9 minutes. Les résultats ont montré que les nouveau-nés suivaient un peu plus longtemps du regard les représentations schématiques faciales dont les traits internes étaient correctement organisés que celles dont les traits étaient disposés en désordre ou encore que les configurations faciales réduites à un simple contour de visage (Figure 19).

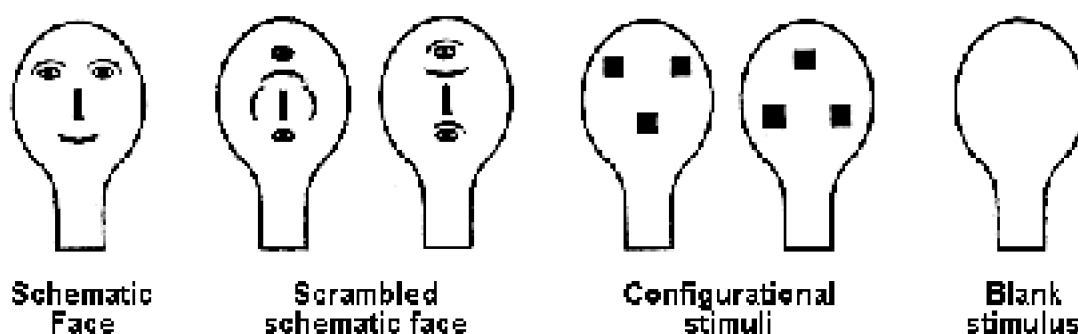


Figure 19. Exemples de représentations schématiques du faciès humain utilisées dans les études développementales sur la perception des visages chez les nourrissons (d'après Goren et coll., 1975; Johnson et coll., 1991).

Les auteurs en ont conclu que les préférences visuelles du nouveau-né ne dépendent pas exclusivement du 'niveau d'énergie' (ou fréquence spatiale) des stimuli mais également de l'organisation des traits qui les constituent (forme globale cohérente ou significativement cohérente pour eux). Ainsi, alors qu'aucun apprentissage n'a encore pu avoir lieu, il semblerait que le faciès humain bénéficie d'une analyse perceptuelle différente de celle requise pour les autres stimuli visuels. Bien que critiqués sur l'exactitude de l'âge des nouveau-nés étudiés et sur un certain manque de rigueur méthodologique, les résultats de Goren ont été récemment répliqués (MAurer et Young, 1983; Dziurawiec et Ellis, 1986; Johnson et coll., 1991, 1992; pour revue, Morton et Johnson, 1991).

De l'ensemble de ces résultats, la théorie *CONSPEC / CONLERN* stipulant un double processus de traitement des visages a été proposée (Morton et Johnson, 1991). Le mécanisme *CONSPEC*, associé aux phénomènes d'orientation préférentielle du regard des nourrissons vers les patterns faciaux, correspondrait à des prédispositions innées de

contrôle de l'attention visuelle impliquant des voies sous-corticales pré-câblées à la naissance (de Schonen et coll., 1994). La maturation fonctionnelle des structures corticales (voie visuelle rétino-corticale) serait associée à une mise en place progressive vers l'âge de 2 mois environ d'un mécanisme d'apprentissage non spécifique, appelé *CONLERN*.

Ce mécanisme permettrait entre autre à l'enfant de discriminer les différents visages qu'il est amené à rencontrer. Cette hypothèse a été confortée par des études chez des nourrissons âgés de 3 mois en moyenne qui avaient à discriminer la photographie du visage de leur mère présentée parmi des photographies de visage d'étrangères (Bushnell et coll., 1989), ou à discriminer des visages en fonction de la direction du regard (Vecera et Johnson, 1995). Les résultats ont respectivement montré que les nourrissons fixaient plus longtemps le visage de leur mère que celui d'une étrangère, et les visages qui les regardent directement que ceux qui ont un regard détourné. Toutefois, les données demeurent encore insuffisantes pour savoir si ces changements de stratégie de traitement avec l'âge dépendent de mécanismes purement visuels ou de mécanismes attentionnels. L'observation d'une modification au cours des premiers mois du développement de certaines capacités ou compétences cognitives présentes dès la naissance, telles que la discrimination du faciès humain ou encore la catégorisation de sons du langage n'appartenant pas à la langue environnante, est en faveur d'une thèse sélectionniste (Werker et Tees, 1984; Kuhl, 1985).

Les études menées chez les enfants et adolescents confortent également l'existence d'une certaine hétérochronie de développement des capacités perceptives et/ou cognitives jusqu'à l'âge adulte. Les travaux de Carey et son équipe (Carey et coll., 1980; Carey, 1982; Carey et Diamond, 1994; pour revue, Carey, 1981; Flin, 1985; Flin et Dziurawiec, 1989) ont plus particulièrement examiné l'évolution des stratégies de traitement des visages (analytique ou holistique) en fonction de l'âge. En utilisant un paradigme d'inversion faciale, ces auteurs ont montré qu'il existait une évolution non linéaire des capacités à traiter les visages. Leurs résultats ont indiqué un effet d'inversion faciale qui augmenterait jusqu'à l'âge de 10 ans, déclinerait entre 11 et 12 ans, et progresserait de nouveau vers l'âge de 14/15 ans jusqu'à atteindre les performances obtenues par les adultes. Ces observations ont été interprétées comme un changement de stratégie avec l'âge.

Les enfants utiliseraient tout d'abord une stratégie analytique pour traiter les visages, stratégie qui atteindrait progressivement ses limites et serait alors remplacée par une stratégie de traitement global plus efficiente. Cette interprétation est toutefois controversée par des résultats montrant, d'une part, que l'utilisation d'une stratégie de traitement analytique des visages perdure chez l'adulte (Sergent, 1989), et d'autre part, que les enfants sont capables d'encoder holistiquement les visages dès l'âge de 6 ans (Carey et Diamond, 1994).

Ces modifications de performances avec l'âge dans le traitement facial peuvent également être discutées en terme d'expertise : le sujet humain pourrait devenir progressivement, au fil de ses expériences, un expert dans la perception des stimuli faciaux. Cette hypothèse sera développée dans le paragraphe suivant.

2.4 Remise en cause d'une spécificité liée au traitement facial

Il est intéressant de s'interroger sur la particularité tant physique (classe de stimuli particulièrement homogène sur le plan structural) que fonctionnelle (importance psychosociale dès la naissance) des stimuli faciaux. En d'autres termes, les visages constituent-ils une catégorie particulière de stimuli impliquant des systèmes de traitement différents de ceux impliqués pour les autres catégories d'objets, et si tel était le cas, en quoi diffèrent-ils ? La pertinence de la classe des visages pour l'Homme dépend de multiples facteurs. Un premier facteur serait relatif à leur importance relationnelle et à la quantité d'informations qu'ils véhiculent (émotionnelle, socio-professionnelle, etc.). Les visages constituent une classe de stimuli avec lesquels l'Homme interagit, dès sa naissance, de façon privilégiée. Un second facteur dépendrait du fait que la classe des visages comporte un nombre important de stimuli particulièrement homogènes sur le plan configurationnel impliquant de ce fait une discrimination intracatégorielle, ou une reconnaissance d'exemplaires à l'intérieur d'une catégorie, davantage qu'une discrimination interclasses, tel que cela peut être le cas pour les autres objets (fruits, voitures, bâtiments, etc.).

Bien que l'objet visage présente des caractéristiques établies très homogènes, c'est-à-dire deux yeux situés symétriquement au-dessus d'un nez lui-même disposé verticalement en position centrale au-dessus d'une bouche horizontale, il existe des variations très fines permettant de discriminer un visage parmi des centaines d'autres. Ces variations reposent essentiellement sur des relations configurales de 'second ordre'. Ainsi, la discrimination d'exemplaires à l'intérieur de la classe des visages semble dépendre des informations configurales contenues dans le visage, à savoir des relations spatiales entre les traits faciaux ou relations de second ordre. L'Homme semblerait donc avoir développé une habileté particulière, ou une expertise, à détecter les déviations métriques propres à chaque configuration faciale. Si les calculs catégoriels (arrangement spatial des traits: 'au-dessus de', 'à droite de', etc.) permettent de différencier les classes d'objets entre elles, les calculs métriques (longueur des traits et distance entre eux) permettent de distinguer un objet particulier (le visage d'un ami) à l'intérieur d'une classe. Les particularités tant physiques que fonctionnelles liées à la classe des visages rendent malaisée l'étude de la spécificité de traitement pour cette catégorie d'objets étant donné la difficulté à trouver ou à construire des stimuli comparables du point de vue de leur pertinence (Bruyer, 1994; George, 1997).

Certaines études ont cependant abordé la question d'une spécificité de traitement en lien avec un certain niveau d'expertise progressivement acquis. Chez le primate, par exemple, des études ont montré que les neurones visuels du cortex inféro-temporal généraient des réponses sélectives à la suite d'un processus d'apprentissage lié à la reconnaissance d'objets complexes (patterns visuels bidimensionnels, visages, parties du corps, etc.) sans signification pour l'animal avant l'apprentissage (Miyashita, 1988; Miyashita et Chang, 1988; Miyashita, 1993; Logothetis et coll., 1995; pour revue, Thorpe, 1994).

Chez l'Homme, l'hypothèse d'un certain niveau d'expertise dans la discrimination d'exemplaires à l'intérieur d'une catégorie de stimuli aussi complexe et homogène que

celle des visages a été testée chez des populations d'individus devenus experts dans un domaine, tel que la graphologie, l'ornithologie, l'élevage de certaines espèces d'animaux, ou encore les collections diverses et variées de voitures, d'espèces florales, etc. Il a été montré, par exemple, que la discrimination de chiens d'une race donnée était aussi perturbée que celle de visages humains en présentation inversée chez des éleveurs de chiens, cet effet d'inversion n'ayant pas été observé chez une population contrôle non experte en élevage canin (Diamond et Carey, 1986). Des résultats similaires à ceux obtenus par Diamond et Carey (1986) ont par ailleurs pu être observés chez des experts en graphologie comparativement à des novices en analyse d'écriture manuscrite (Bruyer et Crispeels, 1992), ou encore chez des sujets asiatiques comparativement à des sujets européens dans un paradigme d'inversion manipulant des visages de l'une ou l'autre race (Rhodes et coll., 1989; pour revue, Carey et Diamond, 1977; Nachson, 1995; Farah et coll., 1998). L'ensemble de ces résultats conforte l'existence d'une expertise d'analyse et d'une certaine habileté à discriminer des exemplaires à l'intérieur d'une catégorie d'objets autre que celle des visages, habileté qui est supposée, par ces auteurs, acquise et non innée. Il convient également de citer les études fort intéressantes d'Isabel Gauthier et collaborateurs, qui remettent en question l'idée d'une spécificité de traitement liée aux stimuli faciaux au profit d'une expertise d'analyse (Gauthier et coll., 1997, 1998, 1999a, 2000a,b,c; Gauthier et Tarr, 1997; Rossion et coll., 2000; Gauthier et Tarr, 2001; pour revue, Tanaka et Gauthier, 1997; Gauthier et coll., 1999b; Gauthier et Logothetis, 2000). L'intérêt majeur de ces études réside dans l'utilisation de plans expérimentaux astucieux permettant de comparer les mécanismes de traitement mis en jeu dans la perception faciale à ceux impliqués, à niveau d'analyse équivalent (c'est-à-dire subordonné), dans la discrimination de stimuli artificiellement construits avec une configuration aussi complexe que celle des visages, mais, à la différence de ces derniers, ayant été nouvellement appris.

Une série d'expériences réalisées en imagerie fonctionnelle cérébrale a plus particulièrement examiné l'influence des niveaux de catégorisation induits par les tâches. Les résultats ont montré que le traitement visuel supplémentaire nécessaire pour analyser une image à un niveau subordonné ou intracatégoriel (par exemple 'pélican'), comparativement à une analyse de bas niveau ou intercatégorielle (par exemple 'oiseau'), activerait les mêmes aires du système ventral (gyri fusiforme et temporal inférieur) que celles supposée être spécifiquement activées pour le traitement des visages (Haxby et coll., 1994; Puce et coll., 1995; Kanwisher et coll., 1997). Ces résultats ont été répliqués par Gauthier et collaborateurs dans plusieurs études en IRM fonctionnelle manipulant différentes classes d'objets (Gauthier et coll., 1997; Gauthier et coll., 2000a, 2000b, 2000c).

Parallèlement à cette série d'expériences, Gauthier et son équipe ont conduit un second ensemble d'études comportementales puis neurophysiologiques examinant plus en détail les notions d'expertise et de traitement configural, attribuées de façon spécifique à la classe des visages. Des sujets ont été entraînés à devenir des 'experts' dans la discrimination d'objets tridimensionnels virtuels appartenant à une nouvelle 'espèce', appelée *Greebles* (Figure 20). Cette nouvelle 'espèce' contient 60 individus différents répartis en cinq 'familles' et deux 'genres'. Tous les *Greebles* présentent la même

configuration spatiale, c'est-à-dire qu'ils sont orientés verticalement et constitués de différentes parties saillantes. Des différences subtiles sur l'orientation et/ou les relations métriques et combinatoires entre ces différentes parties permettent de discriminer un exemplaire à l'intérieur de la catégorie (Gauthier et Tarr, 1997a; Gauthier et coll., 1998, 1999a). Une étude conduite en IRM fonctionnelle a montré que les régions cérébrales supposées être spécifiquement impliquées dans le traitement des visages sont plus fortement activées au cours d'une tâche de perception passive des *Greebles* chez des sujets devenus experts dans la discrimination de ces nouveaux 'objets' que chez des sujets novices.

Une augmentation de l'activation a été observée dans les régions temporales droites lors de tâches d'appariement de *Greebles* et de visages seulement lorsque les stimuli sont présentés à

l'endroit (Gauthier et coll., 1999b). Pour conclure, l'ensemble de ces résultats remet fortement en cause l'hypothèse selon laquelle il existerait des modules de traitement spécifiques aux visages. Ils témoignent davantage de l'existence de mécanismes cérébraux en partie communs pour le traitement des visages et celui d'autres catégories d'objets partageant les mêmes dimensions que les stimuli faciaux, c'est-à-dire une organisation configurationnelle (interaction entre les parties constitutives de l'objet), un grand nombre d'exemplaires intracatégoriels, une importance psychosociale, et une expertise liée à leur traitement.

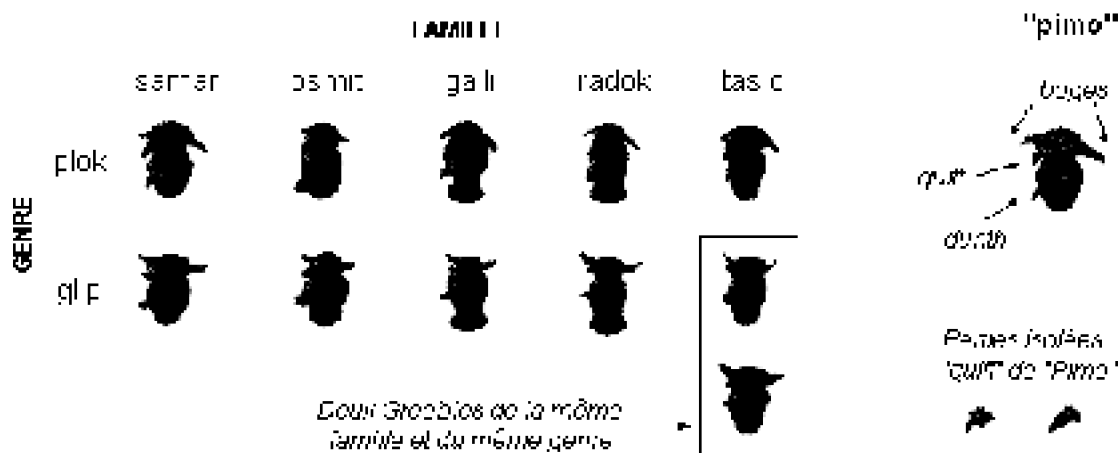


Figure 20. Exemples des stimuli 'Greebles' construits par Gauthier et son équipe. Ces nouveaux 'objets' tridimensionnels sont constitués de différentes parties, désignées par des pseudo-mots sans signification, et présentent tous une organisation configurationnelle. Les Greebles sont répartis en cinq 'familles' (colonnes) en fonction de la forme de leur 'corps', et deux 'genres' (lignes) selon l'orientation (vers le haut/bas) des parties qui les constituent (d'après Gauthier et Tarr, 1997).

3. Des agnosies visuelles particulières

Avec l'apparition du courant des neurosciences cognitives, les objectifs de la

neuropsychologie ont évolué. La neuropsychologie vise désormais à mieux comprendre les mécanismes neurophysiologiques et la connectivité neuronale sous-tendant les différentes fonctions cognitives. En mettant l'accent sur l'étude de la signification des troubles, l'approche cognitive en neuropsychologie tente de tirer parti des déficits consécutifs aux atteintes cérébrales dans le but de comprendre l'organisation et le fonctionnement des processus mentaux chez le sujet sain. Il faut toutefois rester prudent sur les interprétations théoriques : d'une part, une zone corticale lésée ne signifie pas qu'elle est le siège de la fonction déficitaire mais seulement que son intégrité est nécessaire à la réalisation de cette fonction, d'autre part l'intégrité structurale d'une région d'un cerveau qui est par ailleurs lésé ne garantit pas son intégrité fonctionnelle. Cette prudence est d'autant plus nécessaire que les travaux issus de la neuropsychologie cognitive sont essentiellement fondés sur l'analyse de cas individuels, soulevant ainsi le problème de la légitimité d'utilisation des données issues d'observations individuelles pour élaborer des modèles cognitifs à portée plus générale (pour revue, Seron, 1993).

La nouvelle approche de la neuropsychologie cognitive appliquée au traitement des mots et des visages a largement contribué, d'une part à spécifier les opérations cognitives qui composent les processus complexes de lecture et de reconnaissance faciale chez les sujets normaux, d'autre part à éclairer le débat relatif aux spécialisations fonctionnelles hémisphériques. Nous définirons donc rapidement le concept d'agnosie visuelle avant d'en présenter une distinction en deux grandes catégories : les agnosies aperceptives et associatives. Nous exposerons ensuite les travaux de neuropsychologie cognitive sur les troubles de la lecture, en examinant les différentes formes de dyslexie, et sur la reconnaissance des visages, en décrivant une forme d'agnosie visuelle particulière, la prosopagnosie.

3.1 Le concept d'agnosie visuelle

Le concept d'agnosie visuelle, issu de l'observation clinique, fait référence à une incapacité que présentent certains patients atteints de lésions cérébrales à reconnaître des objets par la vue alors que leurs fonctions visuelles élémentaires sont intactes (perception des contrastes, des couleurs, des contours, de la profondeur, etc. préservée). Ces patients sont par ailleurs capables d'identifier sans délai n'importe quel objet par tout autre canal sensoriel, autre que le canal visuel ; ils peuvent en démontrer l'usage et aisément en donner le nom.

Décrite pour la première fois par Lissauer (1890), l'agnosie visuelle est fréquemment accompagnée de troubles variés, tels que des troubles de reconnaissance des couleurs, des visages, ou du langage écrit. La sémiologie des agnosies visuelles a permis de dissocier les traitements sensoriels élémentaires des traitements plus élaborés de l'information visuelle, tels que ceux impliqués dans les processus d'identification et de dénomination des objets, des mots, des visages, ou des couleurs. Il semble donc que les lésions cérébrales associées aux agnosies visuelles soient distinctes de celles qui génèrent des dysfonctionnements au niveau des traitements sensoriels élémentaires permettant l'encodage des caractéristiques physiques de bas niveau des stimuli, telles que les fréquences spatiales, les lignes, les orientations, les terminaisons, etc.

Les critères traditionnellement retenus pour identifier un trouble comme agnosie visuelle sont les suivants :

incapacité à reconnaître certains stimuli présentés en modalité visuelle ;

incapacité limitée à la seule modalité visuelle, les stimuli pouvant être identifiés et dénommés lorsqu'ils sont présentés dans un autre canal sensoriel ;

traitements visuels élémentaires intacts ;

absence de troubles majeurs dans les autres fonctions cognitives complexes, telles que la production et la compréhension du langage parlé, la mémoire, les capacités intellectuelles, etc.

Les nombreux cas cliniques d'agnosie visuelle ont également permis de discuter le rôle de chacun des hémisphères dans les traitements perceptifs de haut niveau. Ces observations semblent conforter l'existence d'une décomposition des fonctions cognitives complexes en sous-opérations pouvant être effectuées en parallèle dans chacun des deux hémisphères cérébraux (pour revue, Signoret, 1986; Bruyer, 1994; Cambier, 1995). La description princeps des agnosies visuelles selon Lissauer à la fin du siècle dernier faisait référence à une distinction, plutôt grossière, des agnosies en deux grandes classes, cette distinction bien que révisée et quelque peu affinée est encore largement utilisée de nos jours.

3.2 Deux grandes classes d'agnosies visuelles

La distinction entre agnosies aperceptives et agnosies associatives (Lissauer, 1890; pour revue, Farah, 1990) repose sur le postulat de base suivant : la construction d'une représentation structurée de l'objet est un préalable nécessaire à l'accès à sa signification. De façon générale, les agnosies aperceptives résulteraient, selon Lissauer, de déficits sévères dans les traitements perceptifs bien que les étapes sensorielles élémentaires soient préservées. Les patients souffrant d'agnosie aperceptive sont généralement incapables de reconnaître les objets en raison d'une représentation tridimensionnelle de l'objet perçue inadéquate. Les agnosies associatives correspondraient à des troubles de reconnaissance des objets liés à un déficit d'association entre la représentation perceptive dérivée de l'objet et les informations fonctionnelles et sémantiques stockées en mémoire. Les patients souffrant d'agnosie associative encodent généralement correctement l'objet d'un point de vue perceptif mais sont incapables d'accéder aux informations qui lui sont associées, et sont donc bien souvent incapables de le dénommer et d'en déduire sa fonction.

La classe des agnosies aperceptives présente divers types de pathologies au sein desquels il est souvent difficile d'isoler des cas d'agnosie aperceptive pure. Les patients sont généralement très perturbés dans leur vie quotidienne par la difficulté à identifier les

objets familiers en raison d'une évaluation très locale et séquentielle des formes. Confronté à un objet qu'il ne peut saisir, le patient procède à un traitement systématique et sériel de ses dimensions, sa texture, sa brillance, sa couleur, etc., mais est incapable d'en appréhender sa forme globale. En phase de test, ces patients effectuent habituellement des copies serviles de dessins qui leur sont présentés car ils ne peuvent traiter que des fractions très locales de l'image ; ils ne peuvent ni s'affranchir d'une discontinuité dans une ligne, ni traiter un tracé en pointillés ou encore analyser des changements de direction induits par des superpositions de traits. En dépit d'un grand nombre de documents anatomo-cliniques, il a été montré que les lésions corticales entraînant ce type d'agnosie visuelle sont généralement diffuses (région corticale postérieure), bilatérales, se prêtant ainsi mal aux corrélations (Cambier et coll., 1980; Champion et Latto, 1985; Farah, 1990).

D'autres cas décrivant une perception visuelle morcelée ont été classés sous le syndrome de simultagnosie (ou asimultagnosie). Contrairement aux patients souffrant d'agnosie aperceptive au sens strict, les patients simultagnosiques sont capables de discerner une forme même lorsqu'elle est figurée en pointillés ou en lignes discontinues. En revanche, leur capacité à percevoir en même temps plusieurs objets, ou différentes parties d'un même objet ou d'une même scène visuelle, est déficiente : Hécaen et de Ajuriaguerra (1954) ont décrit le cas d'un patient incapable de voir en même temps la flamme du briquet et l'extrémité de sa cigarette. La simultagnosie, considérée comme une des composantes du syndrome de Balint (paralysie psychique du regard et ataxie optique), est classiquement associée à une impossibilité à accéder à la signification d'une scène ou d'un objet complexe dont chaque partie est malgré tout correctement identifiée (Luria, 1959; Coslett et Saffran, 1989).

Les lésions entraînant ce type de syndromes peuvent être bilatérales dans les régions pariéto-occipitales, ou unilatérales gauches dans la région temporo-pariétale inférieure, respectivement pour les simultagnosies dorsales et ventrales. Un patient souffrant de simultagnosie dorsale localise très mal des objets dans l'espace, tandis qu'un patient atteint de simultagnosie ventrale, s'il dispose d'un temps suffisamment long, est capable de percevoir plusieurs objets en parallèle. Ces différentes formes d'agnosies aperceptives pourraient provenir d'une déficience dans les opérations perceptives de groupements d'éléments (Farah, 1990), ou de déficits attentionnels (Posner et coll., 1984, 1987). Il est toutefois intéressant de noter que dans la plupart des cas les agnosies aperceptives présentent des troubles associés de prosopagnosie et/ou d'alexie sans agraphie.

Les agnosies associatives, contrairement aux agnosies aperceptives, ne sont pas liées à des désordres d'ordre perceptif mais à une impossibilité à accéder aux informations sémantiques associées à l'objet visuellement présenté. Trois grandes formes d'agnosies visuelles associatives peuvent être distinguées. Dans l'agnosie associative stricto sensu, les patients sont incapables d'identifier des objets familiers (les dénommer ou indiquer leur usage) lorsque ceux-ci leur sont présentés visuellement, mais ils n'ont aucune difficulté d'identification lorsque les objets sont présentés dans un autre canal sensoriel (toucher, bruit caractéristique, définition verbale). Cette forme d'agnosie associative résulte généralement de lésions bilatérales dans les régions

temporo-occipitales inférieures. Elle est également associée à plusieurs autres troubles, tels que la prosopagnosie, l'achromatopsie et parfois l'alexie pure (Gomori et Hawryluck, 1984; McCarthy et Warrington, 1986; Riddoch et Humphreys, 1987; Farah, 1991). Une seconde forme d'agnosie visuelle associative est dite multimodale : les troubles de reconnaissance des objets ne se limitent pas uniquement à la modalité visuelle, même si les erreurs dans cette modalité prédominent par rapport aux erreurs tactiles ou auditives.

L'agnosie multimodale est généralement associée à une dégradation de la sémantique verbale, une anomie des couleurs et des visages (sans prosopagnosie), et à une alexie pure (ou alexie sans agraphie). Des lésions ischémiques situées à proximité de l'artère cérébrale postérieure gauche pourraient être à l'origine de ces troubles (De Renzi et coll., 1987). Enfin, une troisième forme d'agnosie associative a été décrite sous les termes d'aphasie optique : les patients perçoivent correctement les objets, sont capables de les reconnaître sans difficulté, c'est-à-dire qu'il peuvent mimer leur utilisation, effectuer des classifications sémantiques, mais sont incapables de les dénommer. Les observations anatomo-cliniques attribuent ce trouble à des lésions conjointes du cortex occipital et du splénium du corps calleux : les aires associatives temporo-occipitales de l'hémisphère gauche, bien qu'anatomiquement intactes, seraient alors privées de toute information visuelle (Lhermitte et Beauvois, 1973).

Certains auteurs ont par ailleurs proposé un fractionnement des agnosies visuelles associatives selon des catégories particulières d'objets. Par exemple, Warrington et collaborateurs ont suggéré une distinction vivant/non vivant en rapportant des cas de patients souffrant d'agnosie pour les objets artificiels, ou non vivants, et ceux de patients présentant le profil inverse (Warrington et McCarthy, 1983; Warrington et Shallice, 1984). D'autres formes spécifiques d'agnosie visuelle associative concernent les troubles du langage écrit et la reconnaissance des visages (pour revue, Bruyer, 1994; Cambier, 1995). Ces formes particulières d'agnosie visuelle seront présentées en détail dans les deux paragraphes suivants.

3.3 Des formes d'agnosie visuelle particulières pour les mots : les dyslexies

Le travail original de Marshall et Newcombe (1973) sur les troubles de la lecture a été le premier à proposer une analyse psychologique des dyslexies, ou alexies acquises.

Jusqu'alors, l'origine des perturbations du langage écrit reposaient essentiellement sur des critères d'absence de causes directes de difficultés d'apprentissage : selon la *World Federation of Neurology* (1968), le diagnostic de dyslexie ne relève pas de déficits sensoriels, de retards mentaux, d'une psychose, d'un environnement socio-culturel défectueux, ou d'une fréquentation scolaire insuffisante. Toutefois, les difficultés sont spécifiques au matériel écrit et ne semblent pas affecter d'autres domaines de compétences. Les capacités globales d'apprentissage ne sont pas altérées, contrairement à des cas de "retard simple" en lecture. Les travaux de Marshall et Newcombe ont permis d'amorcer un changement dans la manière d'envisager les causes responsables des déficits de lecture. Divers types d'arguments ont alors été accumulés, les uns en faveur d'une cause neurologique de la dyslexie (altération d'une structure cérébrale), les autres mettant l'accent sur les liens entre une anomalie neurobiologique et des troubles cognitifs

associés aux processus d'apprentissage. Le diagnostic de dyslexie fait référence à un déficit sévère et durable de l'acquisition de la lecture. Dans le cadre de la démarche anatomo-clinique classique, les tentatives de description des dyslexies étaient largement inspirées de la linguistique structurale et dépendaient principalement de la nature du matériel langagier dont l'analyse était déficiente, à savoir la lettre ("dyslexie littérale"), le mot ("dyslexie verbale"), ou la phrase ("dyslexie phrastique"). Cette classification a perduré jusqu'aux travaux de Marshall et Newcombe (1973) qui ont analysé les erreurs produites en lecture chez des patients alexiques et proposé une nouvelle classification des dyslexies en fonction de trois types d'erreurs : les erreurs de nature visuelle, celles qualifiées de sémantiques, et les erreurs portant sur les conversions grapho-phonétiques (graphèmes ambigus et irréguliers). Nous exposerons brièvement trois syndromes dyslexiques les plus généralement observés, à savoir la dyslexie visuelle, la dyslexie de surface ou phonologique, et la dyslexie profonde, et nous limiterons aux formes de dyslexies sans agraphie, en laissant de côté les syndromes d'altération de la lecture associée à une perturbation de l'écriture.

Décrite pour la première fois par Déjérine (1892), la dyslexie visuelle sans agraphie, également appelée cécité verbale pure ou alexie sans agraphie (*word form dyslexia*), correspond à un déficit sélectif de l'extraction de la forme des mots écrits : les patients ne sont apparemment capables de lire un mot qu'après en avoir explicitement traité chacune des lettres, souffrant ainsi d'un ralentissement marqué de la lecture. En revanche, leur capacité à appréhender des formes visuelles complexes autres que des stimuli langagiers est préservée. Ces multiples critères ont permis de considérer l'alexie pure comme une forme d'agnosie visuelle associative propre à la catégorie des mots (Warrington et Shallice, 1980; Patterson et Kay, 1982; Bub et coll., 1989; Reuter-Lorenz et Brunn, 1990; Bowers et coll., 1996a, 1996b; pour revue, Riddoch, 1990). Il a été suggéré que cette forme de dyslexie résulterait de lésions occipitales dans l'hémisphère gauche incluant le splénum calleux. Une telle distribution des sites lésionnels engendrerait un isolement du gyrus angulaire, demeuré par ailleurs intact, et empêcherait le transfert de l'information visuelle verbale vers cette zone du cortex pariétal fondamentale dans la mémoire visuelle des mots écrits (Geschwind, 1965, 1968; Albert, 1975; Hécaen et Albert, 1978; pour revue, Hécaen et Kremin, 1970). Des observations cliniques ultérieures de patients alexiques ont montré l'existence de lésions dans les gyri lingual et fusiforme gauches qui soulignent le rôle critique que pourraient jouer ces zones du cortex temporal dans ce type de syndrome (Bouchard et coll., 1979; Damasio et Damasio, 1983; Friedman et Alexander, 1984; Henderson, 1986; Tramo et coll., 1989; Orgogozo et Péré, 1991).

La dyslexie de surface ou phonologique se caractérise par des difficultés particulières à lire les pseudo-mots ou les mots irréguliers de la langue. Les patients présentant ce type de trouble sont toutefois capables de lire sans difficulté les mots familiers et d'accéder à leur signification (Shallice et Warrington, 1975; Beauvois et Derouesné, 1979; Coltheart et coll., 1983; Snowling et coll., 1986).

Bien que relativement hétérogènes, les tableaux cliniques de dyslexies phonologiques plaident en faveur d'une altération sélective de la procédure d'assemblage dans le modèle de lecture à deux voies de Coltheart (1978). Les lésions cérébrales à l'origine de ce type de perturbations phonologiques sont souvent très étendues et

présentent une grande variabilité inter-individuelle. Cependant, les études anatomo-cliniques montrent qu'elles sont généralement localisées dans la région temporale gauche à la périphérie immédiate de la scissure de Sylvius et peuvent englober différentes zones corticales, telles que l'aire de Wernicke, le cortex insulaire ou le gyrus supra-marginal (Benson et coll., 1973; Cappa et coll., 1981; Damasio et Damasio, 1983; Selnes, et coll., 1985; Shallice, 1988; Posner et Carr, 1992; pour revue, Vanier et Caplan, 1985). L'ensemble de ces observations neuropsychologiques conforte l'existence d'un registre où seraient stockées les formes visuelles globales des mots (Coslett et Saffran, 1989; Bub et Arguin, 1995).

Le troisième groupe de syndromes dyslexiques sans agraphie correspond aux dyslexies profondes dans lesquelles les erreurs prédominantes sont de nature sémantique. La lecture des patients est caractérisée par la production d'erreurs sémantiques appartenant à différentes classes de substitution (exemple de substitution de type catégoriel : papillon/abeille). Ces patients sont capables de lire à voix haute des mots, même irréguliers, mais sont incapables d'accéder à leur sens (pour revue, Coltheart, 1980). Les difficultés lexico-sémantiques pouvant être très variables, les lésions cérébrales associées à ces déficits sont généralement largement distribuées dans le cortex associatif, et impliquent de façon prépondérante l'hémisphère gauche. Elle peuvent englober différentes zones corticales situées dans les lobes temporaux, pariétaux et frontaux, telles que le gyrus angulaire, les régions inférieure et postérieure du lobe temporal, ainsi que des aires du cortex préfrontal dorsolatéral (Bouchard et coll., 1979; Cappa et coll., 1981; Rubens et Kertesz, 1983; Alexander et coll., 1989; Hart et Gordon, 1990). Certaines lésions ont pu être observées au niveau du cortex préfrontal droit (pour revue, Gainotti, et coll., 1983; Chiarello, 1991).

Les asymétries fonctionnelles cérébrales demeurent une problématique centrale dans l'étude des processus de lecture. Les observations de patients commissurotomisés (Gazzaniga et coll. 1979; Sidtis et coll., 1981a, 1981b; Gazzaniga et coll., 1982; Baynes et coll., 1992; Reuter-Lorenz et Baynes, 1992; pour revue, Gazzaniga, 1983; Zaidel, 1990) et cérébro-lésés droits (Kinsbourne et Warrington, 1962; Boller, 1968; Joannette et coll., 1983; Chiarello et Church, 1986; Cappa et coll., 1987; Goulet et coll., 1989) ont permis d'examiner les capacités de traitement linguistique de l'hémisphère droit et ainsi de remettre en cause l'existence d'une dominance exclusive de l'hémisphère gauche pour le traitement du matériel langagier. L'observation d'une forme de dyslexie périphérique, telle que la dyslexie par négligence, survenant dans un cadre plus général de trouble spatial et se manifestant par une difficulté à traiter l'information verbale située dans l'hémichamp visuel gauche le plus souvent, a également contribué à spécifier le rôle de chaque hémisphère dans les activités de lecture (McGlinchey-Berroth et coll., 1996; pour revue, Riddoch, 1990; Riddoch et coll. 1990). L'ensemble de ces observations cliniques a montré qu'il existait des capacités hémisphériques droites pour le langage, notamment celles relatives à la lecture de mots ou de lettres et à l'analyse lexico-sémantique. Cependant, la grande variabilité des observations ainsi que la probabilité d'une réorganisation fonctionnelle cérébrale chez ces patients ne permettent pas d'établir un modèle cohérent sur la localisation fonctionnelle des processus langagiers chez les sujets neurologiquement sains. Ces observations permettent toutefois de poser la question de

l'existence d'un lexique mental fonctionnellement indépendant dans l'hémisphère droit (Gazzaniga et Hillyard, 1971; Zaidel, 1978; Coltheart, 1980; Patterson et Besner, 1984; Schweiger et coll., 1989; pour revue, Baynes et Gazzaniga, 1988; Ellis et coll., 1988; Baynes, 1990). Elles s'opposent par ailleurs au dogme très «phrénologique» qui fonde la spécialisation langagière de l'hémisphère gauche sur une asymétrie anatomique cérébrale localisée au niveau de la région sylvienne postérieure, incluant le *planum temporale* dans la région de Wernicke (pour revue, Witelson, 1983; Geschwind et Galaburda, 1984; Habib, 1989).

3.4 Une forme d'agnosie visuelle particulière pour les visages : la prosopagnosie

Comme les troubles de lecture, ceux de la reconnaissance des visages ont fait l'objet d'une attention particulière des neuropsychologues en raison de leur caractère particulièrement invalidant en société. La prosopagnosie (du grec *Prosôpon*: *Visage* et *a-Gnosis*: *Ne pas savoir*) a été initialement décrite par Bodamer (1947). Il s'agit d'un trouble rare caractérisé par l'impossibilité d'identifier un visage connu ou d'éprouver un quelconque sentiment de familiarité, que ce visage soit celui d'un membre de la famille ou d'un ami, d'une personne publique célèbre, ou même son propre visage. Les patients prosopagnosiques s'avèrent, dans la majorité des cas, incapables de mémoriser de nouveaux visages (Blanc-Garin, 1984). En revanche, ils ont préservé la capacité de reconnaître les personnes qui leur étaient auparavant familières, à partir de leur voix, leur démarche ou leur nom (Tippett et coll., 2000). Ces observations ont conduit à distinguer deux classes de prosopagnosies analogues à celles proposées par Lissauer pour les agnosies visuelles : les prosopagnosies aperceptives et les prosopagnosies associatives (pour revue, Hécaen, 1981; De Renzi, 1986; Poncet et Ferreira, 1995; Bruyer, 2000). La distinction entre ces deux types de troubles repose sur la présence ou non d'un déficit au niveau de l'élaboration des représentations structurales faciales. La prosopagnosie aperceptive est caractérisée par une déficience au niveau de l'encodage structural des visages empêchant de ce fait toute activation ultérieure, tandis que la prosopagnosie associative correspondrait à un déficit d'accès aux représentations faciales stockées en mémoire, toute capacité d'analyse perceptive des visages étant par ailleurs intacte. Selon la définition de Bodamer (1947), les troubles de la reconnaissance des visages présentant une atteinte des connaissances sémantiques sur la personne (accès au visage par une autre modalité d'entrée) sont exclus du cadre des prosopagnosies de type associatives.

Ces troubles, bien que rares, sont qualifiés d'agnosie sémantique, ou de prosopagnosie sémantique (Signoret, 1986) ; leur apparition est généralement associée à des processus dégénératifs ou des encéphalites herpétiques (Warrington, 1975; Hodges et coll., 1993; Bruyer et van der Linden, 1995; Greene et Hodges, 1996; Moreaud et coll., 1996).

La distinction clinique entre prosopagnosie aperceptive et prosopagnosie associative repose le plus souvent sur la présence ou l'absence de reconnaissance implicite, ou non consciente, des visages familiers. Bauer (1984) fut le premier à utiliser l'enregistrement de réponses physiologiques périphériques (réactions électrodermales) comme indice de la reconnaissance implicite de visages familiers, jugés inconnus par le patient : la réponse

électrodermale était significativement plus importante pour la présentation d'un visage familier associé à son vrai nom que pour celle de ce même visage associé à un nom erroné.

Des résultats similaires ont été observés en enregistrant des réponses physiologiques non plus périphériques mais centrales (potentiels évoqués) chez des patients prosopagnosiques (Debrulle et coll., 1989; Renault et coll., 1989), ou encore des réponses comportementales (Bruyer et coll., 1983; De Haan et coll., 1987, 1992; Young et coll., 1988; Sergent et Poncet, 1990; Sergent et Signoret, 1992a). Cette capacité à traiter différemment, de façon inconsciente, les visages connus et inconnus n'a toutefois été observée que chez les patients souffrant de prosopagnosie associative (Tranel et Damasio, 1985; Young et De Haan, 1988; Wallace et Farah, 1992), ceux atteints de prosopagnosie aperceptive ne témoignant pas d'une reconnaissance implicite des visages familiers (Bauer et Verfaellie, 1986; Newcombe et coll., 1989; Sergent et Villemure, 1989; Young et Ellis, 1989; Etcoff et coll., 1991; pour revue, Bauer, 1986; Bruyer, 1991; De Renzi et coll., 1991; McNeil et Warrington, 1991; Young, 1994; Tranel et coll., 1995).

Les recherches conduites en neuropsychologie cognitive sur les troubles de la reconnaissance des visages examinent avec beaucoup d'attention la co-occurrence de ces troubles avec d'autres symptômes soulevant ainsi la question de la spécificité des traitements mis en jeu dans la reconnaissance des stimuli faciaux. Les cas de prosopagnosie pure sont rares, les tableaux cliniques observés étant généralement très variables (Hécaen et Angelergues, 1962; Rondot et Tzavaras, 1969; Whitely et Warrington, 1977; Damasio, 1985; Sergent et Signoret, 1992b; Schweich et Bruyer, 1993). Les patients souffrant de prosopagnosie ne présentent, en règle générale, pas de détérioration intellectuelle sévère, ni de troubles de la mémoire courante. En revanche, des déficits associés, tels qu'une achromatopsie (Zeki, 1990), une agnosie visuelle sévère pour les objets (Benson et coll., 1974; Ferro et Santos, 1984; McNeil et Warrington, 1991; Feinberg et coll., 1994; Suzuki et Cavanagh, 1995; Suzuki et coll., 1997; de Gelder et coll., 1998; Dixon et coll., 1998), une agnosie spatiale (Newcombe et Russel, 1969; Benton, 1979) ainsi que certains troubles perceptifs de lecture (Farah, 1997; Moscovitch et coll., 1997), ont fréquemment été rapportés. Par ailleurs, certaines études ont montré que les troubles de reconnaissance faciale n'étaient pas limités aux visages humains mais pouvaient également être observés pour des visages d'animaux. Certains patients, éleveurs, présentent en effet des difficultés à reconnaître les animaux appartenant à leur élevage parmi d'autres de la même espèce ("zooagnosie", ou prosopagnosie pour les animaux; Borstein, 1963; Borstein et coll., 1969; Assal et coll., 1984). Des difficultés similaires de discrimination de certains objets familiers (voitures, pièces de monnaie, etc.) appartenant à une même classe ont également été décrites chez d'autres patients (Lhermitte et coll., 1972; Whitely et Warrington, 1977). Ces observations ont conduit certains auteurs à suggérer que la prosopagnosie ne serait pas un déficit sélectif à la catégorie des visages, mais concernerait également tout autre objet visuel complexe, membre d'un groupe dont les exemplaires sont particulièrement nombreux et similaires, et pour lesquels une reconnaissance individuelle mettrait en jeu la mémoire contextuelle et épisodique (Damasio, 1985, 1990; Damasio et coll., 1982, 1990; Kosslyn et coll., 1995;

Gauthier et coll., 1999).

Cette hypothèse n'est toutefois pas unanimement partagée en raison de la description de cas uniques de patients atteints d'une agnosie visuelle a priori limitée aux visages humains familiers (Bruyer et coll., 1983; De Renzi, 1986; McNeil et Warrington, 1993; Farah et coll., 1995a, 1995b; pour revue, Farah, 1996). Pour ce second groupe d'auteurs, la prosopagnosie correspondrait à un trouble spécifique aux stimuli faciaux, cette spécificité étant liée aux propriétés physiques propres à cette catégorie de stimuli. Comparativement aux autres objets visuels, les visages constitueraient une catégorie d'objets non décomposables et particulièrement peu verbalisables, impliquant de ce fait des stratégies de traitement préférentielles reposant essentiellement sur un encodage de type configural (De Renzi et Spinnler, 1966; Benton et Van Allen, 1968; Yin, 1970; Blanc-Garin, 1984; Levine et Calvanio, 1989; Davidoff et Landis, 1990; de Gelder et coll., 1998; Bentin et coll., 1999; de Gelder et Rouw, 2000; Duchaine, 2000; Moscovitch et Moscovitch, 2000).

L'imagerie anatomique cérébrale a permis, d'une part d'approfondir, sans pour autant clore, le débat relatif à une éventuelle spécificité des mécanismes cérébraux mis en jeu dans la reconnaissance des visages, d'autre part d'examiner le rôle respectif de chacun des hémisphères dans le traitement facial. Malgré la grande variété des cas étudiés, les observations convergent toutes vers une localisation occipito-temporale, uni- ou bilatérale, des lésions associées aux troubles prosopagnosiques. Notons qu'un nombre important d'études signale des lésions bilatérales (Warrington et James, 1967; Tzavaras et coll., 1970; Meadows, 1974; Benton, 1980, 1990; Damasio et coll., 1982; Sergent, 1982, 1994; Ettlín et coll., 1992), les lésions unilatérales confinées à l'hémisphère droit étant moins fréquemment rapportées (Newcombe et Russell, 1969; Rapaczynski et Ehrlichman, 1979; Landis et coll., 1986; Michel et coll., 1986, 1989; De Renzi et coll., 1989, 1994; Newcombe et coll., 1989; Sergent et Villemure, 1989).

Même si la question de la prépondérance hémisphérique droite ou gauche, ou la nécessité d'une coopération des deux hémisphères pour traiter les visages n'est toujours pas résolue, il convient de signaler, que jusqu'à présent, aucune étude n'a montré qu'une lésion restreinte à l'hémisphère gauche est suffisante pour entraîner des troubles de reconnaissance faciale (Meadows, 1974). La résolution spatiale qu'offrent les outils actuels d'investigation des cerveaux cérébro-lésés étant jugée parfois insuffisante pour détecter certaines lésions très focales dans l'hémisphère gauche, il est difficile d'affirmer qu'une lésion dans le cortex occipito-temporal inférieur droit peut, à elle seule, être à l'origine des troubles prosopagnosiques. Cette limitation technique n'a toutefois pas empêché d'isoler avec une certaine précision les zones cruciales lésées dans la région occipito-temporale, à savoir les gyri linguaux, fusiformes et parahippocampiques, associées aux troubles prosopagnosiques (Meadows, 1974, Damasio, 1985; Damasio et coll., 1990). Ces lésions ne semblent néanmoins pas caractéristiques des troubles de la reconnaissance des visages puisqu'elles ont également été observées (Damasio et coll., 1982) chez des patients atteints d'agnosie visuelle sévère (lésions bilatérales), d'hémianopsie ou d'achromatopsie (lésions unilatérales droites ou gauches). La proximité immédiate des connexions calleuses avec ces lésions postérieures impose de surcroît une très grande prudence interprétative allant même jusqu'à remettre en cause certaines

conclusions hâtives sur la prépondérance (voire l'exclusivité) hémisphérique droite dans le traitement facial (Figure 21).

Parallèlement aux examens anatomiques dont l'objectif est de localiser les substrats neuronaux à l'origine des troubles, les neuropsychologues procèdent à un examen clinique détaillé dans le but d'isoler des dissociations fonctionnelles. L'observation d'une double dissociation constitue un argument méthodologique puissant pour confirmer l'indépendance fonctionnelle de deux processus cognitifs.

Les nombreuses études menées sur les patients prosopagnosiques (groupes ou cas isolés) ont permis de mettre en évidence des dissociations entre les processus d'identification des visages familiers (accès aux unités de reconnaissance faciale) et les traitements perceptifs permettant, d'une part l'encodage des stimuli faciaux non familiers (Malone et coll., 1982; Davidoff et Landis, 1990; Giovanni et coll., 1995; Rapcsak et coll., 1996), d'autre part les jugements selon l'âge ou le genre (Newcombe et Russel, 1969; Tranel et coll., 1988; De Renzi et coll., 1989; Bruyer et Schweich, 1991; Carlesimo et Caltagirone, 1995). D'autres dissociations ont pu être mises en évidence entre les processus d'identification faciale et ceux impliqués, d'une part dans la lecture labiale (Campbell, 1986, 1992; Campbell et coll., 1986, 1996), d'autre part dans la détection du regard (Campbell et coll., 1990). Si les examens neuro-radiologiques associés à ces différents types de troubles ont montré des lésions focales ou étendues, mais dans tous les cas localisées dans les régions occipito-temporales du cerveau, cela n'a pas été vérifié pour les troubles relatifs à la perception des émotions faciales (Tranel et coll., 1988; Humphreys et coll., 1993; Young et coll., 1993; Sprengelmeyer et coll., 1996). En effet, des lésions supplémentaires ont été décrites dans les régions pariétale inférieure et infracalcarine du cortex médio-occipital droit (pour revue, Adolphs et coll., 1996), dans l'amygdale droite et gauche (Adolphs et coll., 1994; Young et coll., 1996), ou encore dans le cortex préfrontal dorso-latéral, surtout droit (Hornak et coll., 1996; Vignal et coll., 2000).

Malgré l'extrême diversité des cas de prosopagnosies rapportés dans la littérature, l'ensemble des observations issues de la neuropsychologie cognitive conduit clairement à l'hypothèse d'un fractionnement du processus de traitement facial en de nombreuses sous-composantes cognitives dont chacune peut faire l'objet d'une asymétrie fonctionnelle cérébrale particulière. Ces données confortent en partie l'organisation générale du modèle théorique de reconnaissance des visages élaboré par Bruce et Young (1986), stipulant l'existence de modules de traitement distincts en fonction du niveau d'analyse facial.

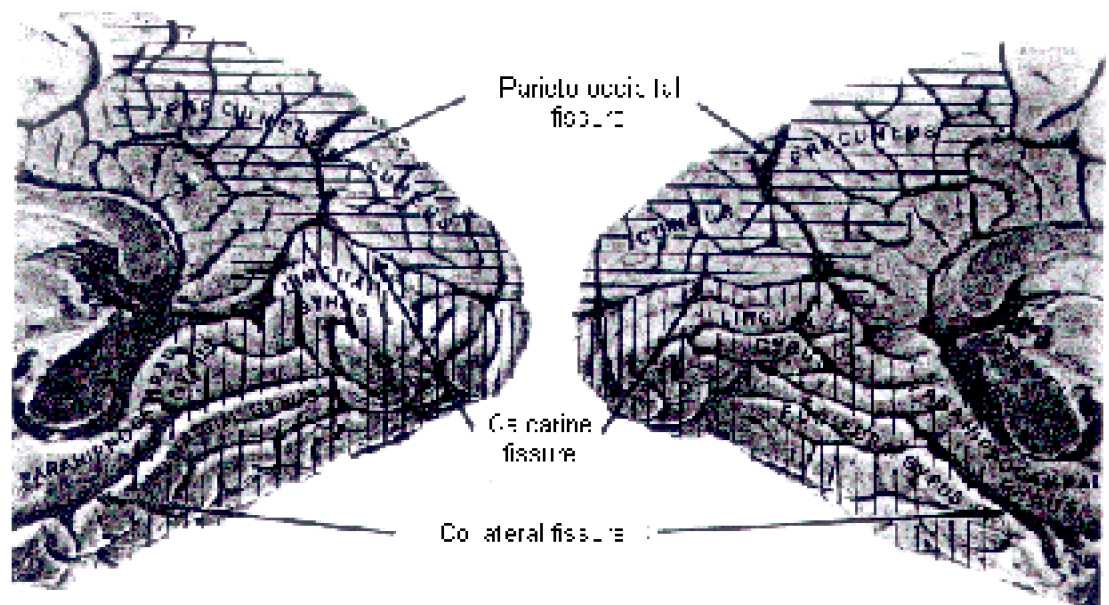


Figure 21. Vues partielles postérieures des hémisphères cérébraux droit et gauche montrant les principaux gyri et les principales scissures. Les hachures verticales indiquent les structures cérébrales lésées chez des patients atteints de prosopagnosie et d'agnosies visuelles sévères (les lésions étant généralement bilatérales, sauf pour les syndromes d'alexie pure où les lésions sont restreintes à l'hémisphère gauche). Les hachures horizontales indiquent les zones lésées chez des patients souffrant d'agnosie visuo-spatiale (d'après Damasio et coll., 1982).

Partie 3 – Corrélats neurophysiologiques du traitement perceptif des mots et des visages

Le traitement des stimuli visuels complexes, tels que les mots ou les visages, met en jeu une grande variété d'opérations perceptuelles et cognitives sous-tendues par des structures cérébrales dotées d'une remarquable efficacité. Comprendre la dynamique d'activation de ces opérations et identifier leurs substrats neurobiologiques constituent un but fondamental des recherches en neurosciences cognitives. Au-delà des opérations sensorielles élémentaires communes à la perception de tout objet visuel, le traitement des mots et celui des visages requièrent-ils des opérations qui leur sont propres ? Ces questions font l'objet de nombreuses études expérimentales chez l'animal et chez l'Homme, la problématique de la lecture ne pouvant toutefois pas bénéficier des travaux chez le singe en raison de l'usage du langage (parole et écriture) propre à l'espèce humaine. Les nouvelles techniques d'imagerie fonctionnelle cérébrale permettent désormais d'étudier le cerveau de l'Homme en action. Associées aux enregistrements électrophysiologiques unitaires ou multi-unitaires chez l'animal, ces différentes approches ont largement contribué à préciser le modèle de fonctionnement des systèmes de traitement de l'information visuelle complexe chez l'Homme.

Seront présentés au cours de cette troisième partie les principaux résultats issus (1) des études électrophysiologiques chez l'animal, (2) des études d'imagerie fonctionnelle cérébrale chez l'Homme en Tomographie par Emission de Positons (TEP) et en Imagerie fonctionnelle par Résonance Magnétique Nucléaire (IRMf), et (3) des études en électrophysiologie fonctionnelle humaine (magnéto-encéphalographie ou MEG, Potentiels Evoqués, ou PE, intracrâniens et de surface), toutes ces études ayant largement contribué à préciser les corrélats neurophysiologiques du traitement perceptif des mots et des visages et à mieux définir la dynamique d'activation des différentes opérations cognitives impliquées.

1. Etude des phénomènes perceptifs spécialisés chez l'animal

Partant de l'hypothèse selon laquelle le cerveau humain et celui du singe présentent des similarités anatomiques et fonctionnelles, un nombre considérable d'études, utilisant des techniques invasives non applicables chez l'Homme, ont permis d'examiner de façon indirecte chez l'animal les processus mis en jeu dans certaines fonctions cognitives complexes humaines. Cependant, même si on a pu montrer des similarités anatomiques entre certaines aires corticales du singe et de l'Homme, l'homologie fonctionnelle entre ces aires n'est pas systématique, et une extrapolation directe des résultats de l'animal à l'Homme reste difficilement acceptable. Malgré cette limitation, le cerveau du singe macaque est devenu un modèle privilégié pour la compréhension des processus mis en jeu dans la perception faciale. En effet, le singe, comme l'Homme, appartient à une espèce sociale dotée d'une aptitude étonnante à reconnaître un grand nombre de congénères, cette aptitude reposant en partie sur la distinction faciale.

Nous présenterons donc d'abord des données électrophysiologiques en faveur d'une certaine spécificité de traitement pour les patterns faciaux chez une espèce animale assez éloignée de l'Homme, l'espèce ovine. Puis, nous discuterons de l'existence de neurones sélectifs aux stimuli biologiques d'une part, et aux visages à proprement parler d'autre part, dans le cortex du singe. Enfin, nous rappellerons brièvement les limites des études menées chez l'animal pour comprendre le fonctionnement du cortex visuel humain.

1.1 Perception des patterns faciaux chez les ovins

L'équipe de Kendrick a conduit un grand nombre d'études sur la perception des patterns faciaux chez le mouton éveillé par des enregistrements multi-unitaires dans différents sites du cortex temporal (pour revue, Kendrick, 1990).

Ces études sont uniques dans le sens où elles sont les seules à prétendre examiner le rôle du cortex temporal dans la reconnaissance faciale chez une espèce non-primate, et à apporter des résultats complémentaires à ceux obtenus chez le singe. Elles permettent par conséquent d'aborder la question du développement de certaines fonctions cognitives de haut niveau, telles que la perception des visages, au cours de l'évolution des espèces. L'ensemble des résultats montre que chez une espèce aussi éloignée de l'Homme qu'est l'espèce ovine, il semble exister des cellules nerveuses dans

le cortex temporal qui répondent de façon sélective aux stimuli faciaux.

Une première étude (Kendrick et Baldwin, 1987) a consisté à enregistrer les réponses de neurones situés dans le cortex temporal des moutons durant la présentation de photographies de visages appartenant à différentes espèces animales, y compris des visages humains. Les enregistrements ont montré des réponses avec des latences globalement inférieures à 180 ms, et variables en fonction des espèces présentées. Le cortex temporal du mouton semble donc organisé en sous-populations neuronales, répondant toutes préférentiellement aux stimuli faciaux comparativement à d'autres classes de stimuli visuels, telles que des objets ou de la nourriture, mais chacune participant au codage de visages d'espèces distinctes. Cette étude a permis de différencier en fonction des taux de décharge des neurones des sous-populations de cellules répondant préférentiellement aux visages avec des cornes (la taille des cornes induisant elle-même des variations dans les réponses), d'autres répondant aux visages d'animaux appartenant à la race ovine, et enfin des sous-populations neuronales codant les visages humains et canins. Les auteurs en ont conclu que les propriétés fonctionnelles des neurones codant les visages dans le cortex temporal du mouton sont pour une majeure partie acquises et non innées puisque des populations neuronales différentes sont impliquées dans le codage des visages d'Hommes ou de chiens et dans celui de visages d'ovins ou d'animaux à cornes.

Il semble donc exister chez les moutons une reconnaissance des visages conspécifiques, alors que la reconnaissance des visages humains ou canins semble être indifféremment effectuée. Ces deux dernières catégories faciales peuvent en effet être considérées comme des cibles visuelles véhiculant une certaine émotion pour l'espèce ovine (source d'un danger potentiel pour l'espèce induisant de la peur).

Des études ultérieures ont par ailleurs montré que certaines populations neuronales du cortex temporal du mouton étaient spécialisées dans le codage des silhouettes humaines, leurs réponses variant en fonction de la posture adoptée (bipédie ou quadrupédie) et des changements de perspective (vue de face ou de dos) et de direction ("aller vers" ou "à l'opposé de"). Ces populations neuronales seraient donc sensibles à la direction des mouvements et déchargeraient davantage lorsque les stimuli, à savoir ici des hommes, se dirigent vers l'animal. La posture adoptée par l'Homme apparaît également importante puisqu'une diminution, voire une absence, des réponses a pu être observée lorsque l'expérimentateur présente des photographies d'Homme à quatre pattes comparativement à une posture humaine habituelle bipédique. L'ensemble de ces résultats conforte l'hypothèse selon laquelle le cortex temporal du mouton joue un rôle important dans la perception et la détection d'indices visuels socialement pertinents pour l'espèce (Kendrick, 1991, 1994).

Une nouvelle méthode applicable chez l'animal, utilisant comme marqueurs de l'activation neuronale les modifications d'expression des protéines ou des ARN messagers, a permis d'accéder à des détails très fins du fonctionnement des tissus nerveux à l'échelle cellulaire. Cette technique nécessite l'observation post-mortem du cortex de l'animal impliqué, juste avant son sacrifice, dans une ou des tâche(s) cognitive(s) pour laquelle (ou lesquelles) il avait été entraîné. Dans des études récentes, Kendrick et collaborateurs ont utilisé cette technique pour examiner le rôle de chacun des

deux hémisphères cérébraux dans la perception des visages chez le mouton.

Ils ont de ce fait présenté des visages de moutons et d'hommes dans un paradigme d'inversion faciale classique en champ visuel divisé. Les résultats ont montré que l'espèce ovine présentait un effet d'inversion plus marqué pour les visages de leur espèce que pour les visages humains. Par ailleurs, l'exposition à des visages présentés à l'endroit, comparativement à une présentation inversée, a entraîné une augmentation significativement plus importante de la quantité des marqueurs étudiés (*c-fos mRNA*) dans le cortex temporal inférieur de l'hémisphère droit que dans celui de l'hémisphère gauche (Broad et coll., 2000; Peirce et coll., 2000, 2001). Ainsi, en dépit de leurs nombreuses interactions avec les hommes, les moutons ne semblent pas témoigner de la même "expertise" de traitement pour les visages humains et pour ceux de leur espèce, cette observation confortant l'hypothèse d'une reconnaissance faciale conspécifique. Différents systèmes neuronaux semblent donc exister dans le cortex temporal du mouton, chacun étant associé à des stratégies particulières de traitement facial : seuls, en effet, les visages de l'espèce ovine semblent bénéficier d'un traitement configural faisant davantage appel aux capacités hémisphériques droites. Enfin, si ces études ont conforté l'existence de "cellules-visages" dans le cortex temporal du mouton, une sélectivité neuronale à d'autres stimuli biologiques que les visages, à savoir certaines parties du corps humains telles que les jambes, les bras, ou les mains, n'a toutefois pas été observée (Kendrick et Baldwin, 1989). Il s'avère alors intéressant de comparer ces résultats à ceux obtenus chez des primates non-humains.

1.2 Des neurones sélectifs au traitement des stimuli biologiques

Si les études menées chez le mouton ont permis de mettre en évidence l'existence de neurones répondant sélectivement à différents types de visages ovins, humains ou canins, comparativement à d'autres catégories d'objets, aucune d'entre elles n'a décrit l'existence d'assemblées neuronales présentant des propriétés de codage sélectif pour des stimuli biologiques complexes autres que les stimuli faciaux.

La recherche de populations neuronales présentant des propriétés de codage sélectif pour les stimuli biologiques plus larges que les visages a été intensément poursuivie chez une autre espèce animale, relativement proche de l'espèce humaine sur l'échelle phylogénétique, à savoir les singes (*MAcaque Rhésus*) éveillés ou anesthésiés.

Une première série d'études a été effectuée par Gross et son équipe au début des années soixante-dix (Gross et coll., 1969, 1972). Alors qu'étaient explorées les propriétés fonctionnelles de cellules dans le cortex strié du singe, une recherche hasardeuse dans le cortex inféro-temporal (IT) a permis à ces auteurs d'isoler des neurones aux champs récepteurs bilatéraux particulièrement larges, qui possédaient des propriétés sélectives remarquables et répondaient préférentiellement à la présentation d'objets visuels complexes. Gross et collaborateurs ont pu accidentellement observer, alors que la plupart des neurones situés dans cette région pouvaient répondre à des figures géométriques simples (barres orientées différemment), une assemblée neuronale qui répondait presque exclusivement à la silhouette d'une patte de singe, son taux de décharge étant plus élevé pour une main de singe que pour une main d'homme. Bien que ces auteurs aient

également signalé quelques cellules répondant préférentiellement aux visages, toute l'attention a été portée sur le neurone "main de singe" ("*monkey-hand*" cell). Une telle découverte alimentait en effet le débat sur la théorie des unités "grands-mères" ou "gnostiques", capables d'effectuer des traitements visuels extrêmement spécialisés (Konorski, 1967). Des enregistrements électrophysiologiques ultérieurs, effectués dans le cortex IT de singes macaques anesthésiés, ont toutefois indiqué la présence de réseaux neuronaux locaux répondant sélectivement à certaines caractéristiques élémentaires des objets visuels (couleur, forme ou texture) confortant ainsi l'existence d'un codage distribué au sein du cortex temporal plutôt qu'un codage sélectif des différentes catégories d'objets complexes par des cellules spécialisées (Saito et coll., 1987; Schwartz et coll., 1983; Desimone et coll., 1984; Tanaka et coll., 1991; Tanaka, 1993; Kobatake et Tanaka, 1994, Tanaka, 1996).

Des études récentes ont cherché à savoir s'il existe des populations neuronales dans le cortex IT qui répondent différemment selon que l'objet est présenté dans sa globalité, ou est partiellement décomposé ou caché (Kovacs et coll., 1995; Vogels et Orban, 1996; Vogels, 1999a, 1999b). Au cours d'une tâche de catégorisation d'images naturelles complexes (arbre/non-arbre), des enregistrements unitaires ont été effectués dans la partie antérieure du cortex inféro-temporal, incluant les aires de la fissure temporale supérieure (*STS: Superior Temporal Sulcus*) et certaines portions du cortex péri-rhinal, chez le singe macaque éveillé. Les résultats ont montré d'une part que certaines populations neuronales dans la partie antérieure du cortex IT répondaient préférentiellement à des parties d'objets ou d'images faiblement segmentées et mélangées comparativement à des objets entiers (Vogels, 1999a), d'autre part qu'environ un quart des neurones enregistrés répondait sélectivement en fonction des catégories d'objets présentés (Thomas et coll., 2001).

Le découpage fonctionnel du cortex IT du singe en sous-populations neuronales chacune codant sélectivement différentes catégories d'objets complexes, ou différentes parties d'objets a été conforté par une série d'observations similaires effectuées avec des stimuli biologiques (Wachsmuth et coll., 1994; Oram et Perrett, 1996; Ashbridge et coll., 2000). L'enregistrement électrophysiologique de neurones situés dans l'aire polysensorielle temporale supérieure (*STP : Superior Temporal Polysensory area*), localisée à proximité de la fissure temporale supérieure (*STS*) dans le cortex inféro-temporal du singe macaque, a en effet révélé l'existence de réseaux neuronaux distincts codant séparément les différentes parties du corps humain, c'est-à-dire la tête isolée du corps et le corps sans la tête (torse, bras et jambes). Alors que ces différentes assemblées neuronales ne participaient pas au codage d'autres objets tridimensionnels complexes (manteaux, chaises, etc.) ou plus simples (cylindres, balles, boîtes, spots, barres, quadrillages, etc.), elles montraient un taux de décharge maximum lorsqu'était présenté un corps entier (tête et corps).

La majorité des neurones testés dans *STP* (90%) s'est également révélée sensible à l'angle de vue : certaines populations neuronales répondant de façon optimale à une présentation de face, d'autres à une présentation de dos, d'autres encore à des vues de profil droit ou gauche (Figure 22).

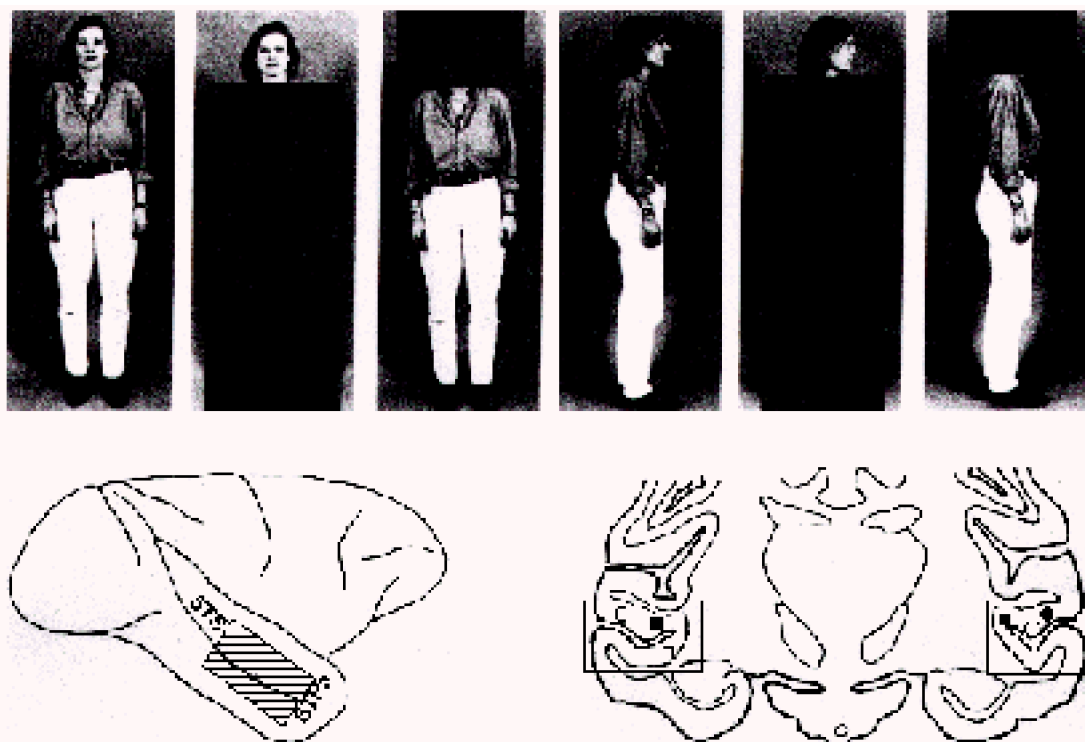


Figure 22. Exemples de stimuli utilisés : corps entier, tête seulement, corps seulement sous différents angles de vue (en haut). Représentations schématiques de la surface de l'hémisphère droit (en bas à gauche) et d'une coupe frontale (en bas à droite) du cerveau du singe macaque. La région hachurée correspond à la partie antérieure de l'aire polysensorielle temporale supérieure (STPa) située de part et d'autre de la fissure temporale supérieure (STS). Les cercles vides indiquent la localisation d'assemblées neuronales répondant préférentiellement aux têtes présentées isolément, les cercles pleins aux corps seuls, les carrés vides aux corps entiers, et les carrés pleins la localisation des sous-populations neuronales répondant indistinctement à ces différents stimuli biologiques (d'après Wachsmuth et coll., 1994).

L'ensemble de ces données chez le singe macaque ont conduit à examiner plus précisément les réseaux neuronaux impliqués dans le codage d'une classe particulière de stimuli biologiques, les visages.

Comme il a été montré qu'il existait dans le cortex IT du singe des sous-populations neuronales codant distinctement les différentes parties du corps humain, est-il possible de mettre en évidence des assemblées neuronales qui répondraient sélectivement à des visages entiers et aux différents traits faciaux qui les constituent ? Par ailleurs, si une telle sélectivité neuronale existe, est-elle anatomiquement limitée au cortex inféro-temporal ou peut-elle également être observée dans d'autres régions corticales du cerveau du singe ? Ces questions seront traitées dans le paragraphe suivant.

1.3 Des neurones sélectifs au traitement des visages

Les premières séries de travaux réalisées chez le singe anesthésié (Bruce et coll., 1981; Desimone et coll., 1984) ou éveillé (Perrett et coll., 1982) ont permis de mettre en

évidence l'existence de neurones spécialisés dans le traitement des visages ("*face-cell*"). La plupart de ces neurones ont été observés dans les régions du gyrus temporal inférieur (cortex IT) ainsi qu'au niveau de la fissure temporale supérieure (STS), avec toutefois une plus grande concentration des "cellules-visages" dans les aires TEm et TPO, respectivement situées dans la partie ventrale du cortex IT et dans la partie supérieure de STS (Figure 23). Ces neurones ne représentent en règle générale qu'environ 10 à 20% des cellules nerveuses de ces différentes régions, et seraient regroupés en colonnes perpendiculaires à la surface du cortex (Perrett et coll., 1982; Baylis et coll., 1987; Gross, 1992; Young et Yamane, 1992; pour revue, Desimone, 1991). Leur latence serait par ailleurs de seulement 80 à 140 ms (latence médiane autour de 100 ms) après l'apparition du stimulus (Robinson et Rugg, 1988; Oram et Perrett, 1992; Rolls, 1992; Tovee et coll., 1993; Rolls et Tovee, 1994; Tovee et Rolls, 1995; Fabre-Thorpe et coll., 1998; Sugase et coll., 1999; Keysers et coll., 2001). Les réponses des neurones sélectifs aux visages ont été décrites comme systématiquement plus importantes pour les stimuli faciaux que pour tout autre type de stimulus (mains, brosses, formes tri- ou bi-dimensionnelles, signifiantes ou non, et parfois à forte charge émotionnelle).

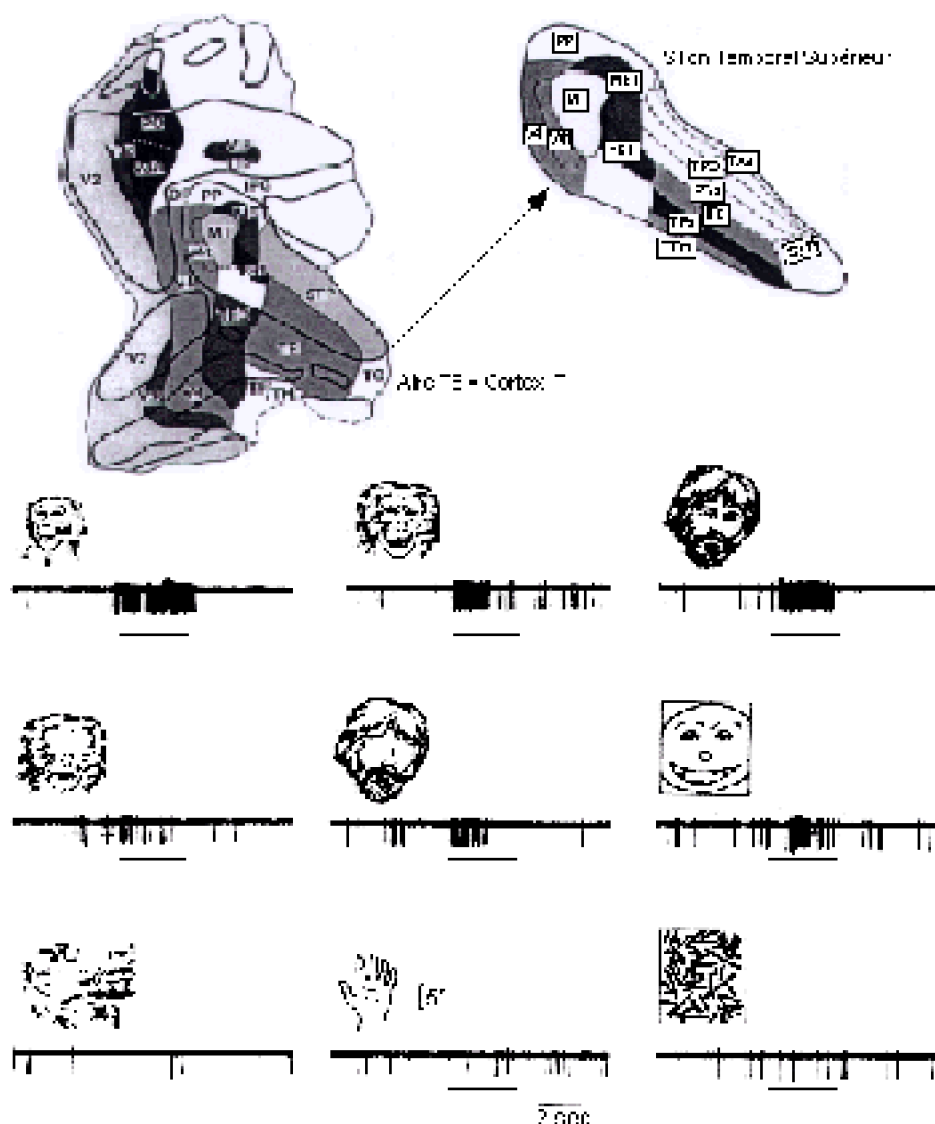


Figure 23. Représentation aplatie des aires visuelles des lobes occipital, temporal et pariétal chez le singe macaque (d'après Desimone, 1991). Réponses d'un neurone situé dans l'aire polysensorielle supérieure (STP) du cortex inféro-temporal (IT). Ce neurone répond préférentiellement aux dessins de visages de singes et d'hommes (taux de décharge les plus importants, 1^{ère} ligne), les visages sans yeux et les caricatures de visage générant des réponses plus faibles (2^{ème} ligne). En revanche, ce neurone ne répond pas à des dessins de visages mélangés, de mains ainsi qu'à des patterns de traits sans signification (3^{ème} ligne, d'après Bruce et coll., 1981).

Il a par ailleurs été montré que les visages présentés sans les yeux ou sous forme de caricatures génèrent des réponses avec des amplitudes moins grandes (Bruce et coll., 1981; Baylis et coll., 1985; Saito et coll., 1986; pour revue, Desimone, 1991; Figure 23). La majorité des "cellules-visages" enregistrées ont des réponses qui varient peu ou pas en fonction de la taille, de la couleur, du contraste (fréquences spatiales), ou de l'orientation (dans un plan horizontal) des stimuli (Perrett et coll., 1982; Desimone et coll., 1984; Rolls et Baylis, 1986; Hasselmo et coll., 1989b; Yamane et coll., 1990). Ces

“cellules-visages” ne sont généralement pas activées par des stimuli faciaux dont les composantes internes sont mélangées, et leur réponse est plus faible lorsqu'un trait facial est présenté isolément ou une composante interne du visage masquée (Perrett et coll., 1982, 1988; Desimone et coll., 1984; Rolls et coll., 1994). Ces résultats ont conforté l'hypothèse d'un encodage configural global des stimuli faciaux.

Bien que ces neurones aient été appelés d'une façon générique “cellules-visages”, en raison de leur réponse sélective et maximale à des représentations globales de visages, il semble exister des sous-populations neuronales qui répondent plus spécifiquement à certains traits faciaux, tels que la bouche, les cheveux, et en particulier les yeux (Bruce et coll., 1981; Perrett et coll., 1982; Desimone et coll., 1984; pour revue, Perrett et coll., 1987; Nahm et coll., 1997), avec des cellules sensibles à la direction du regard (Perrett et coll., 1985, Campbell et coll., 1990; Heywood et Cowey, 1992). D'autres études ont montré l'existence d'assemblées neuronales distinctes codant séparément les différents angles de vue des visages (rotation de la tête dans un plan tridimensionnel) : certaines assemblées répondraient préférentiellement à des vues de face impliquant des regards directs, d'autres à des vues de profil, tandis que certains neurones répondraient indépendamment de l'angle de rotation de la tête (Desimone et coll., 1984; Perrett et coll., 1985, 1988; Hasselmo et coll., 1989b; Harries et Perrett, 1991).

L'hypothèse interprétative la plus probable pour l'ensemble de ces résultats repose sur l'idée d'un codage distribué des représentations faciales sous-tendu par différentes assemblées neuronales situées, pour la plupart, dans le cortex temporal du singe. Cette hypothèse n'exclurait toutefois pas l'existence de cellules plus “gnostiques” codant la configuration globale des visages, et vers lesquelles pourraient converger les résultats des traitements des différentes informations faciales parallèlement sous-tendus par d'autres assemblées neuronales (Perrett et coll., 1984, 1987).

Les résultats obtenus par Hasselmo et collaborateurs (1989a), puis ultérieurement par Young et Yamane (1992), ont apporté un support neurophysiologique à cette hypothèse puisqu'ils suggèrent l'implication de populations neuronales distinctes dans le traitement de l'expression faciale et celui de l'identité. Ils ont en effet montré que les neurones présentant une sélectivité au traitement de l'expression faciale étaient principalement localisés dans la fissure temporale supérieure tandis que ceux impliqués dans le traitement de l'identité faciale (associée à une analyse des ressemblances physiques entre les visages) étaient surtout localisés dans le gyrus temporal inférieur. Des neurones répondant de façon sélective aux stimuli faciaux ont également été enregistrés dans des régions extérieures au cortex temporal, telles que le complexe amygdalien (Rolls, 1984), le gyrus cingulaire (Morecraft et coll., 1996), et le cortex préfrontal (Pigarev et coll., 1979; Wilson et coll., 1993; Bates et coll., 1994; O Scalaidhe et coll., 1997, 1999).

S'il semble bien exister des neurones spécialisés dans le traitement des visages, des études récentes ont soulevé la question de la véritable fonction de ces neurones. Il a en effet été montré que le surentraînement d'un animal pouvait conduire à l'apparition d'une sélectivité des réponses des neurones du cortex IT à un objet complexe ou tout autre stimulus visuel (par exemple, des figures fractales) nouvellement appris (Miyashita, 1988; Miyashita et Chang, 1988; Rolls et coll., 1989; Sakai et Miyashita, 1991; Tovee et coll., 1996).

Parallèlement, des études ont indiqué une modification des réponses neuronales (augmentation du temps de réaction de 10 à 60 ms et réduction de l'amplitude) pour des visages présentés à l'envers, mais seulement lorsque les singes ont été entraînés à distinguer des stimuli faciaux et non-faciaux (Perrett et coll., 1988; Hasselmo et coll., 1989b). Bien que les données comportementales sur l'effet d'inversion faciale chez les singes soient contradictoires, les unes indiquant une absence de cet effet (Rosenfeld et Van Hosen, 1979; Bruce, 1982; Overman et Doty, 1982; Dittrich, 1990), les autres rapportant un effet d'inversion faciale observé soit uniquement pour les visages humains (Phelps et Roberts, 1994; Wright et Roberts, 1996), soit à la fois pour des visages humains et des visages de singes de la même espèce que ceux testés (Tomonaga et coll., 1993; Tomonaga, 1994; Parr et coll., 1998; Vermeire et Hamilton, 1998), la question sur l'existence de neurones sélectifs à une catégorie d'objets, à savoir ici des visages, ou à n'importe quel objet pour lequel le singe aurait développé une expertise de traitement persiste.

1.4 Limites des études chez l'animal

Grâce aux différentes techniques d'études comportementales, anatomiques et physiologiques, le cortex visuel du singe macaque, supposé présenter des capacités visuelles très proches des nôtres, est devenu un modèle privilégié qui a permis de mieux comprendre le fonctionnement du système visuel humain.

Malgré l'extrême avancée technologique des outils d'investigation cérébrale chez l'animal, les méthodes d'étude des fonctions cognitives restent indirectes et comportent des inconvénients inévitables. Tout d'abord, la taille du cerveau du singe macaque est environ huit fois plus petite que celle du cerveau humain. Une telle différence physique est généralement associée à une différence fonctionnelle, en partie liée à l'évolution de ces deux espèces. Une différence majeure réside dans l'utilisation (ou l'absence d'utilisation) du langage.

De plus, entraîner un animal à réaliser correctement une tâche cognitive, même simple, est généralement long et difficile. De telles conditions d'apprentissage chez l'animal rendent impossible l'exploration des fonctions cognitives complexes caractéristiques du fonctionnement cérébral humain, d'autant plus que l'expérimentateur ne peut s'assurer ni de ce que l'animal a perçu, ni de la manière dont il a interprété l'image rétinienne étant donné son absence de communication verbale. Par ailleurs, les techniques classiques d'enregistrement électrophysiologique chez l'animal ne permettent d'étudier qu'une aire à la fois. Pour ces multiples raisons, il est très difficile d'établir un lien direct entre une aire corticale étudiée chez le singe et une fonction cognitive.

Il est donc important de garder présent à l'esprit l'ensemble des limitations inhérentes à l'expérimentation animale, et de rester très prudent quant aux différentes interprétations pour l'Homme à partir d'observations effectuées uniquement chez l'animal. Les nouvelles techniques d'imagerie fonctionnelle cérébrale utilisables chez l'Homme permettent d'étudier le cerveau humain en action et de partiellement combler le fossé entre les études chez l'animal et l'Homme.

2. Neuroanatomie fonctionnelle du traitement perceptif des mots et des visages chez l'Homme

Les techniques récentes d'imagerie fonctionnelle cérébrale permettent d'appréhender le fonctionnement du cerveau humain pendant le déroulement du processus étudié. Elles constituent une approche complémentaire à celle de la neuropsychologie, de la psychologie cognitive, et des études chez l'animal. Nous évoquerons tout d'abord les principaux résultats issus de deux techniques d'imagerie cérébrale ayant bénéficié depuis la fin des années quatre-vingt d'un large essor, la Tomographie par Emission de Positons, ou TEP, et l'Imagerie fonctionnelle par Résonance MAgnétique Nucléaire, ou IRMf. Les résultats issus des techniques d'imagerie cérébrale mesurant l'activité électrique du cerveau humain feront l'objet d'un paragraphe ultérieur.

Il est important de garder présent à l'esprit qu'en TEP, tout comme en IRMf, ce n'est pas l'activité électrique des neurones qui est mesurée mais les modifications locales du débit sanguin cérébral en TEP et du taux d'oxyhémoglobine du sang en IRMf entraînées par les modifications du métabolisme des cellules activées. Ceci permet de souligner une première limite de ces techniques relative à la difficulté d'établir un lien précis entre les changements hémodynamiques et les processus neurophysiologiques qu'ils sous-tendent. Bien que ces techniques présentent une résolution spatiale élevée (environ 2 mm pour l'IRMf et 5 mm pour la TEP), leur résolution temporelle reste faible (de quelques centaines de millisecondes pour l'IRMf à plusieurs dizaines de secondes pour la TEP), ne permettant par conséquent pas d'examiner finement la dynamique d'activation des différentes aires cérébrales impliquées. Il est également important de considérer les limitations méthodologiques inhérentes à ces techniques.

En effet, les études conduites en TEP et en IRMf impliquent souvent des méthodes de soustraction d'images et de comparaisons statistiques qui soulèvent le problème du choix de la tâche de référence, ainsi que celui des paradigmes d'activation hiérarchisés. Ces techniques ne permettent pas de mesurer l'activité absolue du cerveau, mais seulement de discriminer les aires corticales plus ou moins actives que d'autres par comparaison à une activité cérébrale dite de "référence" ou de "base". La mesure d'une activité relative couplée à un enregistrement des modifications hémodynamiques généralement étalé sur plusieurs secondes peut rendre difficile l'interprétation des résultats. Il est donc important de rester prudent et de ne pas vouloir abusivement associer l'activation d'une région cérébrale, relativement bien délimitée d'un point de vue anatomique, à une fonction cognitive spécifique (Fox et coll., 1988; Posner et coll., 1988; Fox, 1991; Sergent et coll., 1992b; pour revue, Sergent, 1994).

Ces techniques d'imagerie cérébrale constituent toutefois une méthode unique de visualisation des zones corticales activées au cours d'opérations cognitives complexes, et ont fourni des résultats importants, qui seront exposés en détail dans les deux paragraphes suivants, sur l'activité de lecture et la perception faciale.

2.1 Substrats neuroanatomiques associés au traitement des mots

Comme nous l'avons vu, les fonctions linguistiques sont considérées comme des fonctions cognitives de haut niveau mettant en jeu un réseau distribué d'aires corticales. Elles sont supposées regrouper de nombreuses sous-fonctions, telles que la compréhension orale ou écrite des lettres, des mots, des phrases à différents niveaux d'analyse orthographique, lexical, sémantique, syntaxique ou encore grammatical, ainsi que la production du langage écrit ou parlé. L'étude de leurs corrélats cérébraux a fait l'objet de nombreuses recherches en imagerie fonctionnelle cérébrale, et plus particulièrement en TEP.

Nous ne présenterons, ici, que les principales études concernant les processus de lecture de mots isolés ; seules les données recueillies chez des jeunes sujets adultes droitiers neurologiquement sains seront mentionnées, celles recueillies chez des personnes âgées ou des patients souffrant de troubles psychiatriques seront volontairement laissées de côté.

Les différentes structures anatomiques activées ont été identifiées, numérotées et situées à la surface du cortex en référence aux aires de Brodmann (Figure 24).

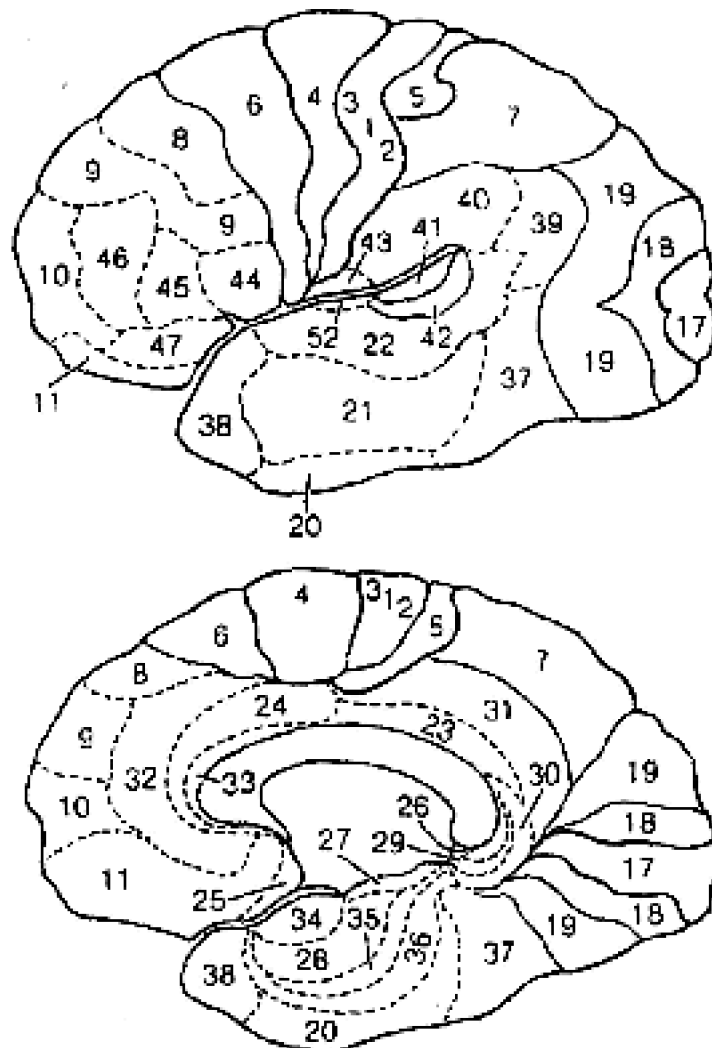


Figure 24. Localisation des aires à la surface du cortex selon la classification de Brodmann sur une vue latérale (en haut) et médiane (en bas) de l'hémisphère gauche du cerveau (d'après Cabeza et Nyberg, 2000).

2.1.1 Etudes en Tomographie à Emission de Positons (TEP)

La plupart des études TEP sur les processus langagiers ont été réalisées sur des mots isolés, mais les processus cognitifs impliqués dans la compréhension des mots dans les phrases ont également été l'objet de recherches qui ne seront pas évoquées en détail ici (MAzoyer et coll., 1993; Bottini et coll., 1994; Nichelli et coll., 1995; Stromswold et coll., 1997; Hirano et coll., 1996, 1997; Muller et coll., 1997; Tzourio et coll., 1998).

La plupart des résultats obtenus en TEP ne confortent pas les modèles de lecture classiques (Geschwind, 1972) qui supposent l'existence d'un lexique visuel et auditif dans le gyrus angulaire gauche et d'un lexique sémantique dans l'aire de Wernicke (aires 22, 41, 42 dans la région du cortex temporal supérieur). D'une manière générale, le traitement des mots, indépendamment de l'entrée sensorielle (visuelle ou auditive), semble impliquer de vastes réseaux fonctionnels incluant deux grandes régions corticales, une région "périsylvienne" (aires de Broca, de Wernicke, gyrus supramarginal, ainsi que les faisceaux de substance blanche reliant ces zones dans les deux hémisphères) qui prendrait en charge les aspects phonétique, phonémique et syntaxique du langage, et une région plus périphérique (aires préfrontales, jonction temporo-pariéto-occipitale dont le gyrus angulaire, aires temporales inférieures) qui assurerait les traitements lexico-sémantiques (Alexander et coll., 1989; Hart et Gordon, 1990; Luders et coll., 1991; pour revue, Carr, 1992; Démonet et coll., 1993; Démonet et Puel, 1994; Posner et Raichle, 1994, 1995; Price, 2000).

Toutefois, même si les recherches en imagerie fonctionnelle cérébrale ont permis de remettre en question les modèles standard de lecture, elles n'ont pas, à ce jour, encore pu isoler clairement les régions corticales impliquées dans les différents niveaux de traitement linguistique.

Les études TEP ont globalement montré des activations, bilatérales ou latéralisées à gauche, dans les régions occipitale, temporale et/ou pariétale au cours d'une simple analyse perceptuelle, visuelle ou auditive, de mots, présentés parmi des pseudo-mots, des non-mots, des séquences de symboles alphanumériques et des séquences de formes, ou encore parmi des syllabes artificielles, des sons purs et des "clics" (Figure 25). Certains auteurs ont observé, lors d'une tâche de visualisation passive, des activations sélectives plus fortes, pour les mots et les pseudo-mots seulement, dans la région temporo-occipitale gauche, incluant certaines aires du cortex extra-strié dont les gyri fusiforme et lingual postérieur. En revanche, lors d'une écoute passive de mots, des activations ont été observées dans les régions bilatérales temporales, incluant le gyrus temporal supérieur ou gyrus de Heschl, ainsi que dans la région temporo-pariétale gauche (Petersen et coll., 1988, 1989, 1990; MArrett et coll., 1990; Wise et coll., 1991a, 1991b; Petersen et Fiez, 1993).

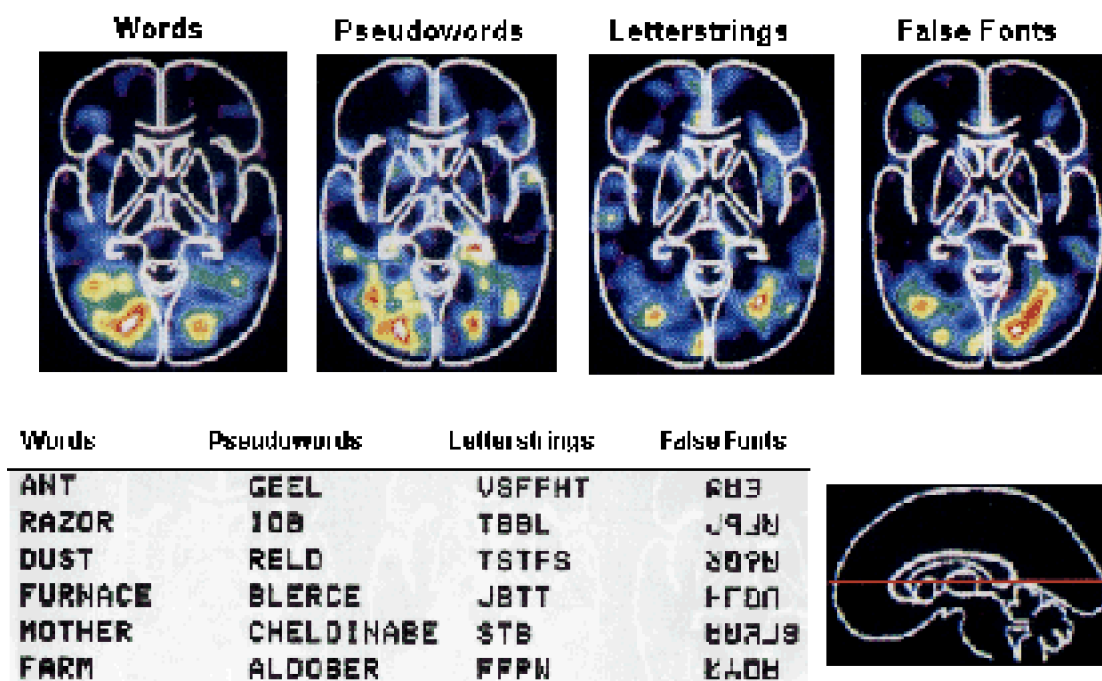


Figure 25. Augmentation du débit sanguin cérébral dans les aires visuelles extra-striées pour les quatre types de stimuli visuels utilisés dans l'expérience de Petersen et collaborateurs (1990), ces réponses étant plus importantes dans l'hémisphère gauche pour les mots et les pseudo-mots seulement (d'après Posner et Raichle, 1994).

D'autres études ont montré qu'une lecture silencieuse ou à voix haute de mots activait des aires corticales situées, soit dans la région temporelle inférieure gauche (gyrus fusiforme), proche du gyrus angulaire (Howard et coll., 1992; Calvert et coll., 1997; Herbster et coll., 1997), soit conjointement dans les régions occipitale et temporelle gauches (Price et coll., 1992, 1994; Bookheimer et coll., 1995; Frith et coll., 1991, 1995; Beauregard et coll., 1997).

Certains auteurs ont cherché à examiner plus précisément les régions corticales impliquées au cours d'un traitement phonético-phonologique effectué sur différents stimuli verbaux (mots, pseudo-mots, syllabes) présentés en modalité visuelle ou auditive. Les tâches requises étaient soit une détection de phonèmes, soit une détection de rimes. Les résultats observés sont contradictoires : certains auteurs ont montré des activations dans les régions temporelle supérieure gauche, incluant l'aire de Wernicke, et temporo-pariétale droite et gauche, d'autres ont observé des activations dans la région frontale gauche, incluant l'aire de Broca (Sergent et coll., 1992; Démonet et coll., 1992, 1994a, 1994b; Zatorre et coll., 1992, 1996; Paulesu et coll., 1993; Fiez et coll., 1995, 1996; Frith et coll., 1995; pour revue, Fiez et Petersen, 1998). Ces résultats divergents peuvent toutefois s'expliquer par le fait qu'un traitement phonético-phonologique implique, au moins d'un point de vue théorique, différentes sous-opérations cognitives, incluant notamment des transformations grapho-phonétiques et phonético-graphiques ainsi qu'un encodage phonético-articulatoire, ces sous-opérations pouvant être sous-tendues par des substrats neuronaux respectivement situés dans les régions temporo-pariétale et frontale.

L'étude de Sergent et collaborateurs (1992) fut l'une des premières à montrer l'implication de la région frontale dans une tâche de décision phonétique effectuée sur des lettres présentées isolément et ne contenant donc pas d'informations sémantiques à proprement parler.

En effet, nombreuses sont les études TEP qui ont montré l'activation de différentes régions frontales gauches (aire de Broca), dont le cortex préfrontal dorsolatéral, le cortex frontal inférieur et le cortex cingulaire antérieur, lors de traitements lexico-sémantiques variés (décisions lexicales, jugements sémantiques sur des mots isolés ou dans des phrases, générations de verbes à partir de mots et réciproquement). Certaines études ont montré des activations parallèles dans les régions temporales supérieures, alimentant ainsi le débat théorique sur les modalités de stockage des représentations lexicales et/ou sémantiques des stimuli langagiers dans le cortex (Petersen et coll., 1989, 1990; Frith et coll., 1991; Sakurai et coll., 1992, 1993; MAzoyer et coll., 1993; Bottini et coll., 1994; Raichle et coll., 1994; Menard et coll., 1996; Herbster et coll., 1997; Price et coll., 1997; Rumsey et coll., 1997; pour revue, Caramazza, 1996; Fiez et Petersen, 1998; Damasio et coll., 1996; Price, 1998, 2000). Notons que le rôle du cortex préfrontal dans ces tâches ne semble pas être limité à des traitements langagiers de type sémantique. Il serait également impliqué dans des processus de production langagière, d'évaluation syntaxique, ainsi que dans des tâches cognitives requérant la mémoire de travail pour du matériel verbal et non-verbal (Price et coll., 1996; Stromswold et coll., 1996; Caplan et coll., 1998; pour revue, Gabrieli et coll., 1998; Price, 1998). La figure 26 illustre l'implication de régions corticales distinctes en fonction des niveaux de traitement langagier, à savoir, dans ce cas précis, des analyses passives visuelle et auditive de mots, des tâches de prononciation et de génération de verbes.

2.1.2 Etudes en Imagerie fonctionnelle par Résonance MAgnétique Nucléaire (IRMf)

Les études IRMf, moins nombreuses que celles réalisées en TEP, ont essentiellement cherché à éclairer le débat sur la contribution respective des régions corticales frontale et postérieure dans l'accès aux représentations lexico-sémantiques des mots, et ont plus particulièrement examiné le rôle du cortex préfrontal dans un traitement sémantique versus phonético-phonologique.

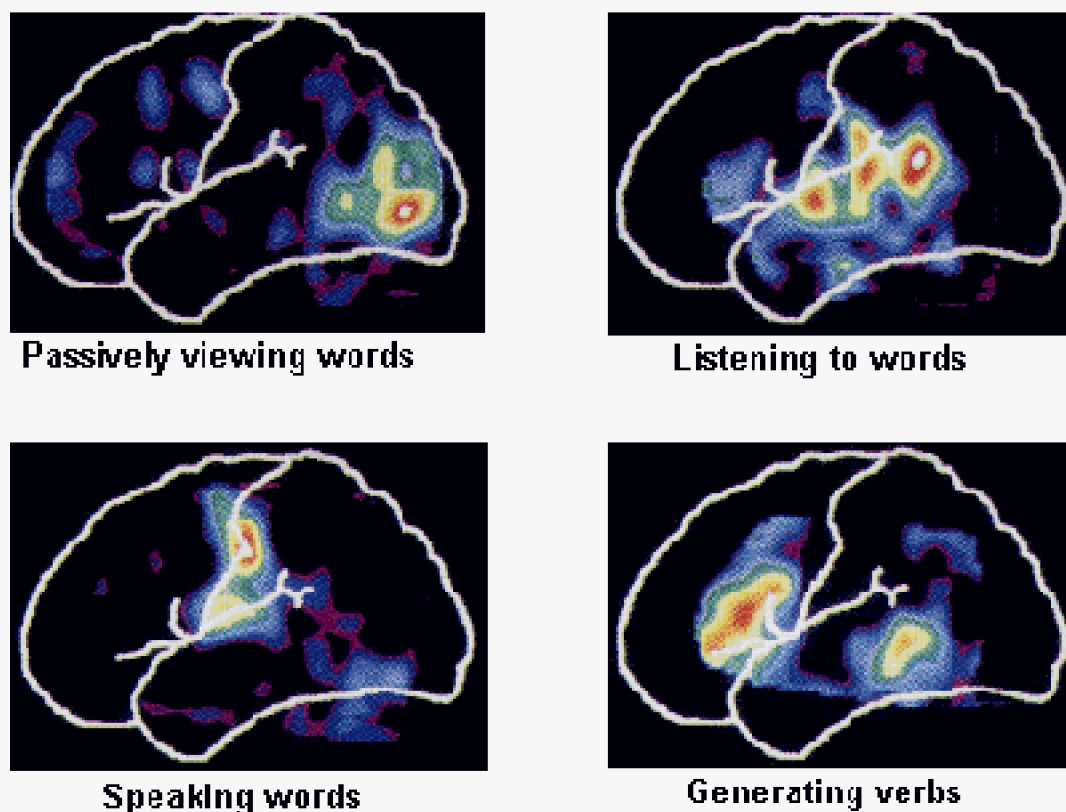


Figure 26. Illustration de l'existence d'un vaste réseau neuroanatomique largement distribué sous-tendant les processus langagiers. Chaque niveau de traitement linguistique active des régions corticales distinctes : regarder "passivement" un mot active plus fortement les régions occipito-temporales du cortex, écouter "passivement" un mot les régions temporo-pariétales, prononcer un mot semble activer de façon prépondérante des aires du cortex moteur, enfin générer des verbes à partir de mots semble mettre en jeu un vaste réseau impliquant les régions temporelle et frontale, dont l'aire de Broca (d'après Petersen et coll., 1988).

Les résultats obtenus en IRMf corroborent généralement les observations issues des études TEP. Les activations souvent conjointes observées dans le cortex préfrontal gauche et la région temporelle postérieure correspondant au gyrus fusiforme dans des processus langagiers complexes de jugement sémantique (décider s'il s'agit d'un mot concret ou abstrait) ont conforté l'hypothèse selon laquelle le cortex préfrontal serait davantage impliqué dans un rôle de maintien en mémoire des informations sémantiques tandis que la région du gyrus fusiforme interviendrait dans le stockage des connaissances conceptuelles et sémantiques. Par ailleurs, l'implication du cortex préfrontal gauche dans des traitements sémantique et phonético-phonologique a été discuté en terme de découpage anatomo-fonctionnel de cette région.

Il a en effet été montré que la région préfrontale inférieure gauche pouvait être subdivisée en sous-régions fonctionnellement distinctes : les traitements sémantiques impliqueraient davantage la région antérieure (aires 47 et 10) du cortex préfrontal inférieur tandis que les traitements phonético-phonologiques impliqueraient plus souvent des aires

plus postérieures (aires 44 et 45) du gyrus frontal inférieur (Binder et coll., 1994; Buckner et coll., 1995a; Demb et coll., 1995; Binder et coll., 1996c, 1997; Gabrieli et coll., 1996, 1997; Pugh et coll., 1996, 1997; Small et coll., 1996; Binder, 1997; Fiez, 1997). Nombreuses sont par ailleurs les études qui ont montré une implication du gyrus frontal inférieur dans des tâches mettant en jeu la mémoire de travail, cette région corticale n'étant a priori pas sélectivement activée pour du matériel verbal (Paulesu et coll., 1993; Buckner et coll., 1995b; Awh et coll., 1996; Buckner et coll., 1996; Vandenberghe et coll., 1996; Wagner et coll., 1997; Buckner et Koustaal, 1998; Buckner et coll., 1998a, 1998b; Courtney et coll., 1998).

Plusieurs études IRMf ont également cherché à apporter des éléments de réponse au vaste débat relatif à la latéralisation des fonctions langagières dans l'hémisphère gauche (Benson et coll., 1994, 1999; Binder et coll., 1995; Desmond et coll., 1995; Shaywitz et coll., 1995; Binder et coll., 1996a, 1996b; Ramsey et coll., 2001). L'étude de Shaywitz et collaborateurs (1995) a plus particulièrement montré qu'il existait une latéralisation hémisphérique plus ou moins prononcée en fonction du sexe et du niveau de traitement langagier : les activations observées dans le cortex frontal inférieur (aires 44 et 45) sont significativement plus importantes dans l'hémisphère gauche que dans l'hémisphère droit chez les hommes seulement, tandis que celles observées dans le cortex extra-strié sont bilatérales chez les hommes comme chez les femmes. Ces auteurs ont plus spécifiquement montré qu'une analyse phonético-phonologique (tâche de détection de rime) activait de façon prépondérante le gyrus frontal inférieur gauche chez les hommes, ces activations étant bilatérales chez les femmes.

Quant aux niveaux d'analyse orthographique (tâche de reconnaissance de lettres dans un mot) et sémantique (tâche de catégorisation sémantique), ils sont tous deux associés à des activations bilatérales et parallèles du cortex frontal gauche et surtout du cortex extra-strié, quelque soit le genre des sujets.

Les nombreuses données TEP et IRMf sur le traitement du langage sont largement complémentaires, mais la diversité des paradigmes expérimentaux utilisés et la divergence de certains résultats rendent difficile la synthèse des connaissances dans le domaine complexe des processus langagiers. Certains auteurs ont tenté de rassembler au sein d'une même banque de données l'ensemble des patterns d'activation considérés comme significatifs, et d'opérer ainsi à une classification des principaux résultats en fonction des processus cognitifs étudiés et des principales régions corticales activées (Cabeza et Nyberg, 1997, 2000; Figure 27).

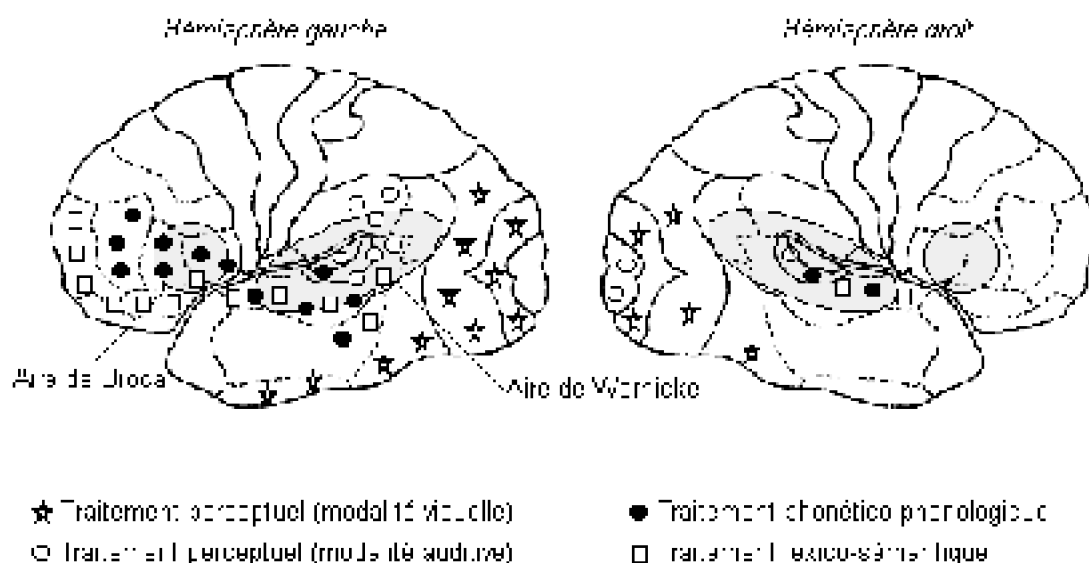


Figure 27. Représentation schématique et synthétique de l'ensemble des données recueillies en TEP et en IRMf issues des principales études ayant examiné les processus langagiers. Les patterns d'activation ont été regroupés en fonction des niveaux de traitement des mots lus ou entendus, c'est-à-dire perceptuel (visuel ou auditif), phonético-phonologique, et lexico-sémantique, et ont été replacés sur une vue latérale des hémisphères droit et gauche du cerveau. Le découpage de la surface du cortex correspond aux aires de la classification de Brodmann, comme illustré dans la figure 24 (d'après Cabeza et Nyberg, 2000).

2.2 Substrats neuroanatomiques associés au traitement des visages

Le traitement des visages a fait l'objet de nombreuses études en imagerie fonctionnelle cérébrale. Cependant, au-delà de la position particulière qu'ils occupent au sein du groupe générique des objets visuels complexes, leur étude a également permis d'approfondir la question plus générale de l'organisation anatomo-fonctionnelle du cortex visuel humain et de chercher à mieux préciser le découpage de la voie visuelle ventrale en de multiples zones anatomiquement et fonctionnellement distinctes. Les principales études conduites en TEP et en IRMf sur le traitement facial relèvent globalement des trois domaines suivants : le traitement des visages *versus* celui des objets, les différents niveaux de traitement facial, et la mémoire des visages. En d'autres termes, il s'agit (1) de savoir si les substrats neuroanatomiques impliqués dans le traitement des visages sont distincts de ceux impliqués dans la perception des autres catégories d'objets, (2) d'apporter des arguments neurophysiologiques au découpage du processus complexe de reconnaissance des visages en différentes opérations, chacune étant supposée mettre en oeuvre des régions corticales anatomiquement distinctes, et (3) d'examiner les systèmes neuronaux qui participent au stockage en mémoire à court terme et/ou à long terme des stimuli faciaux.

2.2.1 Etudes TEP

Traitement des visages vs objets

Une série d'études a cherché à préciser l'organisation anatomo-fonctionnelle des deux voies divergentes impliquées dans le traitement des données visuelles, c'est-à-dire la voie inféro-temporale qui sous-tend l'analyse des attributs des objets (couleur, forme, texture) et leur identification, et la voie dorso-latérale dédiée à l'analyse des attributs spatiaux (coordonnées spatiales, déplacement).

Le rôle de ces deux voies a été testé par des épreuves d'appariement et de comparaison de localisation simultanées de visages inconnus présentés sous différents angles de vue (Haxby et coll., 1991a, 1991b, 1993, 1994; pour revue, Silverman et coll., 1995). Les résultats ont montré l'implication du cortex occipito-temporal, incluant les gyri fusiformes droit et gauche (aires 19 et 37) lors la tâche d'appariement de visages, et du cortex pariétal supérieur (aire 7) lors de la tâche de comparaison de localisation des visages dans un espace bi-dimensionnel. Ces résultats confortent la dissociation en deux voies visuelles distinctes, l'une impliquée dans le traitement perceptuel, l'autre dans le traitement des localisations spatiales associé aux visages.

Cependant, de récentes études TEP ont montré l'implication de différentes structures corticales dans le traitement perceptuel de visages *versus* celui d'autres objets visuels complexes. Il a été montré que l'analyse perceptuelle de photographies d'immeubles et de paysages active des régions similaires du cerveau, incluant les gyri parahippocampiques, alors que l'encodage de visages humains et d'animaux active les gyri fusiformes (Nakamura et coll., 2000; MAguire et coll., 2001). D'autres données ont indiqué une activation bilatérale des régions occipito-temporales, incluant le gyrus fusiforme postérieur (aire 19) et le gyrus occipital médian (aire 18), pour le traitement d'objets appartenant à diverses catégories (mobilier, véhicules, outils, etc.) et une activation prépondérante du gyrus temporal inférieur droit (aire 20) pour le traitement de visages non-familiers (Simons et coll., 2001; Figure 28).

Différents niveaux de traitement facial

L'une des premières études, et des plus complètes sur les niveaux de traitement facial, est celle de Sergent et collaborateurs (1992a). Dans cette étude, différents types de stimuli visuels, dont des textures, des objets complexes, et des visages, ont été manipulés.

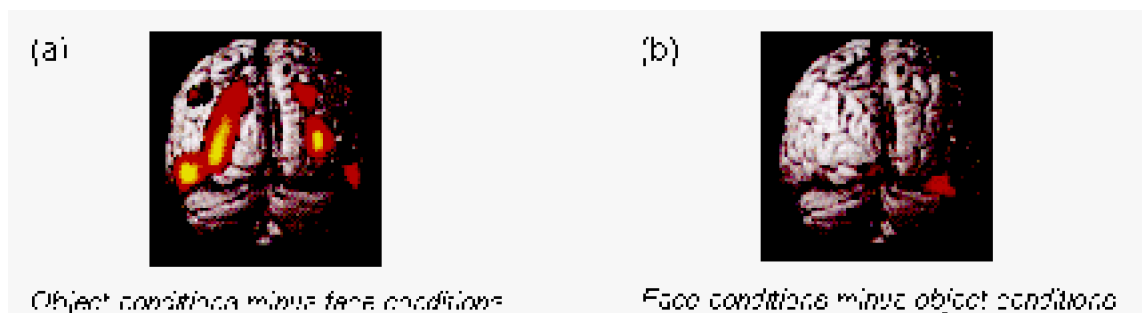


Figure 28. Localisation des régions activées sur une vue postérieure du cerveau au cours (a) d'une condition d'encodage perceptuel d'objets comparée à une condition d'encodage

perceptuel de visages inconnus, et (b) d'une condition d'encodage de visages comparée à une condition d'encodage d'objets. Le traitement visuel des objets génère des activations bilatérales dans les régions occipitale, temporale et pariétale ; le traitement des visages génère des activations prépondérantes dans la région temporale inférieure et médiane droite (d'après Simons et coll., 2001).

Il était demandé aux sujets d'effectuer quatre tâches différentes : (1) une tâche de discrimination d'orientation de textures hachurées, (2) une tâche de discrimination de visages inconnus selon le genre, (3) une tâche de catégorisation de visages célèbres selon la profession (acteurs/non-acteurs) supposant une identification préalable des visages, et (4) une tâche de catégorisation d'objets en vivants/non-vivants. Les résultats ont montré que, comparativement à la condition de jugement d'orientation des hachures, la condition de discrimination selon le genre des visages non-familiers entraînait une activation prépondérante dans les régions visuelles extra-striées droites, incluant les gyri occipito-temporal et lingual ainsi que le cuneus (aires 18 et 19). Comparée à la condition de jugement selon le genre, les jugements sémantiques sur des visages célèbres ont été associés à des activations bilatérales significativement plus importantes dans les régions temporales médianes, incluant le gyrus lingual (aire 18), le gyrus fusiforme (aires 19 et 37), le gyrus médian (aire 21), et le gyrus parahippocampique de l'hémisphère droit seulement (aire 36). Enfin, la condition de catégorisation sémantique d'objets comparée à celle des visages a révélé des activations temporales médianes supplémentaires (aires 21, 36, 37, 38), plus marquées dans l'hémisphère gauche.

Les auteurs ont suggéré l'existence d'un gradient d'activation des régions occipito-temporales postérieures aux régions temporales antérieures en relation avec un traitement perceptuel *versus* sémantique des visages. Des résultats similaires ont pu être observés dans d'autres études TEP : ils indiquent d'une façon générale une implication des gyri lingual et fusiforme bilatéraux et du gyrus parahippocampique droit pour un traitement perceptuel de bas niveau des visages, ainsi qu'une progression des activations vers les régions temporales antérieures en lien avec un traitement de plus en plus profond ou sémantique (Goldenberg et coll., 1989; Sergent et coll., 1994a; Kapur et coll., 1995; Andreasen et coll., 1996; Dubois et coll., 1999; Rossion et coll., 2000). D'autres études TEP ont cherché à localiser les régions cérébrales impliquées dans des étapes de traitement facial très distinctes, associées à une lecture labiale et à des jugements de l'expression. La perception du langage parlé sur les visages activerait des aires du cortex périsylvien (aires 22 et 43), également impliquées dans le traitement phonético-phonologique du matériel langagier (Söderfeld et coll., 1997), tandis que la perception des expressions faciales impliquerait l'amygdale, avec toutefois des activations plus ou moins latéralisées dans l'hémisphère gauche pour la perception des expressions de peur et dans l'hémisphère droit pour la perception des expressions de joie (George et coll., 1995; Morris et coll., 1996; Morris et coll., 1998a, 1998b, 1999; pour revue, Allman et coll., 1994; Hamann et coll., 1996).

Traitement des visages et mémoire

Les substrats neuroanatomiques impliqués dans des tâches mettant en jeu la mémoire de travail (reconnaissance de visages nouvellement appris) semblent en partie distincts de

ceux impliqués dans des tâches de reconnaissance faciale faisant appel à la mémoire à long terme. Les visages nouvellement mémorisés mettent en jeu des aires corticales distribuées le long de la voie cérébello-frontale, incluant le cerebellum, le cortex préfrontal gauche (aires 8, 9, 11, 32 et 47) et des structures limbiques, telles que le gyrus cingulaire, le globus pallidus, le thalamus et l'hippocampe droit.

La reconnaissance de visages anciennement mémorisés implique en revanche la région temporale médiane (gyrus parahippocampique - aire 36) et inférieure (aires 19, 39 et 40) droite ainsi que le cortex préfrontal droit (Grady et coll., 1995, 1996; Haxby et coll., 1995, 1996; Kapur et coll., 1995; Andreasen et coll., 1996; Courtney et coll., 1996; McIntosh et coll., 1996; Cabeza et coll., 1997; Alexander et coll., 1999; Wiser et coll., 2000; MAguire et coll., 2001; Sugiura et coll., 2001). Ces résultats suggèrent une plus large composante perceptuelle dans les processus de récupération des informations faciales en mémoire à long terme que dans ceux mis en jeu en mémoire à court terme, ainsi qu'une dissociation anatomo-fonctionnelle des régions préfrontales droite et gauche, respectivement impliquées dans la mémoire à long terme et la mémoire de travail associées au stockage des représentations faciales. Par ailleurs, une activation plus importante du cortex préfrontal a pu être mise en évidence au cours de tâches d'appariement de visages rendues difficiles par des délais de plus en plus longs, ainsi que chez des sujets âgés, soulignant ainsi le rôle prépondérant du cortex préfrontal dans des processus cognitifs à forte charge attentionnelle, tels que ceux mis en jeu dans les paradigmes de mémoire de travail sur les visages (Grady et coll., 1992, 1994, 1995, 1996, 2000; Grady, 1996).

Ces données TEP ont été largement complétées par des résultats récemment obtenus en IRMf, apportant, de part la particularité de cette technique, une plus grande précision spatiale et permettant ainsi une meilleure localisation des zones cérébrales activées dans les processus de perception et de reconnaissance faciale.

2.2.2 Etudes IRMf

Traitement des visages vs objets

Les études IRMf ont conforté l'existence d'une mosaïque de régions anatomiquement et fonctionnellement distinctes dans le cortex extra-strié ventral (Engel et coll., 1994; Kanwisher et coll., 1996; Puce et coll., 1996; Clark et coll., 1997; Ffytche et coll., 1998).

Des aires corticales distinctes, toutes localisées à l'intérieur de la voie inféro-temporale, semblent préférentiellement répondre à différentes catégories d'objets visuels complexes. Par exemple, les gyri temporaux inférieurs seraient sélectivement activés lors de la présentation de photographies ou de dessins de chaises, les gyri fusiformes médians ainsi que la région occipitale dorsale lors de la présentation de photographies ou de dessins de maisons, et l'aire parahippocampique pour l'analyse visuelle de scènes naturelles (Dolan et coll., 1997; Epstein et Kanwisher, 1998; Epstein et coll., 1999; Haxby et coll., 1999; Ishai et coll., 1997, 1999, 2000; O'Craven et Kanwisher, 2000; Kanwisher, 2001; Levy et coll., 2001).

Parallèlement à ces observations, une zone corticale anatomiquement plus restreinte

à l'intérieur de la région occipito-temporale ventrale semble répondre de façon sélective aux visages. Cette aire, précisément localisée dans le gyrus fusiforme postérieur, a été baptisée par Kanwisher (Kanwisher et coll., 1997) : "aire des visages" (*Fusiform Face Area* ou *FFA*). La zone sélective aux visages a parfois été décrite comme pouvant s'étendre jusqu'à la fissure latérale occipitale (Clark et coll., 1994; Puce et coll., 1995; McCarthy et coll., 1997; Puce et coll., 1997; Chao et coll., 1999; Halgren et coll., 1999; Ishai et coll., 1999, 2000; Kanwisher, 2001).

Les réponses de l'aire *FFA* aux stimuli faciaux sont plus importante dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche, et de même importance pour des photographies de visages humains, d'animaux, de personnages de dessins animés, pour des visages présentés sans les yeux, de face ou de profil (Figure 29). En revanche, il a été montré qu'elles étaient significativement plus faibles pour des visages schématiques, des visages présentés à l'envers ou de dos, et pour diverses autres catégories d'objets, tels que des appareils photographiques ou des maisons (Kanwisher et coll., 1997, 2000).



Figure 29. Illustration schématique de la localisation des régions du cortex inféro-temporal préférentiellement activées dans l'analyse visuelle de différentes catégories d'objets, telles que des maisons, des chaises et des visages, sur une vue latérale de l'hémisphère droit du cerveau. Notons que les régions corticales impliquées dans le traitement des objets, autres que des visages, appartiennent à un réseau étendu d'aires se juxtaposant parfois, tandis que les régions corticales répondant sélectivement aux stimuli faciaux sont plus focales et isolées (d'après Ishai et coll., 2000).

Différents niveaux de traitement facial

Les visages peuvent être traités à différents niveaux. Différents types d'informations faciales peuvent être extraites, comme celles permettant d'apprécier l'humeur de la personne, ou son appartenance sociale, ethnique, etc. (Milne et Grafman, 2001; pour revue, Allison et coll., 2000; Keenan et coll., 2000). Le traitement de ces différents attributs faciaux semble impliquer un réseau plus largement distribué, incluant non seulement les régions du système visuel occipito-temporal mais également des régions frontales ainsi que des zones sous-corticales, telles que l'amygdale (Figure 30).

Les mouvements des lèvres dans un visage activerait préférentiellement des zones bilatérales situées autour de la fissure temporale supérieure postérieure, c'est-à-dire le cortex extra-strié (aire 19), la région temporale inféro-postérieure (aire 37), le gyrus angulaire (aire 39), et de façon plus spécifique le gyrus temporal supérieur, incluant les

aires auditives primaire et associative (aires 22, 41 et 42), ces régions pouvant par ailleurs être impliquées dans la détection de mouvements cohérents (Calvert et coll., 1997; Puce et coll., 1998).

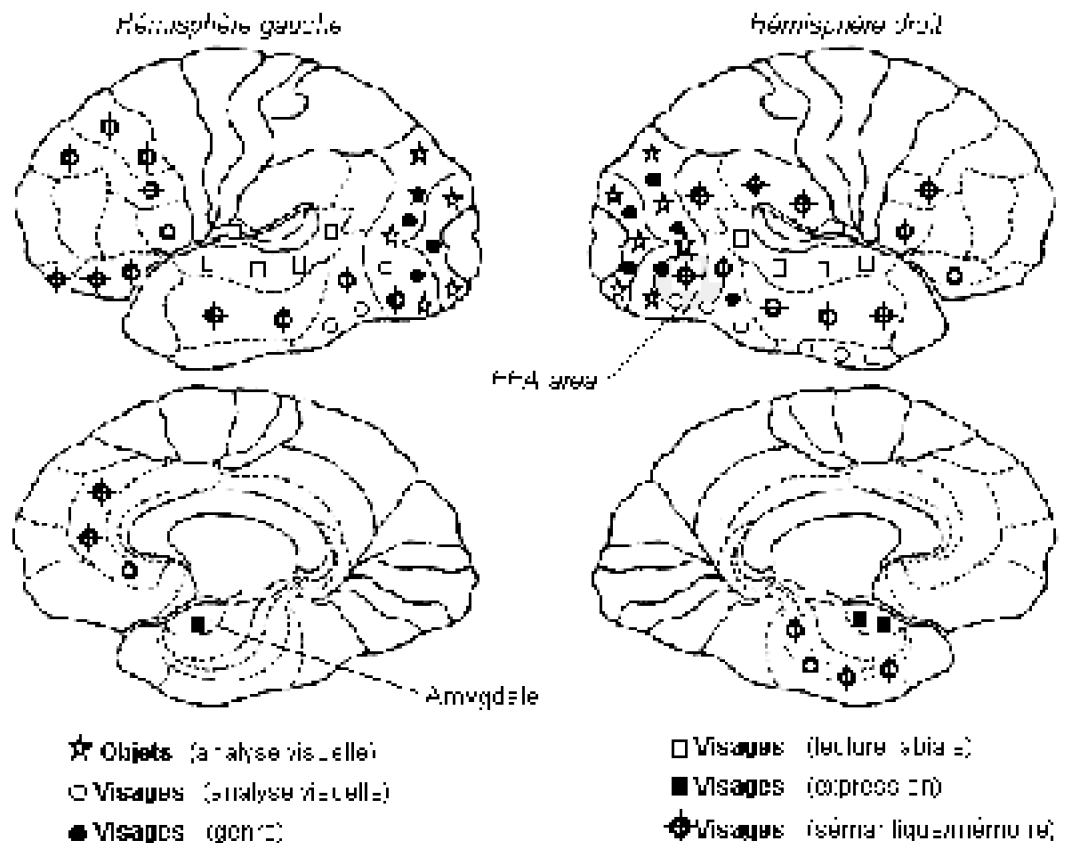


Figure 30. Représentation schématique et synthétique de l'ensemble des données recueillies en TEP et en IRMf dans le domaine de la perception et de la reconnaissance des visages sur des vues latérale (en haut) et médiane (en bas) du cortex. Les patterns d'activation ont été séparés en fonction d'une part du groupe générique des objets et de celui des visages, d'autre part des différentes analyses effectuées sur les stimuli faciaux. Comme précédemment, le découpage de la surface du cortex correspond aux aires de la classification de Brodmann (d'après Cabeza et Nyberg, 2000).

Les études IRMf concernant le jugement des expressions ont indiqué, comme les études TEP, une implication de l'amygdale dans le traitement des émotions faciales, plus particulièrement dans la perception de la peur. Des études complémentaires ont montré des activations différentes selon le traitement explicite ou implicite des expressions faciales. Un traitement explicite entraînerait des activités plus importantes dans une large

région corticale située au niveau du lobe temporal, incluant les gyri fusiforme et temporal médian, l'hippocampe et la jonction amygdalo-hippocampique.

Un traitement implicite, en revanche, entraînerait des activités plus importantes dans la région sous-corticale amygdalienne (Whalen et coll., 1998; Morris et coll., 1999; Critchley, et coll., 2000; Phelps et coll., 2000). L'amygdale semble répondre sélectivement aux visages présentant une forte valence émotionnelle (peur ou joie), les visages exprimant du dégoût activant préférentiellement des structures du circuit limbique cortico-striato-thalamique, dont le cortex insulaire antérieur (Breiter et coll., 1996; Phillips et coll., 1997).

Traitement des visages et mémoire

Certaines études IRMf ont examiné les substrats neuroanatomiques impliqués dans la mémoire de travail pour les visages. Les résultats ont montré l'implication de trois aires occipito-temporales (aires 18, 19 et 37 de Brodmann) dans l'analyse perceptuelle des stimuli faciaux, et de trois aires préfrontales (aires 9/44, 45/47 et 46) dans le maintien en mémoire des stimuli (Clark et coll., 1996; Courtney et coll., 1997; Figure 30).

2.3 Spécificité des substrats neuroanatomiques pour le traitement des mots et des visages ?

Bien que les études TEP et IRMf aient plutôt tendance à conforter l'existence de sous-systèmes anatomiquement distincts dans le cortex occipito-temporal, chacun étant spécialisé dans le traitement visuel de différentes classes d'objets, elles ne permettent toutefois pas de répondre clairement à la question concernant la spécificité fonctionnelle de ces différentes régions corticales. En d'autres termes, est-ce que le traitement des visages est effectué par un système distinct de celui impliqué dans le traitement des autres objets visuels, et par ailleurs, est-ce que l'analyse visuelle des mots implique un système distinct de celui requis dans le traitement des autres formes d'objets ?

Malgré la très bonne résolution spatiale des techniques TEP et IRMf, la grande divergence des protocoles expérimentaux mis en oeuvre, et plus particulièrement l'inadéquation de certaines conditions "contrôle" par rapport aux conditions expérimentales examinées, rendent difficile l'identification des régions corticales qui participent au traitement visuel des objets complexes. Farah et Aguirre (1999) ont effectué une méta-analyse en essayant de rassembler sur une même surface standardisée les activations maximales obtenues dans plusieurs études pour le traitement perceptuel de différentes classes d'objets, c'est-à-dire des visages, des objets communs et des mots écrits, dans le but de voir émerger des réseaux distincts associés au traitement des différentes classes d'objets étudiées. La figure 31 illustre l'ambivalence des résultats. La seule généralisation possible sur la base de ces données reviendrait à dire que le traitement visuel active des régions postérieures du cerveau !

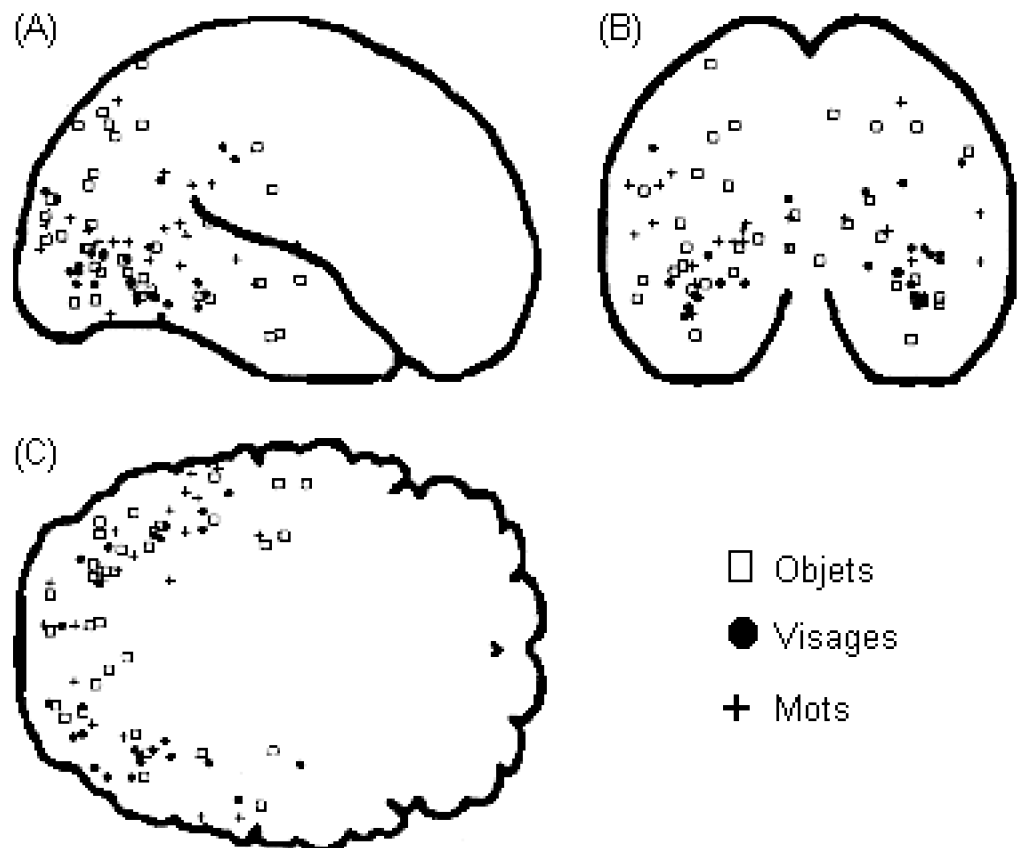


Figure 31. Distribution des maximums locaux enregistrés dans différentes études d'imagerie fonctionnelle cérébrale sur la perception visuelle, ces maximums étant replacés dans un espace standardisé représentant des vues (A) sagittale, (B) coronale, et (C) axiale d'un cerveau schématisé (d'après Farah et Aguirre, 1999).

L'absence de ségrégation visible des régions corticales fonctionnellement spécialisées dans la voie inféro-temporale pourrait partiellement dépendre de la nature même des enregistrements effectués en TEP et en IRMf. En effet, contrairement aux analyses lésionnelles, les enregistrements effectués en TEP et en IRMf reflètent l'ensemble des mécanismes mis en jeu dans les processus d'analyse visuelle, c'est-à-dire y compris ceux qui ne sont pas indispensables à la bonne réalisation de ces processus. Toutefois, des études récentes en IRMf ont permis de pallier certaines de ces limites en effectuant des comparaisons directes entre les patterns d'activation obtenus pour différentes classes de stimuli au sein d'un même protocole. Ces études ont ainsi permis d'isoler des régions corticales anatomiquement distinctes au sein de la voie visuelle ventrale répondant plus fortement à une classe de stimuli qu'à une autre.

Il a par exemple été montré que les objets, tout comme les visages, activent les régions occipito-temporales inférieures, mais que seule la catégorie des visages active une région restreinte du gyrus fusiforme droit. Cette région, considérée comme spécifique pour le traitement visuel des visages, présente par ailleurs des réponses plus faibles pour d'autres catégories d'objets, telles que des visages mélangés, des mains, ou encore des maisons ou des paysages naturels, ces deux dernières catégories d'images activant

préférentiellement le gyrus parahippocampique (Kanwisher et coll., 1996, 1997; McCarthy et coll., 1997; Aguirre et coll., 1998; Epstein et Kanwisher, 1998; Kanwisher, 2001). En ce qui concerne le traitement des mots écrits, il a été montré que des régions discrètes du gyrus fusiforme gauche répondent sélectivement à des lettres comparativement à des symboles en condition de visualisation passive (Polk et Farah, 1998).

Pour d'autres groupes d'auteurs cependant, il apparaît important de préciser que les régions considérées comme spécifiques au traitement des visages présentent, certes, des réponses maximales pour les stimuli faciaux, mais également des réponses significatives pour d'autres catégories d'objets (Figure 32).

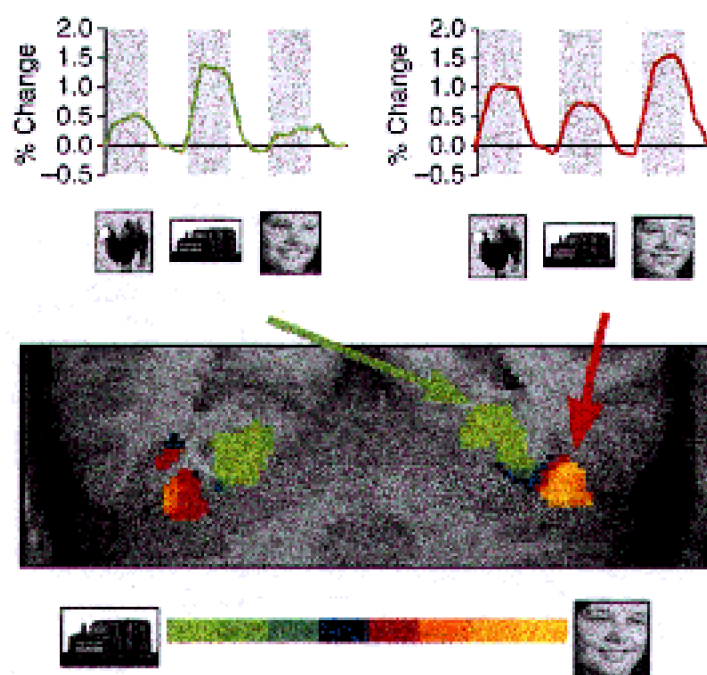


Figure 32. Réponses enregistrées dans les régions du gyrus fusiforme latéral (spectre rouge-jaune) et médian (bleu-vert), respectivement pour l'analyse visuelle de photographies de visages humains, d'animaux et d'animaux sans visage d'une part, et de photographies de maisons d'autre part. Ces données suggèrent des substrats neuronaux communs, ou partiellement communs, pour le codage des visages et des animaux (d'après Chao et coll., 1999; Haxby et coll., 2000).

Ces auteurs font l'hypothèse que s'il existe, dans les régions corticales considérées comme spécialisées dans le traitement facial, des neurones qui répondent spécifiquement aux visages, ces neurones sont probablement dispersés parmi d'autres neurones qui répondent aux attributs d'autres catégories d'objets (Chao et coll., 1999a; Ishai et coll., 1999).

Une hypothèse alternative, proposée par Gauthier et collaborateurs, suggère que les régions considérées comme spécifiques au traitement facial sont en fait des régions qui sont associées à un niveau d'expertise d'analyse visuelle. Autrement dit, ces régions répondent à toute catégorie d'objets pour lesquels le sujet est devenu expert, au sens où il est capable de distinguer des exemplaires particuliers à l'intérieur d'une classe

générique. L'équipe de Gauthier a en effet observé une augmentation des réponses dans le gyrus fusiforme, supposé spécialisé dans le traitement des visages, chez des sujets experts en reconnaissance d'oiseaux et de voitures comparativement à des sujets non-experts.

Selon ce groupe d'auteurs, le fait que nous soyons tous experts dans le traitement des visages pourrait expliquer l'implication, a priori exclusive, de cette région corticale, à savoir le gyrus fusiforme, dans les processus de perception faciale (Gauthier et coll., 1997, 1999, 2000; pour revue, Haxby et coll., 2000).

Tout comme l'existence de régions cérébrales fonctionnellement spécialisées dans le traitement visuel d'une catégorie d'objets est controversée, celle de régions cérébrales distinctes pour le traitement sémantique des représentations verbales (mots) et non-verbales (dessins d'objets ou d'animaux, visages, etc.) n'est pas sans polémiques. Certains résultats expérimentaux confortent l'idée selon laquelle les représentations lexico-sémantiques seraient organisées en fonction des catégories sémantiques. Il a en effet été montré que l'accès aux noms de personnes, d'animaux ou d'outils activait des régions distinctes du cortex temporal gauche, respectivement le pôle temporal, le cortex inféro-temporal, et une zone située à la jonction occipito-temporo-pariétale (Damasio et coll., 1996; pour revue, Caramazza, 1996a). Le réseau sémantique des représentations verbales et imagées semble impliquer un grand nombre d'aires corticales largement distribuées dans tout l'hémisphère gauche, et présentant parfois des recouvrements anatomiques (Sergent et coll., 1992b; MArtin et coll., 1996; Menard et coll., 1996; Vandenberghe et coll., 1996; pour revue, Caramazza, 1996b). Certaines aires, situées dans le lobule pariétal inférieur gauche et dans les gyri occipitaux médians, répondent respectivement et préférentiellement aux représentations verbales (mots) et aux représentations non-verbales (dessins d'objets), indépendamment du contenu sémantique (Figure 33).

D'autres aires, situées au sein d'une vaste région s'étendant du gyrus occipital supérieur gauche jusqu'au gyrus frontal inférieur en passant par les régions temporales inférieure et médiane, répondent, en revanche, préférentiellement à une catégorie sémantique, quelle que soit la modalité de représentation visuelle du concept (mot ou image). Des résultats similaires ont été observés pour des traitements sémantiques effectués sur des mots ou des visages.

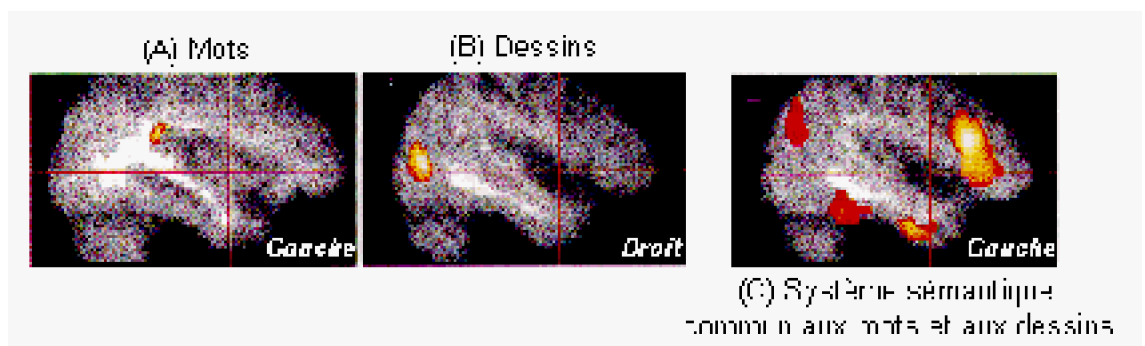


Figure 33. Régions corticales activées pour des représentations verbales (A) et imagées (B), quelle que soit la catégorie sémantique. (C) Réseau neuroanatomique associé au système sémantique commun aux mots et aux dessins

dessins (d'après Vandenberghe et coll., 1996).

Il a en effet été montré que des régions distinctes étaient activées pour la classe des mots et celle des visages, à savoir respectivement un ensemble de zones focales distribuées dans la région postérieure du cortex temporal médian et inférieur gauche et la région frontale inférieure gauche, et des zones davantage regroupées dans la région des gyri lingual et fusiformes droits et du cortex frontal inférieur droit (Kelley et coll., 1998; Chao et coll., 1999b; Kim et coll., 1999; McDermott et coll., 1999). L'ensemble de ces résultats conforte davantage l'hypothèse d'une organisation fonctionnelle hétérogène du système sémantique. Ils ne permettent par ailleurs pas de répondre aux interrogations persistantes sur l'organisation anatomo-fonctionnelle, au sein du cortex, des systèmes associés aux représentations lexicales et sémantiques.

3. Composantes électrophysiologiques associées au traitement perceptif des mots et des visages (MEG/EEG/PE)

Si les méthodes d'imagerie fonctionnelle cérébrale métaboliques (TEP et IRMf) permettent de localiser avec une grande précision spatiale les aires corticales impliquées dans la réalisation de processus cognitifs même complexes, aucune d'entre elles ne permet d'appréhender en "temps réel" le déroulement temporel des différentes étapes de traitement mis en jeu. Par ailleurs, ces techniques ne fournissent qu'une mesure très indirecte de l'activité neuronale. L'électroencéphalographie (EEG) et les potentiels évoqués (PE) de surface ou intracrâniens, ou la magnéto-encéphalographie (MEG) possèdent par contre une excellente résolution temporelle (de l'ordre de la milliseconde) qui permet de suivre précisément le décours temporel des opérations neuronales mises en jeu dans les différentes étapes de traitement. Leur inconvénient majeur, en revanche, tient à leur faible résolution spatiale, en partie palliée par les techniques de modélisation spatio-temporelle qui permettent de préciser les paramètres quantitatifs des générateurs (position, orientation, grandeur et décours temporel des "dipôles de courant équivalents") à l'origine des activités électriques recueillies sur le scalp.

Nous présenterons ci-dessous l'apport des données MEG et PE intracrâniens à l'étude du traitement des mots et des visages, avant de décrire plus précisément les différentes composantes électrophysiologiques de surface associées aux différents niveaux d'analyse des mots et des visages.

3.1 Etudes par la magnéto-encéphalographie (MEG)

A la différence de l'EEG qui reflète la propagation sur le scalp des flux de courants synaptiques extracellulaires, la MEG est sensible aux flux de courants synaptiques intracellulaires.

Cette différence rend ces deux techniques d'enregistrement complémentaires au niveau de leur sensibilité à l'orientation et à la profondeur des dipôles à l'origine des patterns d'activités observés sur le scalp. Malgré la résolution spatiale assez fine de la MEG (de l'ordre de 3 mm), la topographie des champs magnétiques recueillis sur le scalp ne permet pas encore d'inférer sans ambiguïté la localisation des populations neuronales

à l'origine de telles activités. En effet, à un pattern d'activité donné peut correspondre un nombre infini de solutions possibles. Par ailleurs, la MEG est peu sensible aux flux de courants à orientation radiale. Ainsi, les activités issues de nombreuses régions cérébrales, telles que les gyri corticaux externes, ne peuvent être détectées par la MEG (Hari et Lounasmaa, 1989; Dale et Sereno, 1993; pour revue, Halgren et coll., 1995; Kutas et Dale, 1997; Pernier et Bertrand, 1997). Malgré l'intérêt que présente cette technique, les données recueillies en MEG restent limitées comparativement aux enregistrements électrophysiologiques en raison des contraintes plus lourdes (coût et installation) pour le système d'acquisition MEG que pour celui des PE.

Les quelques études MEG menées sur les processus langagiers ont examiné le traitement des mots ou des pseudo-mots présentés isolément en modalité visuelle et/ou auditive, mais aucune, à notre connaissance, n'a encore examiné les processus langagiers impliqués dans l'analyse phrastique. Il a par exemple été montré qu'une tâche de perception visuelle de mots entraînait une succession de composantes temporellement et topographiquement dissociées sur le scalp : un premier pattern d'activité maximum sur les régions occipitales bilatérales vers 100 ms après le début de la présentation du stimulus verbal, un second pattern entre 100 et 350 ms sur les régions temporales inférieures gauches, et des activités tardives entre 300 ms et 800 ms sur les régions temporo-pariétales gauches. Les tâches de perception auditive de mots et de génération de verbes ont été associées à des activations sur les régions temporales bilatérales (cortex auditifs primaire et secondaire), ces patterns présentant toutefois une variabilité spatiale importante entre les sujets (Breier et coll., 1998).

Il a également été montré qu'une tâche de prononciation silencieuse de mots génèrait des champs magnétiques sur des régions temporales antérieures de l'hémiscalp droit (Eulitz et coll., 1994; pour revue Kutas, 1999).

Les études MEG menées sur les processus de perception faciale ont permis de mettre en évidence un ensemble de zones corticales sélectivement activées au cours de tâches de visualisation passive de visages. Comparativement à d'autres catégories de stimuli (mains, visages ou corps d'animaux, objets manufacturés, dessins géométriques, points, etc.), il a été montré que la classe des visages génèrait des patterns d'activité significativement plus importants sur les régions occipito-temporales du scalp (Lu et coll., 1991; Sams et coll., 1997; Linkenkaer-Hansen, et coll., 1998; Swithenby et coll., 1998; Halgren et coll., 2000; Liu et coll., 2000). Ces activités apparaissent approximativement 170 ms après le début de la stimulation (M170). L'onde M170 s'est révélée insensible aux changements des caractéristiques physiques des stimuli faciaux (photographies en couleur ou en noir et blanc), ainsi qu'au genre, à l'expression faciale et à la répétition des visages (Halgren et coll., 2000). En revanche, il a été montré qu'elle était sensible à l'orientation des visages intacts ou dégradés (Linkenkaer-Hansen, et coll., 1998; Liu et coll., 2000). Les sources neuronales à l'origine de la composante M170 ont été localisées dans les gyri fusiformes, ou à proximité dans les gyri temporaux inférieurs. Malgré une grande variabilité des réponses entre les sujets, une prédominance hémisphérique droite a été observée pour le traitement des stimuli faciaux. Certains auteurs supposent que cet avantage hémisphérique droit est associé au type de tâche utilisé : une visualisation passive serait en effet favorable à une analyse globale des traits faciaux, et impliquerait

davantage l'hémisphère droit. Cette composante magnétique est supposée refléter sur le scalp la détection de patterns faciaux ; son rôle fonctionnel a été comparé à celui de la composante électrophysiologique N170 (voir paragraphe ultérieur sur les composantes électrophysiologiques de surface associées au traitement des visages).

Certaines études MEG ont montré l'existence de composantes magnétiques plus précoces, sensibles à certains types de traitements faciaux. Linkenkauer-Hansen et collaborateurs (1998) ont par exemple montré qu'une composante, maximale vers 120 ms, était sensible à l'orientation des visages (réponse amplifiée pour des visages présentés à l'envers). Un pattern d'activités encore plus précoce, autour de 30-60 ms après le début de la stimulation, a été sélectivement observé pour la catégorie des visages (comparativement à des tasses et des ensembles de points sans signification) au cours d'une tâche de comparaison de paires de stimuli impliquant la mémoire de travail. Cette activité précoce a été enregistrée sur une large région occipito-pariétale droite, laissant supposer des sources neuronales profondes probablement situées dans des structures thalamiques, telles que le pulvinar (Braeutigam et coll., 2001). Le fait que ce pattern d'activité ait également été observé, mais plus faiblement pour une autre catégorie d'objets significatifs (tasses), et n'ait pas été enregistré pour des stimuli sans signification (ensembles de points) conforte l'idée selon laquelle ces réponses seraient associées à des mécanismes d'encodage d'objets significatifs indépendants des processus de maintien en mémoire de travail. Ces résultats suggèrent l'existence de voies d'analyse visuelle rapides entre le cortex strié, ou le pulvinar et/ou le corps géniculé latéral, et les régions extra-striées. Des données supplémentaires, recueillies en MEG, ont par ailleurs montré l'implication des régions bilatérales temporo-frontale et temporale médiane (régions hippocampique et parahippocampique) dans les processus de maintien en mémoire à long terme des visages, comparativement aux processus de maintien en mémoire à court terme et aux processus de perception faciale (Leveroni et coll., 2000).

Bien que les données MEG soient encore trop peu nombreuses pour tirer des conclusions générales sur la dynamique spatio-temporelle des processus langagiers, elles constituent une base de données complémentaire à celle issue des enregistrements électrophysiologiques intracrâniens et de surface.

3.2 Etudes électrophysiologiques intracrâniennes

Les enregistrements de PE intracrâniens sont effectués chez des patients souffrant de crises épileptiques pharmaco-résistantes porteurs d'électrodes implantées chroniquement pour localiser les foyers épileptogènes avant une intervention chirurgicale. Les électrodes comportent plusieurs plots conducteurs pénétrant à l'intérieur du cerveau (enregistrements profonds), ou sont disposées en grilles à la surface du cortex (enregistrements corticaux). Ces enregistrements présentent donc l'avantage d'avoir une très bonne résolution temporelle et spatiale, leur inconvénient étant qu'ils ne permettent qu'une exploration limitée des sites corticaux aux lieux d'implantation des électrodes. Par ailleurs, étant donné le nombre restreint d'électrodes implantées chez chaque patient, il est nécessaire de réunir des données de plusieurs sujets implantés dans les mêmes régions corticales avant de pouvoir prétendre à un échantillonnage exhaustif des réponses enregistrées dans les régions cérébrales concernées. Malgré ces contraintes,

les enregistrements intracérébraux apportent des informations complémentaires fondamentales pour confirmer l'existence de générateurs hypothétiques, identifier d'éventuelles coactivations n'ayant pas de propagation sur le scalp, et pour procéder à une étude très fine de la chronométrie des activations cérébrales. Pour ces multiples raisons, les enregistrements électrophysiologiques intracrâniens dépendent étroitement des études préalablement effectuées sur le scalp, ces études ayant conduit à l'identification de composantes reconnues. Lorsqu'il existe une correspondance entre un PE intracrânien et un PE de surface, ces deux composantes peuvent alors être interprétées comme étant identiques et sous-tendant un même processus cognitif (pour revue, Halgren et coll., 1995).

Le rôle fonctionnel du lobe temporal inférieur a été précisé au cours d'enregistrements intracérébraux profonds ou corticaux via des paradigmes de visualisation passive manipulant différentes catégories de stimuli verbaux et non-verbaux (Allison et coll., 1993, 1994a, b; Nobre et coll., 1994).

Les résultats ont conforté l'existence d'une mosaïque de régions discrètes, anatomiquement distinctes à l'intérieur de la voie visuelle ventrale, chacune étant fonctionnellement spécialisée dans le traitement d'une catégorie de stimuli visuels. Plus particulièrement, il a été mis en évidence une ségrégation anatomique et fonctionnelle du traitement de certaines catégories de stimuli socialement importants, tels que les mots et les visages.

En effet, une composante négative bilatérale, très ample, avec un pic de latence vers 200 ms (N200) a été enregistrée sélectivement pour différents types de stimuli verbaux (mots, pseudo-mots prononçables et non-mots non-prononçables) dans deux régions discrètes du gyrus fusiforme postérieur (Figure 34). Cette composante pourrait refléter l'encodage perceptuel des stimuli langagiers correspondant à une intégration des caractéristiques visuelles des lettres et des groupes de lettres en un percept unifié représentant un mot. Ces mécanismes correspondraient davantage à un traitement pré-lexical des stimuli verbaux quels qu'ils soient. Il a par ailleurs été montré que ces deux portions discrètes du gyrus fusiforme postérieur ne répondaient pas à d'autres classes de stimuli visuels complexes, tels que des patterns colorés ou des visages, permettant ainsi de suggérer l'existence de "modules" de traitement spécifiques pour la catégorie des mots. Si le traitement des couleurs implique une autre portion distincte du gyrus fusiforme postérieur, celui des nombres semble être sous-tendu par des zones corticales recouvrant partiellement celles impliquées dans le traitement des stimuli langagiers (Lüders et coll., 1991; Allison et coll., 1993, 1994a; Halgren et coll., 1994a; Nobre et coll., 1994; McCarthy et coll., 1995; Nobre et McCarthy, 1995; Allison et coll., 1996).

Le traitement des visages, en revanche, semble impliquer des régions discrètes situées dans les gyri fusiforme postérieur et temporal inférieur droit et gauche, ces régions étant anatomiquement séparées de celles impliquées dans le traitement des mots (Allison et coll., 1994a,b; Nobre et coll., 1994; McCarthy et coll., 1995; Allison et coll., 1996, 1999; Figure 34).

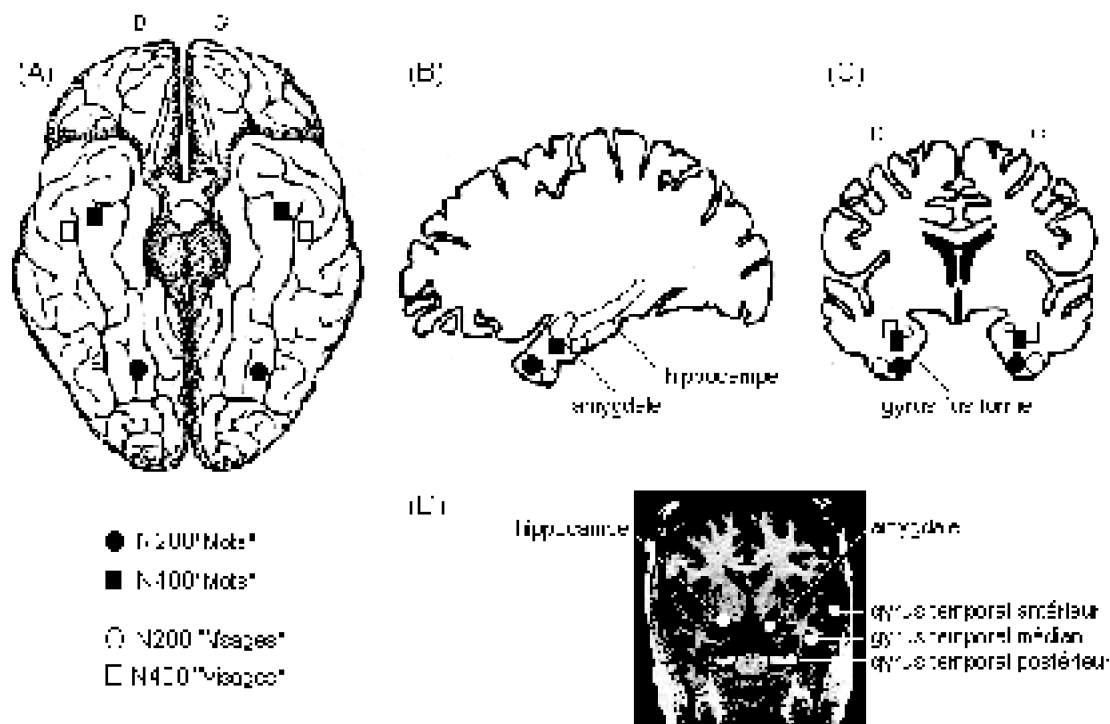


Figure 34. Localisation sur une vue de la surface inférieure du cerveau (A), et sur des vues sagittale (B) et coronale (C) du cortex, des principales composantes électrophysiologiques intracrâniennes (N200 et N400) associées au traitement des mots et à celui des visages. (D) Image IRM d'un patient implanté dans le lobe temporal, illustrant approximativement la localisation des différents sites d'enregistrements évoqués (d'après Nobre et coll., 1994; McCarthy et coll., 1995).

Les enregistrements intracérébraux chez de nombreux patients ont montré que, seule la catégorie des visages, comparativement à d'autres catégories d'objets visuels complexes vivants ou non-vivants, telles que des voitures, des fleurs ou des papillons, génère une composante négative, très ample, également maximale vers 200 ms (N200), dans certaines régions discrètes du cortex visuel extra-strié inférieur. Ces résultats laissent supposer l'existence, dans la voie inféro-temporale, de "modules" de traitement visuel spécifiques pour la classe des visages, ces modules étant intercalés parmi d'autres "modules", anatomiquement et fonctionnellement distincts, spécialisés dans le traitement des mots et des nombres.

Les différentes études électrophysiologiques intracrâniennes n'ont pas réussi à montrer l'existence de substrats neuroanatomiques distincts spécialisés dans l'analyse visuelle d'autres catégories d'objets animés ou non, excepté toutefois la catégorie des mains (Allison et coll., 1994a, 1994b; Nobre et coll., 1994; Allison et coll., 1999; McCarthy et coll., 1999). Ces différentes composantes N200 se sont révélées insensibles aux caractéristiques physiques élémentaires des stimuli (couleur, taille, contraste) ainsi qu'aux contextes de présentation (répétition, amorçage sémantique, apprentissage, mémorisation, charge émotionnelle). Des résultats complémentaires ont montré que l'amplitude de l'onde N200, spécifique au traitement des visages, était plus importante (1)

pour des visages présentés à l'endroit que pour des visages présentés à l'envers, (2) pour des vues de face et de trois-quarts que pour des vues de profil, et (3) pour des visages avec un regard direct que pour des visages avec un regard détourné. Des régions répondant préférentiellement aux parties internes des visages, en particulier aux yeux, ont par ailleurs été localisées dans le cortex occipito-temporal ventral, à proximité des zones corticales spécialisées dans le traitement des visages entiers (Nobre et coll., 1994; McCarthy et coll., 1999; Puce et coll., 1999).

Des composantes plus tardives, positives ou négatives selon la nature des enregistrements électrophysiologiques effectués (profonds ou corticaux), ont été observées dans la portion antérieure de ce même gyrus. Contrairement aux composantes plus précoces (N200), généralement associées à un encodage structural des stimuli, ces composantes tardives reflèteraient davantage des processus de traitement sémantique plus profonds. Une composante bilatérale, très ample, a notamment été enregistrée vers 400 ms dans différents sites du lobe temporal médian antérieur spécifiquement pour la classe des mots (Nobre et coll., 1994; McCarthy et coll., 1995; Nobre et McCarthy, 1995). L'amplitude de cette composante tardive (P/N400) était plus grande pour la classe des mots véhiculant un contenu sémantique que pour celle des mots ayant une fonction grammaticale, et absente pour la classe des non-mots orthographiquement illégaux.

Étant donné la proximité des sites d'enregistrements avec le cortex entorhinal, incluant l'hippocampe et l'amygdale, les auteurs ont associé cette composante à des processus de reconnaissance impliquant la mémoire et un accès au sens des mots et/ou aux informations contextuelles qui leur sont associées (valence émotionnelle, fonction, etc.). Ces hypothèses ont été confortées par des résultats complémentaires provenant de stimulations électriques corticales (Ojemann, 1978, 1983; Ojemann et coll., 1988; Fried et coll., 1982; pour revue, Ojemann, 1994).

Différents complexes de PE tardifs ont été décrits à des latences variables dans des conditions de perception passive de visages : P290-P350-N700 (Allison et coll., 1999; Puce et coll., 1999), et N310-N430-P630 (Halgren et coll., 1994a). Il a été montré que les composantes P290 et N700 étaient sensibles aux phénomènes d'amorçage sémantique ainsi qu'à la dimension de familiarité des visages, la composante P350 étant sensible aux effets de répétition et d'influence top-down. Une diminution de l'amplitude des composantes N310 et N430 a également été observée lorsque les visages étaient répétés, celle de l'onde P630 étant, en revanche, augmentée par des phénomènes d'habituation. Ces données associées à d'autres résultats issus d'études impliquant à la fois de nouvelles conditions d'enregistrements (implantation d'électrodes dans d'autres régions cérébrales) et de nouveaux paradigmes expérimentaux (tâches actives de reconnaissance de visages familiers ou nouvellement appris, et d'expressions faciales) ont permis de mettre en évidence l'implication de différentes régions du cortex temporal médian (partie limbique) et du cortex frontal dans les différents niveaux de traitement facial. Les structures limbiques (amygdale et hippocampe) et certaines parties néocorticales du cortex temporal seraient impliquées dans les processus de reconnaissance des visages familiers, de récupération d'informations sémantiques en mémoire à long terme, ainsi que dans le traitement des expressions faciales et du genre (Ojemann et coll., 1992; Seeck et coll. 1993; Halgren et coll., 1994a, 1994b; Seeck et

coll., 1995; Holmes et coll., 1996; Fried et coll., 1997; Seeck et coll., 1997a).

Le cortex frontal, incluant les régions dorso-latérale et préfrontale inférieure, ainsi que le gyrus cingulaire, serait, en revanche, davantage impliqué dans des processus attentionnels de maintien des représentations en mémoire de travail, ces processus n'étant par ailleurs pas spécifiques à une catégorie d'objets (Seeck et coll., 1993; Halgren et coll., 1994b; Seeck et coll., 1995; Barcelo et coll., 2000; MArinkovic et coll., 2000; Vignal et coll., 2000).

Les composantes intracrâniennes ont généralement été enregistrées bilatéralement (lorsque l'implantation le permettait) avec des amplitudes et des latences similaires dans les deux hémisphères. Précisons toutefois que dans de telles conditions d'enregistrement, il est rare de disposer d'électrodes implantées symétriquement dans les deux hémisphères chez un même patient, rendant de ce fait difficile l'exploration des asymétries fonctionnelles cérébrales.

3.3 Etudes électrophysiologiques de surface

Les potentiels évoqués (PE) enregistrés à la surface du scalp reflètent les flux de courants extracellulaires cérébraux enregistrés en réponse à une stimulation sensorielle répétée un grand nombre de fois. Les PE, généralement constitués d'une succession d'ondes positives et négatives, se dissocient des activités électriques cérébrales spontanées, considérées comme du "bruit de fond", par le moyennage des séquences d'activités électroencéphalographiques (EEG) synchronisées sur la présentation du stimulus. La succession des composantes évoquées (qui peuvent se chevaucher dans les ondes observées) est étroitement liée aux différentes étapes de traitement de l'information, allant des étapes purement sensorielles aux niveaux d'intégration les plus élevés. Chaque onde est caractérisée par une latence, une polarité, une topographie sur le scalp, et varie en fonction de nombreux facteurs dépendants de la stimulation et/ou du sujet (états internes, tâches effectuées, etc.).

Si les PE présentent une excellente résolution temporelle, leur résolution spatiale, en revanche, est relativement faible au regard des techniques d'imagerie fonctionnelle cérébrale hémodynamiques. En effet, les signaux électriques générés par une structure particulière du cerveau se propagent à travers différents milieux conducteurs et sont recueillis, déformés, à la surface du scalp. L'identification de la localisation des générateurs cérébraux à l'origine des PE est donc difficile, même s'il existe différentes techniques qualitatives d'analyse cartographique (distribution des champs de potentiels et des densités de courant radial du scalp), ainsi que des techniques quantitatives de modélisation dipolaire (voir le chapitre de méthodologie générale). Il est alors très intéressant de pouvoir comparer les PE de surface avec ceux recueillis directement à la surface du cortex ou avec les enregistrements MEG, et de confronter ces résultats à ceux issus des enregistrements TEP et IRMf. Seront exposées au cours de ce paragraphe les différentes composantes électrophysiologiques enregistrées à la surface du scalp, associées (1) à des mécanismes précoces de traitement de l'information visuelle, (2) au traitement du langage, et (3) à l'analyse des stimuli faciaux. L'onde P300 sera également brièvement présentée à la fin de ce paragraphe.

3.3.1 Composantes précoces associées au traitement visuel

Les potentiels évoqués visuels 'classiques' sont caractérisés par des composantes électrophysiologiques relativement précoces se chevauchant parfois dans les ondes observées : C1 (50-80 ms), P1 (75-110 ms), N1 (120-180 ms) et P2 (200-250 ms). Ces réponses visuelles étant sensibles à la taille, la luminosité, la couleur, la fréquence spatiale, l'orientation et/ou le contour des stimuli, elles ont été associées à des processus d'analyse sensorielle reposant sur les caractéristiques physiques des stimuli (Harter et Previc, 1978; Harter et coll., 1979; Harter et Guido, 1980; Wastell et Kleinman, 1980; Harter et coll., 1982; Buchner et coll., 1997; Schendan et coll., 1998; pour revue, Hillyard et Kutas, 1983; Harter et Aine, 1984; Clark et coll., 1995).

L'objet de ce paragraphe ne concernera toutefois pas ces composantes sensorielles 'classiques' associées à des traitements perceptuels de bas niveau, mais des composantes précoces, avec des latences inférieures à 150 ms après le début de la stimulation, pouvant être associées à des processus de traitement visuel hautement sophistiqués. Comme nous l'avons évoqué au cours du chapitre introductif sur la perception visuelle des objets complexes, de nombreuses études ont mis en évidence chez le singe l'existence de neurones, dans le lobe temporal du cortex, capables de répondre sélectivement à des stimuli complexes, tels que des visages, avec des latences de seulement 100 ms (parfois moins) après la présentation du stimulus. Ces observations suggèrent l'existence de mécanismes de catégorisation visuelle très rapides et hautement performants, basés sur des traitements essentiellement de type "feed-forward" et largement indépendants des processus attentionnels.

Cette rapidité d'analyse a également pu être mise en évidence chez l'Homme pour différentes catégories de stimuli visuels complexes, incluant des scènes naturelles, des visages et des mots. La première étude ayant montré une telle efficacité de traitement du système visuel a été réalisée par Thorpe et collaborateurs (1996). Au cours d'une tâche de catégorisation visuelle sur des photographies de scènes naturelles complexes présentées pendant seulement 20 ms, il a été montré que les sujets étaient capables de détecter la présence d'un animal avec un temps de réaction comportemental parfois inférieur à 250 ms, même si l'image n'avait jamais été vue auparavant. Les mesures comportementales ne permettent toutefois pas de dissocier le temps de traitement visuel de l'image du temps nécessaire à l'exécution de la réponse. Les enregistrements électrophysiologiques, en revanche, permettent d'obtenir des informations sur le déroulement temporel des processus d'analyse visuelle, indépendamment des processus de préparation à la réponse motrice. Les réponses aux images ne contenant pas d'animal (essais 'no-go') ont ainsi pu être dissociées, dès 150 ms après le début de la stimulation, de celles en contenant.

Ces observations ont été répliquées dans des études ultérieures (Fabre-Thorpe et coll., 2001; VanRullen et Thorpe, 2001; pour revue, Thorpe, 1995). Des effets différentiels à des latences similaires, c'est-à-dire autour de 150 ms, ont également été mis en évidence pour d'autres types de stimuli visuels complexes. Une composante positive bilatérale (P150), largement distribuée sur le scalp et maximale au vertex a en effet été sélectivement enregistrée pour des stimuli langagiers (mots et pseudo-mots) et

non-langagiers (visages), comparativement à d'autres catégories d'objets (Schendan et coll., 1998; Skrandies, 1998).

Des effets de catégorisation visuelle rapide à des latences encore plus précoces ont pu être observés chez l'Homme pour des stimuli faciaux dans des tâches de reconnaissance ou de jugement d'expression. Par exemple, des réponses différentielles, maximales sur les électrodes centro-pariétales, ont été enregistrées dès 50 ms (50-90 ms) entre les catégories de visages connus et inconnus (Seeck et coll., 1997). Cependant, bien que des effets similaires aient été observés par George et collaborateurs (1997), ils n'ont pas été associés, comme dans l'étude précédente, à des processus rapides de reconnaissance faciale, mais à des phénomènes de répétition (Debruille et coll., 1998). Enfin, une étude récente a montré l'existence de réponses électrophysiologiques différentes, dès 80-116 ms sur l'hémiscalp droit, et 104-160 ms sur l'hémiscalp gauche, pour des visages émotionnellement agréables *versus* désagréables (Pizzagalli et coll., 1999).

Ces composantes électrophysiologiques recueillies sur le scalp autour de 150 ms, et même parfois bien avant, confortent l'existence de mécanismes de catégorisation visuelle très rapides chez l'Homme. Ces observations n'ont toutefois été mises en évidence que pour des classes de stimuli présentant un certain avantage "éthologique" associé à une fréquence élevée d'apparition des stimuli, ou bénéficiant d'un apprentissage préalable (Schendan et coll., 1998).

Si l'on suppose qu'un des rôles du système visuel est d'extraire les quelques éléments essentiels qui résument une image et qui permettront son identification ultérieure, il est possible d'envisager que ces composantes très précoces reflètent des mécanismes de détection perceptuelle hautement sophistiqués permettant une catégorisation rapide des stimuli via une extraction globale des différences les plus saillantes. Ces mécanismes reposeraient sur l'existence de voies visuelles extrastrées parallèles à la voie géniculo-striée et/ou l'existence d'un mode de transmission asynchrone des informations impliquant qu'à chaque relais l'information visuelle nécessaire et suffisante pour effectuer de telles catégorisations soit véhiculée par les neurones qui déchargent les plus vite (Thorpe, 1995; VanRullen et Thorpe, 2001).

3.3.2 Composantes associées au traitement des mots (N200-N400-P600)

Les études conduites en imagerie fonctionnelle cérébrale hémodynamique, bien qu'ayant largement contribué à spécifier les substrats neuroanatomiques impliqués dans les différents aspects des traitements langagiers, n'ont toutefois pas apporté d'informations sur le déroulement temporel de ces différents processus. Les enregistrements électrophysiologiques de surface, récemment enrichis des analyses topographiques des champs de potentiels et des densités de courant à la surface du scalp, ont permis d'examiner le déroulement temporel des différents processus langagiers. La reconnaissance visuelle d'un mot écrit, présenté dans le contexte d'une phrase ou isolément au sein d'une liste implique généralement différents niveaux d'analyse, dont un niveau orthographique au cours duquel les informations visuelles contenues dans les traits constitutifs des lettres sont intégrées pour former un pattern orthographique unifié, un niveau lexical au cours

duquel la représentation phonologique des mots est activée, et un niveau sémantique permettant d'accéder au sens du mot. Il est par ailleurs possible d'isoler un niveau d'analyse phonético-phonologique lorsque l'attention du sujet est dirigée vers les caractéristiques phonétiques des mots, comme dans les tâches de jugement de rime (pour revue, Rayner et Pollatsek, 1989; Posner et Carr, 1992).

Trois principales familles de composantes électrophysiologiques, enregistrées à la surface du scalp, ont été associées aux différents niveaux de traitement linguistique : les composantes "N200", "N400" et "P600".

Des déflexions négatives vers 200 ms après le début de la stimulation (N200) ont été observées dans un large éventail de conditions expérimentales manipulant du matériel verbal et non-verbal (Simson et coll., 1976, 1977; Polich et coll., 1981; Näätänen et coll., 1982; Stuss et coll., 1983; Bentin et coll., 1985; Rugg, 1987), et associées à des processus variés comme la détection d'une discordance, ou un traitement inter-catégoriel. Il a été ultérieurement possible, grâce à l'analyse topographique des PE couplée aux résultats des études TEP, de dissocier dans cette famille de composantes une réponse spécifique au traitement linguistique (pour revue, Hillyard et Kutas, 1983; Ritter et coll., 1983, 1984). L'onde N200, maximale sur les régions occipito-temporales gauches, a été décrite comme le reflet sur le scalp des mécanismes sous-tendant une analyse visuelle des patterns orthographiques (Lovrich et coll., 1986; Kutas et King, 1995; Rudell et Hua, 1995; Abdullaev et Posner, 1998; Posner et coll., 1999).

Les traitements langagiers de plus niveau ont été associés à une seconde famille de composantes négatives (N400), très largement étudiée (Figure 35). L'onde N400 a été initialement observée par Kutas et Hillyard (1980a, 1980b) en réponse à un mot sémantiquement incongru placé en fin de phrase. Cette onde a été associée à des processus d'intégration sémantique post-lexicaux, quelle que soit la modalité de présentation des stimuli verbaux, c'est-à-dire visuelle ou auditive (McCallum et coll., 1984; Kutas et coll., 1987; pour revue, Kutas et Van Petten, 1988; Bentin, 1989; Halgren, 1990; Rugg, 1990; Brown and Hagoort, 1993; Rugg et Doyle, 1994; Van Petten et coll., 1999). Cette composante négative tardive varie en fonction de nombreux facteurs. Il a par exemple été montré que l'amplitude de l'onde N400 était d'autant plus grande que le degré d'incongruité sémantique du mot était élevé (Kutas et Hillyard, 1984; Kutas et coll., 1984; Kutas et Hillyard, 1989; Kutas, 1993; Van Petten, 1993; Bentin et coll., 1995).

Des études ont par ailleurs indiqué que l'onde N400 pouvait être générée par des mots ou des pseudo-mots présentés en dehors du contexte phrastique, c'est-à-dire dans des listes (Bentin et coll., 1985; Holcomb, 1986; Bentin, 1987a, 1987b; Rugg et Naguy, 1987; Holcomb et Neville, 1990; Kutas et Van Petten, 1990; Bentin et coll., 1993; Praamstra et coll., 1994; Chwilla et coll., 1995; Van Petten, 1995).

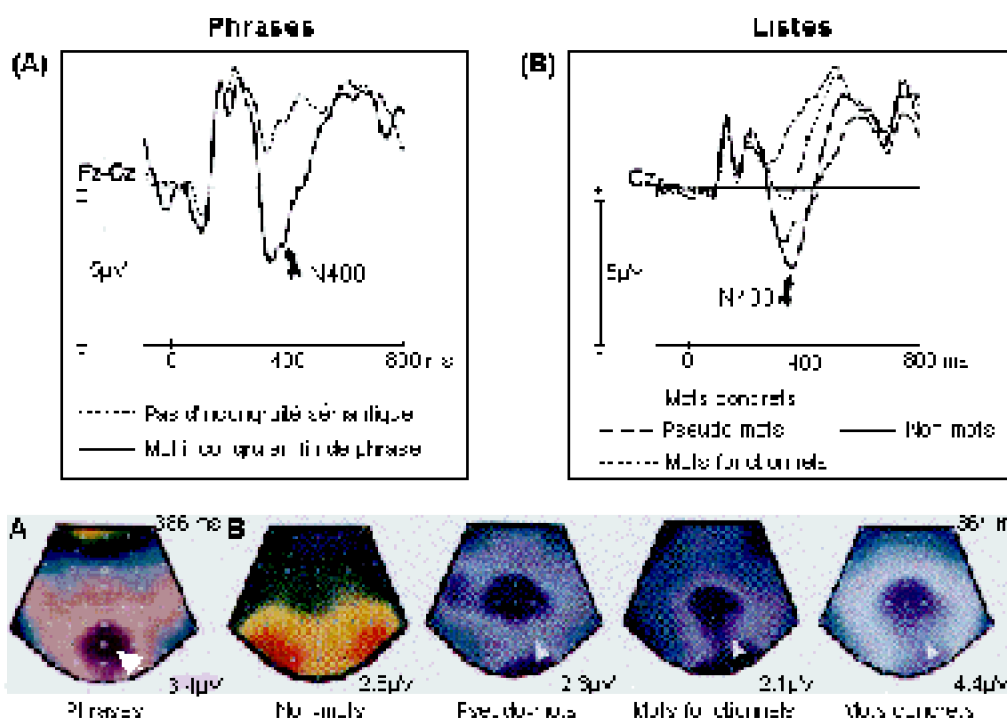


Figure 35. Distributions sur le scalp des composantes N400. Ces négativités ont été enregistrées, vers 400 ms après le début de la stimulation, en réponse à des incongruités sémantiques dans des phrases (A) ou dans des listes de mots (B). La distribution de l'onde N400 varie en fonction du contexte : elle est maximale sur les régions centro-pariétales pour des mots incongrus placés en fin de phrase, et sur des régions plus antérieures du scalp, fronto-centrales, pour les différentes classes de mots (mots concrets, pseudo-mots, mots fonctionnels) présentés isolément dans des listes. Notons que les non-mots ne génèrent pas d'onde N400 (d'après Nobre et McCarthy, 1994).

Les pseudo-mots, dans des tâches d'amorçage sémantique, peuvent également engendrer une onde N400 avec une amplitude similaire ou parfois plus importante que celle produite par des mots.

Les non-mots, orthographiquement et phonologiquement illégaux, en revanche, n'engendrent pas d'onde N400. L'absence de cette composante pour les non-mots suggère qu'elle ne reflète pas, contrairement à l'onde N200, des mécanismes de traitement visuel des lettres, mais plutôt des processus de recherche lexico-sémantique à un niveau d'analyse plus conceptuel. La composante N400 ne semble par ailleurs pas spécifique aux stimuli verbaux puisqu'il a été montré qu'elle était également générée par d'autres catégories de stimuli sémantiquement représentatifs, tels que des dessins (Campbell et coll., 1987; Barrett et Rugg, 1990; Nigam et coll., 1992; Holcomb et McPherson, 1994; Ganis et coll., 1996; Federmeier et Kutas, 2001), des photographies d'objets (McPherson et Holcomb, 1999), des visages (Barrett et Rugg, 1989; Bentin et McCarthy, 1994; Bobes et coll., 1994; Jemel et coll., 1999; Chaby et coll., 2001), des sons écologiques (Chao et coll., 1995; Van Petten et Rieffers, 1995), et même des odeurs (Grigor et coll., 1999; Sarfarazi et coll., 1999).

Si ces observations suggèrent l'existence d'un lexique sémantique commun pour

toutes les catégories de stimuli signifiants, l'analyse de la distribution sur le scalp de ces différentes négativités, enregistrées vers 400 ms après le début de la stimulation, indique des variations, d'une part entre les types de stimuli (verbaux vs non-verbaux), d'autre part à l'intérieur de la classe des mots (concrets vs abstraits) et en fonction du contexte de présentation (listes vs phrases). Les incongruités sémantiques observées dans des phrases engendrent des composantes N400 caractérisées par des distributions centro-pariétales, le plus souvent bilatérales, mais également parfois légèrement latéralisées à gauche (Kutas et Hillyard, 1982; Kutas et coll., 1988; Curran et coll., 1993; pour revue, Kutas et Van Petten, 1990). En revanche, les mots présentés isolément, les mots concrets représentant des objets vivants ou non-vivants, ou encore les dessins et les photographies génèrent des négativités plus antérieures sur le scalp, avec des maxima sur les sites frontaux et centraux (Bentin et coll., 1985; Bentin, 1987; Van Petten et Kutas, 1991; McCarthy et Nobre, 1993; Kounios et Holcomb, 1994; Nobre et McCarthy, 1994; Snyder et coll., 1995; Thierry et coll., 1998; Holcomb et coll., 1999; Posner et coll., 1999).

Ces données vont plutôt dans le sens de l'existence d'un vaste réseau sémantique polymodal, anatomiquement distribué sur plusieurs aires corticales situées dans une large région centro-pariéto-frontale, et mettant à contribution les deux hémisphères avec toutefois un rôle prépondérant de l'hémisphère gauche (pour revue, Kutas et Federmeier, 2000).

Si les violations linguistiques de nature sémantique génèrent des négativités vers 400 ms, celles de nature syntaxique engendrent des composantes plus tardives appartenant à la troisième grande famille de PE de surface associés au traitement des mots, les composantes "P600". Des études récentes ont montré que plusieurs types d'anomalies syntaxiques, telles que des erreurs d'accord entre le sujet et le verbe, des erreurs de temps, des erreurs grammaticales portant sur le genre des pronoms personnels, ou encore des modifications au niveau de la structure interne des phrases, entraînent une large déflexion positive, entre 500 et 1200 ms après le début de la stimulation, maximale sur les régions postérieures du scalp, appelée "*P600 effect*" (Osterhout et Holcomb, 1992) ou "*syntactic positive shift*" (Hagoort et coll., 1993). Dans certains cas, cette positivité est précédée d'une négativité de type N400, plus ample sur l'hémisphère gauche que sur l'hémisphère droit (Neville et coll. 1991, 1992; Rösler et coll., 1993). Bien que le rôle fonctionnel de l'onde P600 reste encore à préciser, il est en revanche déjà clair que cette composante diffère, sur le plan neuroanatomique, de l'onde N400 (Kutas et Hillyard, 1983; Osterhout et Mobley, 1995; Osterhout et coll., 1997; Steinhauer et coll., 1999; pour revue Osterhout, 1994; Osterhout et Holcomb, 1995).

3.3.3 Composantes associées au traitement des visages (N170/VPP-N400)

Seront successivement présentées dans ce paragraphe les composantes électrophysiologiques vers 200 ms et 400 ms, respectivement associées à des traitements faciaux de nature essentiellement perceptuelle et des traitements considérés de plus haut niveau sur les visages.

Deux principales ondes, respectivement appelées "VPP" ("*Vertex Positive Potential*",

Jeffreys, 1989) ou "P2 vertex" (Bötzel et Grüsser, 1989), et "N170" (Bentin et coll., 1996; George et coll., 1996), ont été associées à des mécanismes de détection de percepts faciaux et, plus particulièrement, au module d'encodage structural des visages tel qu'il a été initialement défini dans le modèle de Bruce et Young (1986). Bien qu'apparaissant à des latences similaires entre 140 et 200 ms après l'apparition du stimulus avec un pic de latence enregistré vers 170 ms pour l'onde N170, ces deux ondes diffèrent par leur polarité et leur topographie sur le scalp : l'onde VPP correspondent à une positivité maximale sur les régions centro-pariétales et l'onde N170 à une négativité bilatérale maximale sur les régions occipito-temporales. Des études ont montré que l'apparition de l'une ou l'autre de ces ondes pouvait être liée aux conditions d'enregistrement, et plus particulièrement au choix de l'électrode de référence, l'utilisation d'une référence mastoïdienne, comparativement à une référence nasale, pouvant en effet entraîner une disparition des négativités temporales (Bötzel et coll., 1995). La plupart des études ayant examiné l'onde VPP générée par des stimuli faciaux ont par ailleurs été effectuées avec un nombre limité d'électrodes, généralement six électrodes disposées le long de l'axe fronto-occipital (Oz, Pz, Cz, Fz) et sur les régions temporales médianes (T3, T4; pour revue, Jeffreys, 1996). Ces conditions d'enregistrement restreintes pourraient en partie expliquer les premières interprétations suggérant que l'onde VPP reflète une composante spécifique du traitement facial, alors que cette dernière ne pourrait être que la contrepartie positive de négativités temporales ultérieurement mises en évidence dans des conditions d'enregistrement différentes (électrode de référence nasale et plus grand nombre d'électrodes recouvrant toute la surface du scalp). Cette hypothèse interprétative confortait par ailleurs des résultats antérieurement rapportés indiquant des activités spécifiques pour les visages, autour de 170-200 ms, maximales sur les régions temporales bilatérales (Sobotka et coll., 1984; Srebro, 1985a, 1985b).

La composante VPP a été considérée comme spécifique au traitement visuel des représentations faciales en raison d'une réponse préférentielle, mais non exclusive, à différents types de visages (photographies ou dessins de visages humains, de visages d'animaux, présentés de face, de profil ou sous d'autres vues exceptée la vue de dos, visages illusoire constitués d'éléments non-faciaux). Notons toutefois que plusieurs autres catégories d'objets vivants ou non-vivants, présentés sous forme d'images en deux dimensions (Figure 36), ont également entraîné une positivité vers 150-200 ms, maximale au vertex, seuls les patterns abstraits, non-représentatifs, n'engendrant pas d'onde VPP (Jeffreys, 1989; Jeffreys et Tukmachi, 1992). Même s'il existe une importante variabilité interindividuelle au niveau des amplitudes et des latences de l'onde VPP, en partie liée aux différences anatomiques existant entre les structures cérébrales des sujets, toutes les catégories d'objets testées ont toujours généré des ondes VPP avec des amplitudes plus faibles et des latences plus longues que celles enregistrées pour la catégorie des stimuli faciaux (Bötzel et Grüsser, 1987; Grüsser et coll., 1987; Jeffreys et Musselwhite, 1987; Bötzel et Grüsser, 1989; Bötzel et coll., 1989; Jeffreys, 1989; Grüsser et coll., 1991; Heusser et coll., 1991; Jeffreys et Tukmachi, 1992; Jeffreys, 1993). Une observation importante indique par ailleurs que l'onde VPP ne semble pas présenter de sensibilité particulière à des visages mélangés, inversés, ou encore à des stimuli faciaux réduits à leur simple contour ou à des traits internes (yeux, nez, bouche). Il a en effet été montré que ces différentes configurations faciales modifiées généraient une composante VPP

aussi ample que celle produite par des visages entiers présentés à l'endroit, seule la latence étant légèrement retardée d'environ 20 à 40 ms (Jeffreys, 1989, 1993).

Les contreparties négatives sur les régions occipito-temporales ont par la suite été plus spécifiquement associées aux processus d'encodage structural des traits faciaux (Seeck et coll., 1989, 1990; Seeck et Grüsser, 1992; Bötzel et coll., 1995; Bentin et coll., 1996; George et coll., 1996; pour revue, Bruyer, 1988; Bötzel et coll., 1989; Jeffreys, 1996).

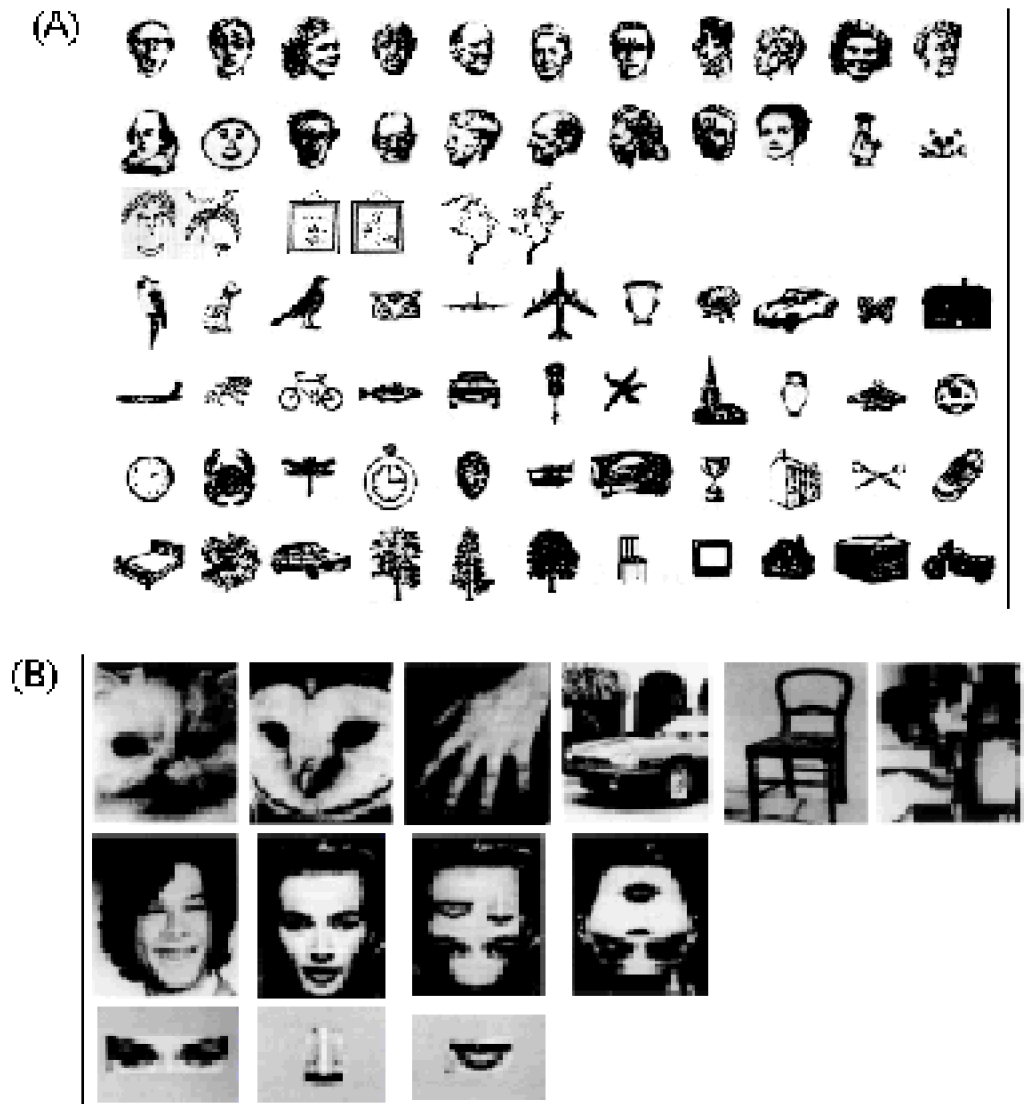


Figure 36. Exemples des différentes catégories d'objets testés pour examiner la spécificité des ondes VPP (A) et N170 (B) au traitement perceptif des visages (d'après Jeffreys et Tukmachi, 1992; Bentin et coll., 1996).

L'onde N170, maximale vers 170 ms après le début de la stimulation sous les électrodes T5 et T6, varie en fonction des configurations faciales évoquées ci-dessus (Figure 36). S'il a été montré que l'onde N170 était maximale pour des photographies de visages humains présentés à l'endroit, comparativement à des photographies de visages

d'animaux, de mains, de voitures, de mobiliers, ou encore des images "brouillées" (Figure 37), sa latence s'est révélée plus tardive pour des visages humains présentés à l'envers et certains traits faciaux internes (nez et bouche), et son amplitude plus grande pour des visages dont les traits ont été mélangés et pour des yeux présentés isolément (Bentin et coll., 1996).

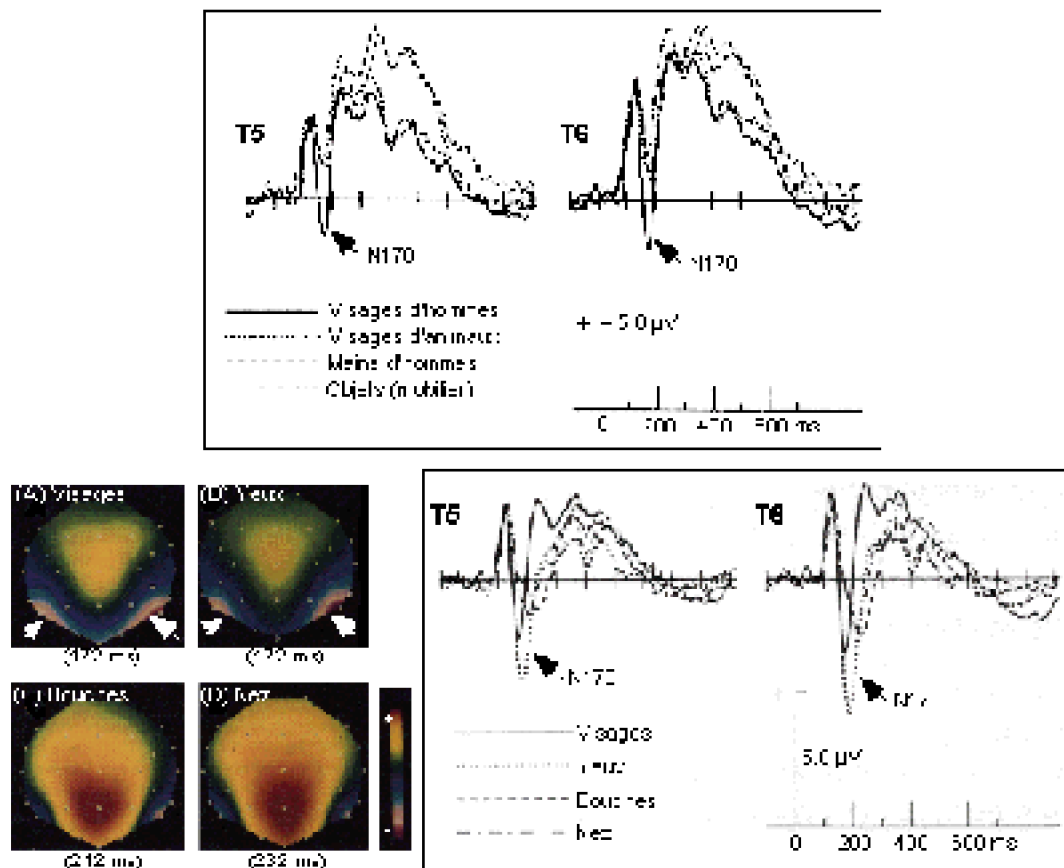


Figure 37. Distributions sur le scalp de la composante N170. Ces négativités bitemporales, plus importantes sur les régions occipito-temporales droites (voir les courbes correspondantes sous l'électrode T6) que gauches (T5), ont été enregistrées, à 172 ms pour des visages humains présentés à l'endroit (A), et des yeux présentés isolément en dehors d'un contexte facial (B). Notons que les autres traits internes faciaux, tels que la bouche (C) et le nez (D), génèrent une onde N170 d'amplitude plus faible que celle enregistrée pour les yeux et les visages entiers, respectivement à 212 et 232 ms (d'après Bentin et coll., 1996).

D'autres études ont conforté ces résultats et confirmé une prépondérance hémisphérique droite pour le traitement perceptif des visages (Bötzel et coll., 1995;

George et coll., 1996, 1997; Eimer, 1998; Bentin et coll., 1999; Taylor et coll., 1999; Campanella et coll., 2000; Eimer, 2000; Halit et coll., 2000; Puce et coll., 2000; Rossion et coll., 2000).

En résumé, la composante N170 a été interprétée comme le reflet sur le scalp de mécanismes cérébraux spécifiquement impliqués dans la détection des patterns faciaux humains, les yeux représentant un des indices de détection les plus saillants parmi les traits internes.

S'il n'est pas exclu que les ondes N170 et VPP soient la résultante sur le scalp d'activités liées à des générateurs corticaux situés au sein d'une même large région bilatérale temporale inférieure (gyri inféro-temporal et fusiforme dans la fissure occipito-temporale latérale) et médiane (amygdale et hippocampe dans les structures limbiques profondes), il est également possible que des populations neuronales différentes, mais toutes situées dans cette même large région cérébrale, soient activées préférentiellement et distinctement pour l'encodage structural des informations configurales relatives aux objets d'une part, et aux patterns faciaux d'autre part, l'activité de ces différents générateurs se traduisant sur le scalp par une modulation des amplitudes des ondes positive (VPP) et négative (N170) associées (pour revue, Jeffreys et Tukmachi, 1992; Bentin et coll., 1996; George et coll., 1996; Jeffreys, 1996).

Quelle que soit la localisation de leurs générateurs, ces composantes, relativement insensibles à l'aspect familier des visages ont été associées à une étape de détection faciale antérieure aux processus, à proprement parler, de reconnaissance et de dénomination (Bötzel et Grüsser, 1989; Jeffreys et Tukmachi, 1992; Jeffreys, 1996; George et coll., 1997; Jemel et coll., 1999; Bentin et Deouell, 2000; Séverac Cauquil et coll., 2000; Guillaume et Tiberghien, 2001; mais voir aussi Pizzagalli et coll., 2000 pour des résultats contradictoires).

Contrairement aux études ayant examiné les mécanismes électrophysiologiques sous-tendant les traitements perceptifs dits de bas niveau sur les visages, les études ayant examiné les étapes neurophysiologiques impliquées dans les processus de reconnaissance faciale n'ont pas encore permis d'aboutir à des résultats consensuels.

La composante N400, précédemment décrite pour les traitements langagiers, a également été enregistrée dans des tâches de reconnaissance faciale dans des paradigmes d'amorçage sémantique manipulant des visages familiers. Dans ce type de protocoles, il est généralement demandé aux sujets de discriminer le plus vite possible des visages connus présentés parmi des visages inconnus, les visages connus pouvant être précédés d'autres visages de personnalités publiques appartenant ou non à la même catégorie professionnelle (hommes politiques, journalistes, acteurs, sportifs, etc.) ou de visages connus recomposés. L'analyse des PE de surface a montré la présence d'une large négativité, maximale sur les aires fronto-centrales entre 300 et 500 ms et associée à une onde de type N400. Certaines études ont toutefois cherché à différencier d'un point de vue topographique l'onde N400 générée par des mots de celle produite par des visages en utilisant au sein d'un même protocole ces deux types de stimuli (Schweinberger et coll., 1994; Burgess et Gruzelier, 1997). Les résultats ont indiqué une distribution des potentiels latéralisée sur l'hémiscalp gauche pour les mots et sur

l'hémiscalp droit pour les visages.

Dans le but de mieux définir le rôle fonctionnel de l'onde N400 associée aux visages, plusieurs études ont examiné les paramètres qui pouvaient entraîner une modulation de cette composante. Il a par exemple été montré que l'amplitude de l'onde N400 générée par un visage d'homme politique célèbre était davantage réduite lorsque le visage était précédé par un visage familier d'un autre homme politique que par celui d'une célébrité appartenant à une autre catégorie sémantique (acteurs, sportifs, etc.). Ces observations ont ainsi permis d'associer cette composante tardive à des processus de recherche de nature sémantique mettant parfois en jeu des mécanismes d'inhibition pour les informations conceptuellement inappropriées (Smith et Halgren, 1987; Barrett et Rugg, 1989; Debruille et coll., 1989; Bentin et McCarthy, 1994; Bobes et coll., 1994; Debruille et coll., 1996; Jemel et coll., 1999; Chaby et coll., 2001; voir également, Koyama et coll., 1992; Tanaka et coll., 1999).

L'onde N400 ne semble en revanche pas être directement associée aux processus de maintien en mémoire de travail des visages nouvellement appris (Schweinberger et Sommer, 1991; Sommer et coll., 1991; Begleiter et coll., 1993; Hertz et coll., 1994; Begleiter et coll., 1995; Endl et coll., 1998; Paller et coll., 1999, 2000; voir également, Mecklinger et Müller, 1996; Diedrich et coll., 1997; Ranganath et Paller, 1999).

3.3.4 Onde P300

Quelle que soit la modalité sensorielle, des stimuli-cibles rares devant être détectés dans des paradigmes de type 'oddball' (comptage mental ou appui sur un bouton-poussoir) génèrent une onde positive tardive, appelée 'P3' ou 'P300'. On sait maintenant que cette onde inclut deux composantes topographiquement et fonctionnellement distinctes : une composante fronto-centrale "P3a" et une composante centro-pariétale "P3b". La composante P3a refléterait les réponses cérébrales à des événements inattendus et serait liée à des effets d'orientation attentionnelle, tandis que la composante P3b serait davantage considérée comme la résultante sur le scalp de processus de décision catégorielle effectuée par le sujet (pour revue, Donchin, 1981; Hillyard et Kutas, 1983; Verleger et coll., 1994; Polich et Kok, 1995). La signification fonctionnelle ainsi que la genèse de ces ondes restent encore mal connues. Les facteurs qui les influencent sont multiples : niveau d'éveil, état attentionnel, stratégie utilisée par le sujet, type de traitement, etc. Plusieurs études ont suggéré que la latence de l'onde P3b est un marqueur temporel de l'évaluation (encodage, reconnaissance et classification) des stimuli cibles à traiter ; elle serait par ailleurs sensible aux stratégies de traitement mises en jeu ainsi qu'à la difficulté à discriminer les stimuli cibles des stimuli non-cibles. L'amplitude de l'onde P3b serait proportionnelle à la complexité des traitements effectués (Karis et coll., 1984; Johnson et coll., 1985; Fabiani et coll., 1986; pour revue, Kutas et coll. 1977; McCarthy et Donchin, 1981; Duncan-Johnson et Donchin, 1982; Donchin et Coles, 1988).

Elle ne dépendrait en effet pas seulement des conditions expérimentales (saillance des caractéristiques physiques des stimuli, fréquence des cibles), mais également des stratégies de traitement mises en oeuvre par le sujet et des ressources attentionnelles

allouées pour effectuer correctement la tâche.

L'analyse des stimuli-cibles dans l'étude que nous avons menée sur les différents niveaux de traitement psycholinguistique conforte les hypothèses précédentes (latence de l'onde P3b liée à la durée de traitement des stimuli, amplitude liée à la complexité ou la difficulté de la tâche; Bentin et coll., 1999). Nous avons en effet observé une augmentation significative des latences de l'onde centro-pariétale P3b, entre 400 et 600 ms, en fonction des tâches, la latence la plus précoce ayant été observée pour une tâche de décision sur des critères physiques (taille des caractères), les latences les plus tardives pour des tâches de décision sémantique et lexicale. Il est ainsi apparu que la latence de la composante P300, tout comme les temps de réaction, ne reflète pas les différents niveaux de traitement, mais plutôt la complexité des tâches ainsi que le temps nécessaire pour une prise de décision (Figure 38). Nous avons par ailleurs observé une diminution significative des amplitudes de l'onde P3b en fonction du type de tâche, l'amplitude la plus importante ayant été enregistrée pour la tâche de décision de taille et la plus faible pour la tâche de décision sémantique. Ces résultats indiquent donc une corrélation inverse entre l'amplitude de l'onde P300 et le degré de complexité des tâches, et les niveaux de traitement associés à chacune d'entre elles (Figure 38).

La composante P300 pourrait également refléter sur le scalp des processus de décision réalisés, dans certaines circonstances, de façon automatique. Par exemple, une étude sur la reconnaissance des visages familiers chez un patient prosopagnosique a montré une modulation de l'amplitude et de la latence de cette onde en fonction de la catégorie des visages présentés (connus ou inconnus) bien que le patient soit incapable de reconnaître consciemment les visages familiers qui lui étaient présentés. (Debruille et coll., 1989; Renault et coll., 1989).

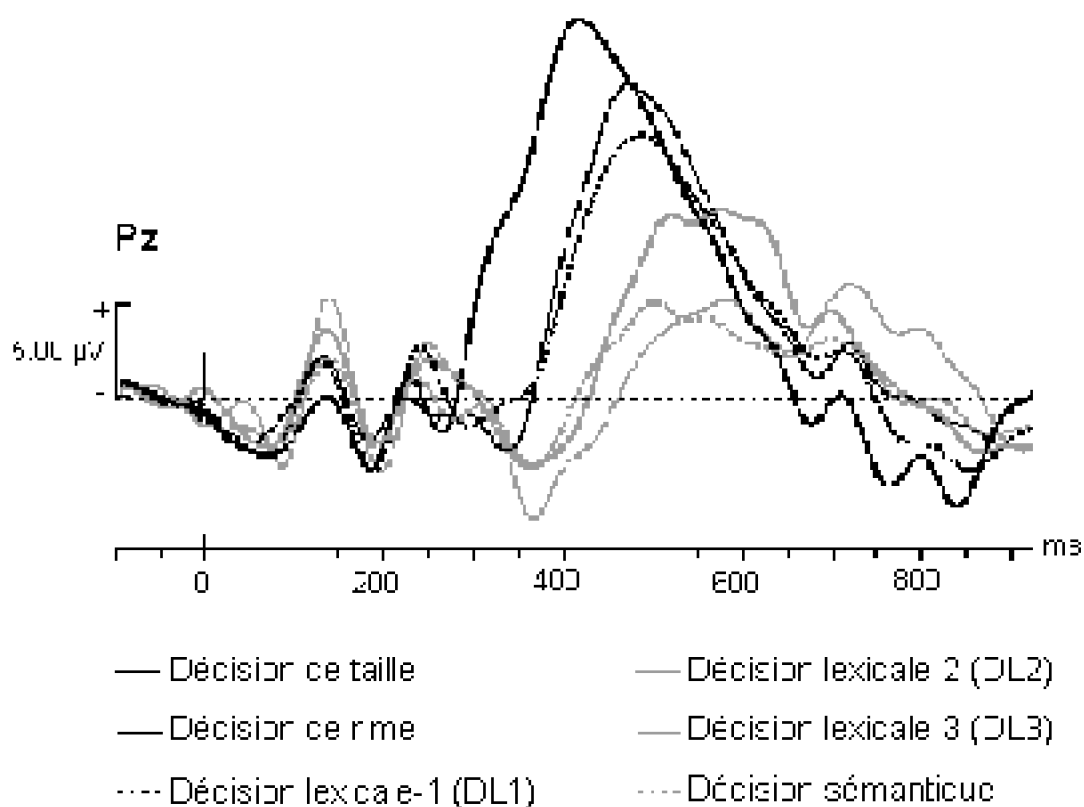


Figure 38. Réponses moyennes, enregistrées sous l'électrode Pz, évoquées par les stimuli-cibles dans six tâches de traitement psycholinguistique effectuées sur des mots isolés en présentation visuelle : une tâche de décision de taille, une tâche de décision phonétique, trois tâches de décision lexicale (DL1: Mots/Non-mots, DL2: Mots/Pseudo-mots, DL3: Pseudo-mots/Mots), et une tâche de décision sémantique. Cette figure illustre les modulations de l'amplitude et de la latence de l'onde P3b en fonction du degré de complexité des tâches et des niveaux de traitement requis (d'après Bentin et coll., 1999).

4. Conclusion et présentation de notre problématique de recherche

L'espèce humaine a su se différencier des autres espèces animales en développant des facultés de communication extrêmement sophistiquées, verbales et non-verbales, érigeant de ce fait l'Homme à un statut d'être social par excellence. Certains objets de l'environnement constituent le fondement des interactions sociales et occupent une place particulière dans les activités quotidiennes de l'Homme. Le courant naissant des neurosciences cognitives (psychologie et neuropsychologie cognitives, neurophysiologie animale et humaine) a commencé à éclairer les processus cérébraux impliqués dans différents aspects du traitement de deux catégories de ces objets éminemment pertinents pour l'Homme en raison de leur forte connotation psychosociale, à savoir les mots et les visages.

Les multiples observations dans ce domaine ont conduit à supposer l'existence de processus neurophysiologiques spécialisés dans le traitement de ces deux classes de

stimuli. La nature de cette spécialisation anatomo-fonctionnelle demeure complexe et semblerait intrinsèquement liée à la dimension sociale des stimuli langagiers et faciaux. Au-delà des propriétés physiques propres aux objets de ces deux catégories, le système cérébral humain semble avoir développé des mécanismes de traitement extrêmement performants capables d'intégrer très rapidement un grand nombre d'informations visuelles souvent très complexes.

L'objet de cette thèse est l'étude des processus électrophysiologiques impliqués dans différents aspects du traitement visuel des mots et des visages. En d'autres termes, existe-t-il un support neurophysiologique au découpage fonctionnel du traitement des mots et des visages en plusieurs opérations cognitives, comme spécifié dans certains modèles théoriques de reconnaissance visuelle (Bruce et Young, 1986; Seidenberg et McClelland, 1989) ?

Les potentiels évoqués de surface, bien que ne permettant pas de déterminer précisément les régions cérébrales impliquées dans les différents niveaux de traitement des stimuli verbaux et faciaux, constituent un outil d'étude privilégié pour examiner finement le déroulement temporel des activations cérébrales mises en jeu à différents niveaux d'analyse, et pallier la nature cumulative et statique des données issues des études TEP et IRMf.

En outre, comme la revue bibliographique l'a précédemment mentionné, il semble exister des stratégies de traitement hautement sophistiqué et extrêmement rapide pour catégoriser des classes de stimuli à forte valence sociale pour l'Homme, comme les visages. Ce phénomène constituera un point critique dans l'interprétation de nos données.

Par l'enregistrement topographique des potentiels évoqués à la surface du scalp et l'analyse des champs de potentiels et des densités de courant radial, les études menées au cours de ce travail de thèse ont tenté de répondre aux questions suivantes :

Peut-on associer des corrélats électrophysiologiques aux différentes opérations cognitives impliquées dans les processus de lecture de mots isolés et quelle est la dynamique temporelle des activations neuronales correspondantes ? Peut-on parler d'un effet de supériorité des mots ?

Les mécanismes impliqués dans l'encodage structural des visages sont-ils dissociables, sur la base d'activités électrophysiologiques séparées, de ceux mis en jeu dans le traitement des informations physiognomiques relatives au genre et à l'âge ?

Peut-on parler de stratégies de traitement automatique, spécifiquement mises en jeu pour la classe des visages ?

Chapitre 2 - Méthodologie générale

Dans ce chapitre, seuls les principes relatifs aux procédures expérimentales, à l'acquisition des signaux électroencéphalographiques (EEG), et au traitement des potentiels évoqués (PE) recueillis sur le scalp seront abordés. Les particularités et détails expérimentaux propres à chaque étude seront précisés dans le chapitre suivant.

1. Procédure expérimentale

Nous présenterons les caractéristiques générales des sujets enregistrés, et des paradigmes expérimentaux et tâches utilisés.

1.1 Sujets

Les sujets enregistrés étaient majoritairement des étudiants, âgés de 18 à 34 ans. Ils ont tous été préalablement informés de la technique d'enregistrement non-invasive utilisée et ont été rémunérés pour leur participation aux expériences. Les critères de sélection retenus étaient les suivants : être de langue maternelle française (en particulier pour la première étude consacrée au traitement des mots écrits), avoir une vision normale (avec ou sans correction), et ne souffrir d'aucun trouble neurologique ou neuropsychologique. Tous les sujets étaient droitiers.

1.2 Paradigmes expérimentaux et tâches

Dans toutes les expériences, les sujets étaient confortablement assis dans une pièce insonorisée et éclairée en lumière atténuée, à une distance d'environ un mètre d'un écran d'ordinateur, sur lequel étaient présentées les stimulations. Il leur était explicitement demandé de ne pas parler, et d'éviter les mouvements, les contractions musculaires inutiles, et les clignements des yeux pendant les séquences d'enregistrement.

Chaque expérience comportait plusieurs sessions, elles-mêmes scindées en blocs successifs de cinquante essais chacun. A la fin de chaque bloc ou session, les sujets étaient invités à faire une pause afin de se détendre. Dans toutes les expériences, la tâche des sujets était de compter mentalement des stimuli cibles (20%), présentés aléatoirement parmi des stimuli non-cibles (80%), et d'annoncer oralement, à la fin de chaque bloc, le nombre de stimuli cibles détectés (paradigme classique de type *Oddball*). Certaines sessions expérimentales étaient précédées de quelques essais d'entraînement afin d'habituer les sujets au rythme rapide de présentation des stimuli et à la tâche de détection demandée.

Dans chaque expérience, les stimuli étaient présentés fovéalement à l'intérieur d'une fenêtre rectangulaire située au centre de l'écran d'ordinateur avec une durée et un intervalle inter-stimulation fixes. La seule contrainte était de ne pas présenter de stimulus cible lors du premier essai. Sauf exception (étude 4), aucun stimulus n'a été présenté deux fois.

2. Enregistrement de l'EEG et acquisition des PE

2.1 Quelques considérations historiques et techniques

Les premiers enregistrements des activités électriques d'origine cérébrale chez l'Homme sont dus à Hans Berger (1929). L'électroencéphalographie (EEG) s'est avérée très rapidement être une méthode d'investigation et d'évaluation clinique fiable et rapide. Bien que l'enregistrement des potentiels évoqués (PE) ait été mis en évidence chez l'animal dès 1875 par Richard Caton, il faut attendre 1939 pour voir apparaître les premiers enregistrements de PE chez l'Homme, grâce aux travaux menés par Pauline Davis. Dépendants d'une technologie complexe, les PE ne connaissent un essor semblable à celui de l'EEG que dans les années 1950 (Guérit, 1993). Cet essor tardif des PE est essentiellement lié à des problèmes technologiques dus à la très faible amplitude des signaux recueillis. Comparativement à l'EEG qui reflète l'activité électrique globale spontanée des neurones dans les différentes aires cérébrales et dont l'amplitude sur le scalp peut atteindre 100 ou 200 μV , les PE, définis comme des modifications de l'activité électrique cérébrale de fond à la suite d'une stimulation sensorielle, sont caractérisés par des amplitudes très faibles, de l'ordre de quelques microvolts.

Toute stimulation (sonore, visuelle, etc.) génère des variations de courants résultant de l'activité simultanée et/ou parallèle de plusieurs populations neuronales situées dans différentes aires corticales et/ou sous-corticales spécifiques. Ces courants ioniques, 'évoqués' par la stimulation, sont transmis par conduction passive jusqu'à la surface du scalp où ils sont recueillis, atténués, déformés, et 'noyés' dans l'activité EEG spontanée de fond en raison des différentes propriétés de conductivité et d'anisotropie des couches des milieux traversés (cerveau, liquide céphalo-rachidien, os, scalp).

Pour extraire cette réponse évoquée du 'bruit' de fond constitué par l'activité électrique spontanée du cerveau, il est nécessaire de recourir à des techniques spécifiques, la plus classique étant la méthode de moyennage synchronisé sur la stimulation. Cette méthode consiste à présenter un grand nombre (plusieurs dizaines ou centaines) de stimuli répétitifs, et à moyennner des séquences d'EEG synchronisées sur les stimulations successives. Cette procédure repose d'une part sur le caractère aléatoire d'apparition de l'EEG par rapport à la présentation des stimuli, d'autre part sur la relation temporelle stable qui existe entre la présentation des stimulations et la réponse évoquée. Le moyennage d'un grand nombre de traces EEG calées sur la stimulation permettra donc de faire émerger progressivement les réponses évoquées spécifiques associées aux stimuli présentés et/ou à la tâche proposée au sujet de l'activité EEG de fond, et permettra ainsi d'améliorer le rapport signal/bruit des signaux. Ce 'bruit' est formé non seulement de l'activité EEG résiduelle, mais aussi du parasitage des réponses par des artéfacts musculaires, des mouvements oculaires ou le 50 Hz du secteur. Il a été montré que l'amélioration du rapport signal/bruit était proportionnelle à la racine carrée du nombre de traces EEG moyennées.

Un 'potentiel évoqué moyen' est alors obtenu et enregistré sur le scalp sous la forme d'une succession de déflexions positives et négatives. Le PE mesuré à une électrode constitue donc le reflet de l'activité électrique intégrée de différentes structures corticales. L'enregistrement des PE sur un grand nombre d'électrodes permettra d'obtenir des cartes de variations des champs de potentiels, et d'examiner la topographie des signaux électrophysiologiques enregistrés via l'utilisation de techniques d'analyse cartographique.

2.2 Acquisition du signal

Les deux premières études ont été effectuées à partir d'un dispositif d'enregistrement développé au laboratoire (Figure 39).

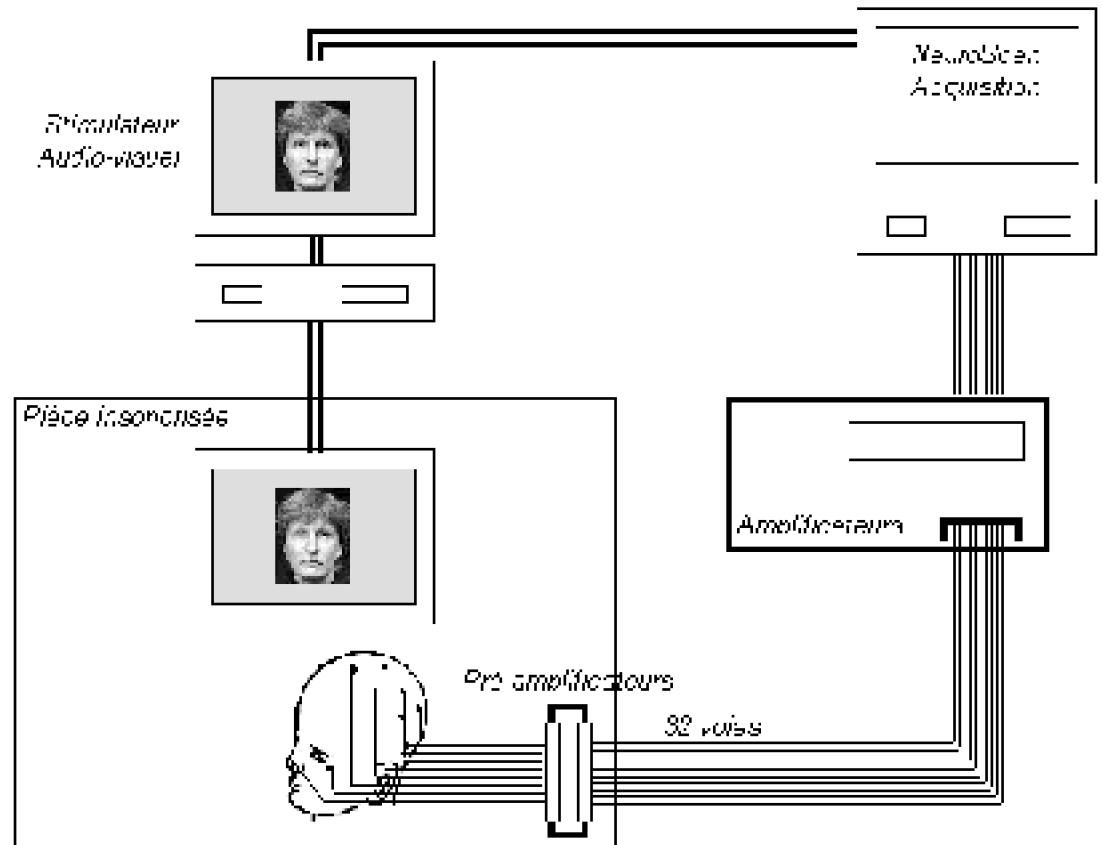


Figure 39. Schéma du montage expérimental.

Le stimulateur visuel (présentation des stimuli et pilotage de l'expérience) était formé de deux calculateurs (PC 486/DX2/66) reliés à un troisième (PC 486/DX50) contrôlant l'acquisition des signaux EEG via une chaîne de 32 pré-amplificateurs et amplificateurs. Les deux dernières études ont été effectuées sur un système d'enregistrement *Neuroscan* à 64 voies à partir d'un stimulateur audio-visuel développé au laboratoire sur Pentium II/400.

2.2.1 Montage des électrodes

L'EEG a été enregistré à partir de 32 électrodes en argent chloruré (Ag/AgCl) fixées soit directement sur le scalp à l'aide d'une pâte conductrice dans les deux premières études, soit par l'intermédiaire d'un bonnet (*Easy Cap*) facilitant la pose des électrodes dans les deux dernières études.

Pour les deux premières études, l'emplacement des électrodes était déterminé à

l'aide d'un système de pose informatisé (Echallier et coll., 1992). Ce système nécessitait une numérisation de la tête du sujet via 60 points répartis sur le scalp et un marquage de l'emplacement des électrodes sur le crâne à partir du modèle de la tête numérisée et de la configuration des électrodes prédéfinie par l'expérimentateur. Cette procédure souvent longue et parfois inconfortable pour le sujet (immobilisation de la tête) a été remplacée par l'utilisation d'un bonnet. Toutefois, ce gain en temps et en commodité a été contrebalancé par une précision spatiale moindre de l'emplacement des électrodes sur le scalp, liée à une plus grande variabilité de la position du bonnet sur la tête d'un sujet à l'autre (malgré l'utilisation possible de trois tailles de bonnet).

La configuration des 32 électrodes était basée sur le Système International 10-20 (Jasper, 1958). Cette configuration dépendait du type d'étude, mais un panel de 20 électrodes (Fz, Cz, Pz, Iz, Fp1, Fp2, F7, F8, F3, F4, C3, C4, P3, P4, T3, T4, T5, T6, O1, O2) était commun à l'ensemble des expériences. Les électrodes supplémentaires utilisées dans l'étude sur le traitement des mots étaient les suivantes : FC5 et FC6 (placées à mi-distance entre F3-T3 et F4-T4), FC1 et FC2 (à mi-distance entre Fz-C3 et Fz-C4), TP7 et TP8 (à mi-distance entre T3-T5 et T4-T6), PO3 et PO4 (à mi-distance entre O1-P3 et O2-P4), Oz (à mi-distance entre O1 et O2), et IM1 et IM2 (à mi-distance entre Iz et respectivement la mastoïde gauche M1 et droite M2) (Figure 40-a). Les électrodes supplémentaires utilisées dans l'étude sur le traitement des visages étaient les suivantes : TP3 et TP4 (placées à mi-distance entre T3-P3 et T4-P4), CP1 et CP2 (à mi-distance entre Cz-C3 et Cz-C4), M1 et M2 (mastoïdes gauche et droite), PO3 et PO4, POz (à mi-distance entre Pz et Oz), et IM1 et IM2 (Figure 40-b).

La trente-deuxième électrode (YH) permettait d'enregistrer les mouvements oculaires horizontaux sous l'oeil droit, les mouvements oculaires verticaux étant contrôlés par les électrodes préfrontales Fp1 et Fp2.

Les impédances des électrodes actives par rapport à l'électrode de terre, située au milieu du front, étaient maintenues inférieures à 5 k-Ohms.

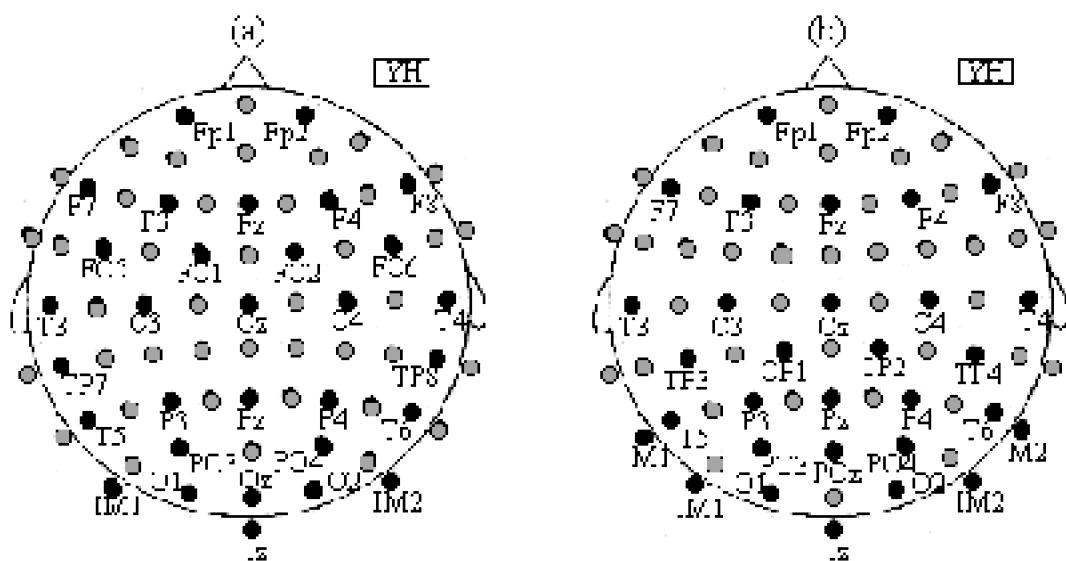


Figure 40. *Emplacement des 32 électrodes sur le scalp dans l'étude sur le traitement des mots (a) et dans les trois études sur le traitement des visages (b). La nomenclature est dérivée de la terminologie du Système International 10-20.*

2.2.2 Choix de l'électrode de référence

L'enregistrement d'un PE correspond en réalité à l'enregistrement d'une différence de potentiel entre deux points du scalp. Les différences de potentiel sont enregistrées entre chaque électrode 'active' et une électrode de référence. Idéalement, l'électrode de référence devrait être à un potentiel nul, ou au moins présenter une stabilité électrique au cours des différentes conditions expérimentales. Toutefois, une électrode totalement 'inactive', c'est-à-dire non contaminée par les champs de potentiel créés par les sources électriques intracérébrales, n'existe pas. Se pose alors le problème du choix de l'emplacement de l'électrode de référence afin de minimiser les variations de potentiel qui seraient liées à la sommation des activités enregistrées, d'une part par l'électrode active (valeurs pertinentes), et d'autre part par l'électrode de référence (valeurs non pertinentes).

Dans toutes nos études, les enregistrements ont été effectués avec une électrode de référence placée sur l'arête médiane du nez. Bien que ce choix ne soit pas idéal, pour l'enregistrement d'activités électrophysiologiques générées par des traitements visuels il correspond au site ayant la plus forte neutralité électrique comparativement aux autres sites de référence céphalique (oreille, mastoïde, électrode Cz au sommet du scalp), et présente l'avantage d'être en position centrale par rapport aux hémisphères cérébraux (Katznelson, 1981; Rugg, 1983).

2.2.3 Traitement du signal EEG : amplification et filtrages

Comme mentionné, la faible amplitude des signaux EEG nécessite une amplification de ces derniers à travers une chaîne de pré-amplificateurs et amplificateurs avec un gain de plusieurs milliers (gain d'amplification de 20 000).

Après amplification, les signaux EEG sont filtrés de façon analogique et échantillonnés à la fréquence de 1 KHz. Les filtres utilisés doivent présenter une large bande passante, supérieure à la bande de fréquence du signal analysé, afin de minimiser les distorsions sur le signal enregistré, notamment les décalages temporels dans la latence des pics. Le filtrage analogique comporte un filtrage passe-haut et un filtrage passe-bas. Le filtrage passe-haut de respectivement 0.03 et 0.10 Hz dans les deux premières et les deux dernières expériences avait pour but d'éliminer les dérives lentes liées aux mouvements du sujet et à la polarisation des électrodes. Le filtrage passe-bas de respectivement 320 et 200 Hz dans les deux premières et les deux dernières expériences avait pour but d'éliminer les phénomènes électriques de haute fréquence liés aux artefacts musculaires et au bruit de fond des amplificateurs.

Tous les essais dans lesquels l'amplitude des signaux dépassait un certain seuil ont été automatiquement rejetés. Dans les deux premières études, ce seuil a été fixé à 250 μ V pour l'ensemble des électrodes et à 150 μ V pour les électrodes contrôlant les mouvements oculaires (Fp1, Fp2 et YH). Dans les troisième et quatrième études, le seuil de rejet a été fixé à 100 μ V pour toutes les électrodes.

2.2.4 Calcul des PE par moyennage synchronisé sur la stimulation

Les PE sont alors calculés par moyennage des segments d'EEG synchronisés sur la présentation des stimulations, pour chaque sujet et pour chaque type de stimulus dans chaque condition expérimentale. Les périodes d'analyse étaient de 1024 ms, dont 100 ms avant le début de la stimulation, dans les deux premières études, et de 600 ms, incluant toujours 100 ms de pré-stimulus, dans les deux dernières études.

Avant le calcul de la moyenne, une correction de la ligne de base des PE a été réalisée pour chaque électrode sur la période de 100 ms précédant la stimulation. Une telle correction a pour but d'équilibrer la variance du potentiel tout au long du segment analysé afin d'éviter des biais lors des analyses statistiques ultérieures testant des différences entre courbes. Les PE ont ensuite été filtrés numériquement avec des fréquences de coupure de 0.8-16 Hz dans la première étude, 0.03-20 Hz dans la deuxième étude, et 0.10-20 Hz dans les troisième et quatrième études. L'algorithme de filtrage étant basé sur la transformée de Fourier rapide du signal pondéré par une fenêtre temporelle, il n'introduit pas de déphasage notable dans le signal analysé.

3. Analyse des données

3.1 Analyse cartographique des PE

Les PE recueillis à la surface du scalp reflètent, sous la forme d'une succession de déflexions négatives et positives, l'activité électrique cérébrale consécutive à un événement, dans nos études une stimulation visuelle, en chaque point d'enregistrement. Cette activité varie en fonction du temps et de l'emplacement des électrodes sur le scalp. L'enregistrement des PE ayant lieu sur un nombre relativement important d'électrodes (32) et la fréquence d'échantillonnage des signaux étant élevée (toutes les millisecondes), on peut obtenir, par le tracé d'une succession de cartes, des images dynamiques reflétant sur le scalp les activités neuronales engagées lors des différents processus étudiés. Les PE présentent donc deux aspects : un aspect temporel permettant de suivre de façon très fine le déroulement des opérations mentales, et un aspect spatial permettant de connaître la topographie des réponses sur le scalp à chaque latence.

3.1.1 Bases biophysiques de l'analyse cartographique

Les techniques d'analyse cartographique reposent sur le fait que les générateurs électriques responsables des potentiels évoqués recueillis à la surface du scalp représentent des ensembles de neurones actifs de manière synchrone. Ces assemblées neuronales engendrent à l'intérieur du cerveau des courants diffusant à travers un milieu de conductivité variable jusqu'au scalp.

Les phénomènes électriques extracellulaires liés à la transmission des potentiels

d'action ou de l'activation synaptique des neurones peuvent être modélisés sous forme de "dipôles de courant équivalents", un dipôle étant caractérisé par une même quantité de charges positives et négatives séparées par une distance d .

Les potentiels recueillis à la surface du scalp correspondent en fait à la superposition de champs électriques générés essentiellement par les courants synaptiques des neurones actifs. Si les synapses sont excitatrices, la perméabilité membranaire aux cations extracellulaires est augmentée, le potentiel trans-membranaire modifié, et la membrane post-synaptique se comporte alors comme un puits de courants. Dans le cas des synapses inhibitrices, la membrane post-synaptique se comporte comme une source de courant complétée par un puits situé plus loin sur la membrane. A distance, c'est-à-dire sur le scalp, et si les cellules ont tendance à avoir une même orientation, il est possible de représenter l'activité d'un petit volume de matière grise cérébrale (sommation des effets des puits et des sources de courant sur les milieux conducteurs) par des dipôles de courant ponctuels équivalents. Ces dipôles peuvent être géométriquement représentés par des vecteurs orientés du puits vers la source. Les dipôles de courant équivalents parallèles, ou tangentiels, à la surface corticale donnent naissance sur le scalp à un double champ de potentiel positif-négatif, tandis que les dipôles de courant en position perpendiculaire, ou radiale (comme c'est le cas pour les cellules pyramidales du cortex), génèrent à la surface du scalp un seul champ de potentiel, positif ou négatif, selon l'orientation des dipôles (Figure 41).

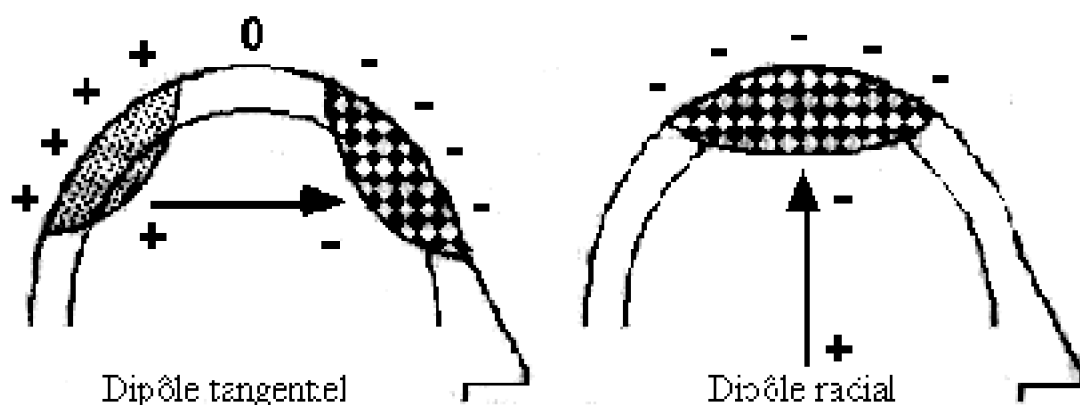


Figure 41. Distribution à la surface du scalp des champs de potentiel résultant d'un dipôle parallèle, ou tangentiel, à la surface (à gauche) et d'un dipôle perpendiculaire, ou radial (à droite) (d'après Guérit, 1993).

3.1.2 Cartographie des champs de potentiel

La cartographie des champs de potentiel à un instant donné permet de reconstituer à la surface du scalp la topographie des activités électriques cérébrales en interpolant les valeurs de potentiels recueillies à chaque électrode. Le système de cartographie utilisé est basé sur des algorithmes d'interpolation par fonctions splines sphériques, développés par F. Perrin à l'Unité 280 de l'INSERM (Perrin et coll., 1987b, 1989). Une spline sphérique correspond à la surface obtenue par minimisation de l'énergie de courbure d'une surface infinie contrainte de passer par tous les points connus. L'interpolation spline

sphérique, comparativement aux méthodes d'interpolation par combinaison linéaire des potentiels enregistrés aux quatre plus proches électrodes (Duffy et coll., 1979; Buchsbaum et coll., 1982), présente deux avantages principaux : une meilleure estimation de la valeur du potentiel en dehors de l'emplacement d'une électrode et une meilleure estimation de la position des minima et maxima. La visualisation des représentations topographiques des activités cérébrales implique la projection des distributions obtenues à la surface du scalp, considéré comme une surface sphérique, sur un plan. Cette projection d'une sphère sur un plan induit un biais de représentation qui dépend du type de projection utilisée (radial/orthogonal). Nous avons utilisé une projection radiale à partir du vertex qui respecte la longueur des arcs méridiens, n'induit pas de distorsion des aires les plus proches du centre de projection (Cz), et garde une bonne représentation des aires plus éloignées. Les valeurs numériques de potentiels sont ensuite codées selon une échelle de couleurs.

3.1.3 Cartographie des densités de courant radial

L'analyse des distributions de potentiels peut être complétée par la cartographie des densités de courant radial à la surface du scalp. La densité de courant radial correspond à la quantité de courant par unité de volume, ayant traversée orthogonalement à la surface les différents milieux conducteurs depuis le cortex, où sont situés le (ou les) générateur(s), jusqu'au scalp.

Les cartes de densités de courant montrent les zones du scalp où les lignes de courant émergent à la surface (sources de courant) ou convergent pour pénétrer dans le cerveau (puits de courant). Le calcul des densités de courant est indépendant des conductivités des couches profondes et ne dépend que des propriétés de conduction du scalp, considérée ici comme constante. Les cartes de densités de courant radial sont calculées par dérivation spatiale seconde des fonctions splines utilisées dans l'interpolation des champs de potentiels (Perrin et coll., 1987a) et sont exprimées en $\mu A/m^3$.

Les représentations cartographiques des densités de courant ont des propriétés spécifiques par rapport aux champs de potentiel :

1. elles sont indépendantes du site de l'électrode de référence utilisée pour l'enregistrement des valeurs de potentiel ;
2. la distribution des courants à la surface du scalp est moins diffuse que celle des potentiels permettant ainsi une meilleure dissociation des composantes et une meilleure estimation des sources actives en parallèle ou séquentiellement ;
3. elles sont sensibles aux générateurs corticaux proches de la surface et relativement aveugles aux sources profondes, l'amplitude des champs de courant s'atténuant plus rapidement que celle des champs de potentiel quand le (ou les) générateur(s) sont situés plus en profondeur dans le cortex (Perrin et coll., 1987a; Pernier et coll., 1988).

3.2 Analyse statistique des données

De façon générale, les analyses statistiques ont été effectuées sur les courbes ou les cartes à partir de la supermoyenne des réponses entre les sujets enregistrées pour chaque catégorie de stimulus dans chaque type de tâche. L'amplitude de chacune des composantes étudiées a été estimée comme la valeur du potentiel moyen sur une fenêtre d'analyse temporelle de ± 50 ms autour de son pic.

Les tests statistiques utilisés étaient des analyses de variance à mesures répétées (ANOVAs) à deux ou trois facteurs (type de tâche, type de stimulus, hémisphère), corrigées, lorsque cela était nécessaire, selon la procédure de Greenhouse et Geisser (Greenhouse et Geisser, 1959; Jennings et Wood, 1976). Lorsque des interactions significatives entre facteurs sont apparues, les effets simples des modalités de chaque variable sur chacune des modalités de l'autre variable ont été examinés par des tests t de Student.

Chapitre 3 - Travaux expérimentaux

Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont cherché à isoler, d'un double point de vue fonctionnel et neurophysiologique, les différents processus cognitifs impliqués dans le traitement perceptif de deux catégories d'objets à forte connotation psychosociale pour l'Homme : les *visages*, objets de première importance sur le plan relationnel, et les *mots*, objets constitutifs du langage écrit. Ces deux catégories d'objets présentent la particularité de rassembler de nombreux exemplaires au sein d'une même classe. Mes travaux se sont focalisés sur l'étude des processus d'intégration perceptive, laissant ainsi volontairement de côté les aspects de la vision dite de 'bas niveau' portant sur l'analyse perceptive des traits élémentaires des stimuli (orientation de contour, contraste, couleur, luminance, fréquence spatiale, etc.), ainsi que les processus cognitifs dits de 'haut niveau' permettant l'accès à des représentations sémantiques d'ordre supérieur, comme la reconnaissance, la dénomination, ou encore la récupération en mémoire d'informations liées à l'usage des objets ou au contexte de la rencontre, s'il s'agit du visage d'un individu.

L'utilisation de la technique des PE, de part sa résolution temporelle très élevée, nous a permis d'étudier finement, sur des populations de sujets neurologiquement sains, l'organisation temporelle des différents événements cérébraux mis en jeu dans les étapes perceptives précoces conduisant à la reconnaissance ultérieure des visages (familiarité, nom, profession, etc.) et des mots (accès au sens, à sa fonction s'il s'agit d'un mot concret, etc.). Les techniques d'analyse cartographique des PE nous ont également permis d'aborder les aspects anatomo-fonctionnels caractérisant chaque étape d'analyse visuelle.

Pour chacune des deux catégories d'objets étudiées, visages et mots, nous avons, d'une manière générale, cherché :

1.
à caractériser et à isoler les opérations neurophysiologiques qui sous-tendent les mécanismes d'encodage visuel précoce ;
2.
à examiner les relations temporelles entre ces mécanismes d'encodage visuel précoce et d'autres mécanismes de traitement basés, soit à nouveau sur une analyse strictement visuelle mais orientée sur une autre dimension (genre ou âge d'un visage), soit sur des niveaux d'analyse différents (traitement phonologique, lexical ou sémantique des mots) ;
3.
à tester s'il existe une certaine spécificité de traitement pour les visages et pour les mots en raison de leurs caractéristiques psychosociales importantes qui font d'eux des objets particuliers pour l'Homme ;
4.
à vérifier, enfin, si les processus cognitifs sous-tendant l'analyse perceptive des visages ou des mots peuvent être activés automatiquement, c'est-à-dire sans attention dirigée du sujet, préalable requis à l'hypothèse d'une organisation modulaire de ces processus.

La première étude effectuée a porté sur les mots et a cherché à isoler les composants neurophysiologiques associés aux différents niveaux d'analyse impliqués dans le traitement des stimuli orthographiques (mots, pseudo-mots, non-mots), et non-orthographiques (séquences de symboles, séquences de formes). Nos objectifs étaient les suivants : (1) chercher à préciser le déroulement temporel ainsi que la distribution spatiale des manifestations électrophysiologiques associées à chacun des quatre niveaux d'analyse mis en jeu, à savoir une analyse visuelle orthographique, une analyse phonético-phonologique, une analyse lexico-phonologique et une analyse sémantique des stimuli orthographiques ; (2) tester l'hypothèse selon laquelle une analyse visuelle orthographique pourrait être automatiquement mise en jeu pour des séquences de lettres comparativement à des séquences non-orthographiques ; enfin (3), examiner s'il est possible de dissocier selon un double point de vue temporel et anatomo-fonctionnel les processus mentaux liés à un accès au lexique mental (traitement lexico-phonologique) de ceux associés à un accès au sens des mots (traitement sémantique).

Les trois expériences suivantes ont cherché à examiner les bases électrophysiologiques du traitement du genre et de l'âge sur les visages, et le lien entre deux modules de traitement définis d'un point de vue théorique dans le modèle de reconnaissance des visages de Bruce et Young (1986), à savoir le *module d'encodage structural des traits faciaux* et le *module d'encodage des informations sémantiques visuellement dérivables* des visages, telles que le genre, l'âge et l'appartenance ethnique.

La première expérience menée sur les visages a principalement traité des processus cognitifs mis en jeu dans la perception du genre. Les questions étaient les suivantes : (1)

Les mécanismes de traitement du genre peuvent-ils être dissociés, sur la base d'activités neuro-anatomiques séparées, des mécanismes sous-tendant l'encodage structural des traits faciaux, supposés être reflétés sur le scalp par la composante électrophysiologique N170 ? Si le traitement du genre est réalisé par des mécanismes neuronaux différents de ceux impliqués dans l'encodage structural des visages, il conviendra de les définir d'un point de vue temporel et spatial ; (2) Si ces activités existent, peuvent-elles être automatiquement mis en jeu ? et (3) Sont-elles spécifiques aux visages ? Pour répondre à cette dernière question, nous avons comparé les PE obtenus lors d'un jugement selon le genre sur des visages à ceux obtenus lors d'un jugement selon le genre sur des mains.

La seconde expérience a été menée pour tester la robustesse d'effets de catégorisation très précoces, qui ont été observés de manière inattendue dans la première étude, et pour vérifier si de tels effets pouvaient également être générés par des stimuli non-biologiques (formes géométriques).

Enfin, la troisième expérience, faisant à nouveau plus directement référence au modèle de Bruce et Young, a poursuivi et affiné l'étude électrophysiologique des liens entre le *module d'encodage structural des traits faciaux* et le *module d'encodage des informations sémantiques visuellement dérivables* en cherchant à savoir :

1.
s'il est possible de dissocier, sur la base d'activités neuronales séparées, des mécanismes fonctionnels différents pour l'encodage structural des visages et le traitement de l'âge,
2.
(2) si les mécanismes d'extraction des informations sur l'âge sont distincts des mécanismes d'extraction des informations sur le genre.

Ces quatre études sont exposées ci-après en respectant l'ordre chronologique dans lequel elles ont été conduites, à savoir l'étude sur les mots suivie des trois études sur les visages. Chacune de ces études sera présentée en deux temps : tout d'abord, un rappel succinct des principaux objectifs, résultats et conclusions, puis l'article, sous sa forme originale, décrivant l'expérience de façon détaillée. Les conclusions issues de ces quatre études seront discutées dans le chapitre suivant.

1. Première étude : corrélats neurophysiologiques des différents niveaux de traitement psycholinguistique

1.1 Principaux objectifs, résultats et conclusions

Le traitement visuel des mots correspond à un processus complexe impliquant différentes opérations cognitives mises en jeu à des niveaux d'analyse ou de représentation

différents (Ellis et Young, 1996; McClelland et Rumelhart, 1981; Seidenberg et McClelland, 1989). L'objectif principal de cette étude était d'examiner les opérations électrophysiologiques associées au traitement des mots à différents niveaux d'analyse psycholinguistique (visuel/orthographique, phonético-phonologique, lexico-phonologique, et sémantique), de préciser leur déroulement temporel et leur distribution spatiale sur le scalp. Deux questions particulières sous-jacentes à cette étude étaient de savoir : (1) si les mécanismes de traitement visuel présentent une certaine spécificité pour les stimuli orthographiques comparativement à des stimuli non-orthographiques, et (2) si les processus de traitement lexical peuvent être temporellement et fonctionnellement dissociés des processus de traitement sémantique.

Pour atteindre ces objectifs, nous avons effectué des enregistrements topographiques de PE générés lors d'une présentation visuelle de listes de stimuli comprenant des mots (tous extraits du lexique de la langue française), des pseudo-mots (séquences de lettres respectant les règles orthographiques et phonologiques, formées par substitution de deux lettres à partir des mots précédemment utilisés), des non-mots (séquences de consonnes aléatoires ne suivant pas les règles de prononciation de la langue française), des séquences de symboles alphanumériques, et des séquences de formes (Figure 42). Le nombre de caractères par stimulus (4 à 8 ; moyenne de 5.8 caractères) ainsi que la fréquence lexicale moyenne des mots utilisés ont été contrôlés.

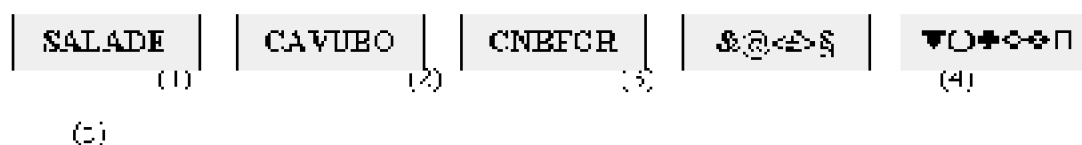


Figure 42. Exemple des cinq types de stimuli utilisés (comportant tous 4 à 8 caractères): (1) mots, (2) pseudo-mots prononçables, (3) non-mots non-prononçables, (4) séquences de symboles alphanumériques, et (5) séquences de formes.

Les stimuli étaient présentés fovéalement pendant 500 ms à une fréquence de une stimulation toutes les 1250 ms au centre d'un écran d'ordinateur à l'intérieur d'une fenêtre rectangulaire délimitant un angle visuel horizontal de 6.3° et vertical de 1.7°.

Les sujets (n=24) avaient pour tâche de compter mentalement le nombre de stimuli cibles présentés aléatoirement parmi un ensemble de stimuli non-cibles (paradigme classique de type *oddball*) au cours de quatre sessions expérimentales distinctes, mettant chacune en oeuvre un niveau de traitement différent : (A) une tâche de discrimination visuelle selon la taille des stimuli (compter les stimuli de grande taille parmi des stimuli de taille standard), (B) une tâche de détection de rime (compter les stimuli rimant avec le mot *vitrail*), (C) trois tâches de décision lexicale (compter les mots parmi les non-mots, les mots parmi les pseudo-mots, et les pseudo-mots parmi les mots), et (D) une tâche de décision sémantique (compter les mots abstraits parmi les mots concrets, les pseudo-mots et les non-mots).

L'ordre de présentation de ces quatre sessions était pré-établi et identique pour tous les sujets, à savoir la tâche de décision de taille, la tâche de décision de rime, les trois tâches de décision lexicale, et la tâche de décision sémantique. Seules les trois tâches de décision lexicale étaient contrebalancées entre les sujets. Cet ordre correspondait à un

traitement graduel, débutant par un niveau d'analyse superficiel (visuel) et s'achevant par un niveau d'analyse profond (sémantique). Il a été établi afin d'éviter une interférence possible du traitement profond sur les niveaux de traitement plus superficiels.

Les PE, enregistrés sur 32 électrodes, ont été analysés chronologiquement (courbes temporelles) et topographiquement (cartographie des champs de potentiels et des densités de courant). Ces analyses ont porté prioritairement sur les PE générés par les stimuli non-cibles (se reporter à l'article pour une analyse détaillée des PE générés par les stimuli cibles), et ont permis d'obtenir des images dynamiques sur le scalp des activités cérébrales associées aux différents niveaux de traitement psycholinguistique. Il a ainsi été possible d'isoler temporellement et topographiquement quatre composantes corrélées à chacun des niveaux de traitement (Figure 43) :

1.
[tache de decision de taille] : une composante négative vers 170 ms (N170), de distribution occipito-temporale, pouvant indexer le traitement visuel des stimuli, cette onde étant plus ample sur l'hémisphère gauche pour les stimuli orthographiques (mots, pseudo-mots et non-mots) que pour les stimuli non-orthographiques (symboles alphanumériques et formes) et vice versa sur l'hémisphère droit ;
2.
[tache de decision de rime] : une composante négative vers 320 ms (N320), de distribution médio-temporale plus ample à gauche, pouvant refléter le traitement phonético-phonologique des stimuli prononçables (mots et pseudo-mots), les stimuli non-prononçables (non-mots) ne générant pas d'onde N320 ;
3.
[tache de decision lexicale] : une composante négative vers 350 ms (N350), de distribution temporo-pariétale, plus ample sur l'hémisphère gauche, pouvant être associée à un traitement lexico-phonologique des stimuli prononçables ;
4.
[tache de decision semantique] : une composante négative vers 450 ms (N450), caractérisée par une distribution temporo-pariétale, comme celle précédemment décrite pour le traitement lexical, mais également par une distribution fronto-centrale, plus ample sur l'hémisphère gauche, pouvant indexer un traitement sémantique différent pour les stimuli signifiants (mots) et non-signifiants (pseudo-mots).

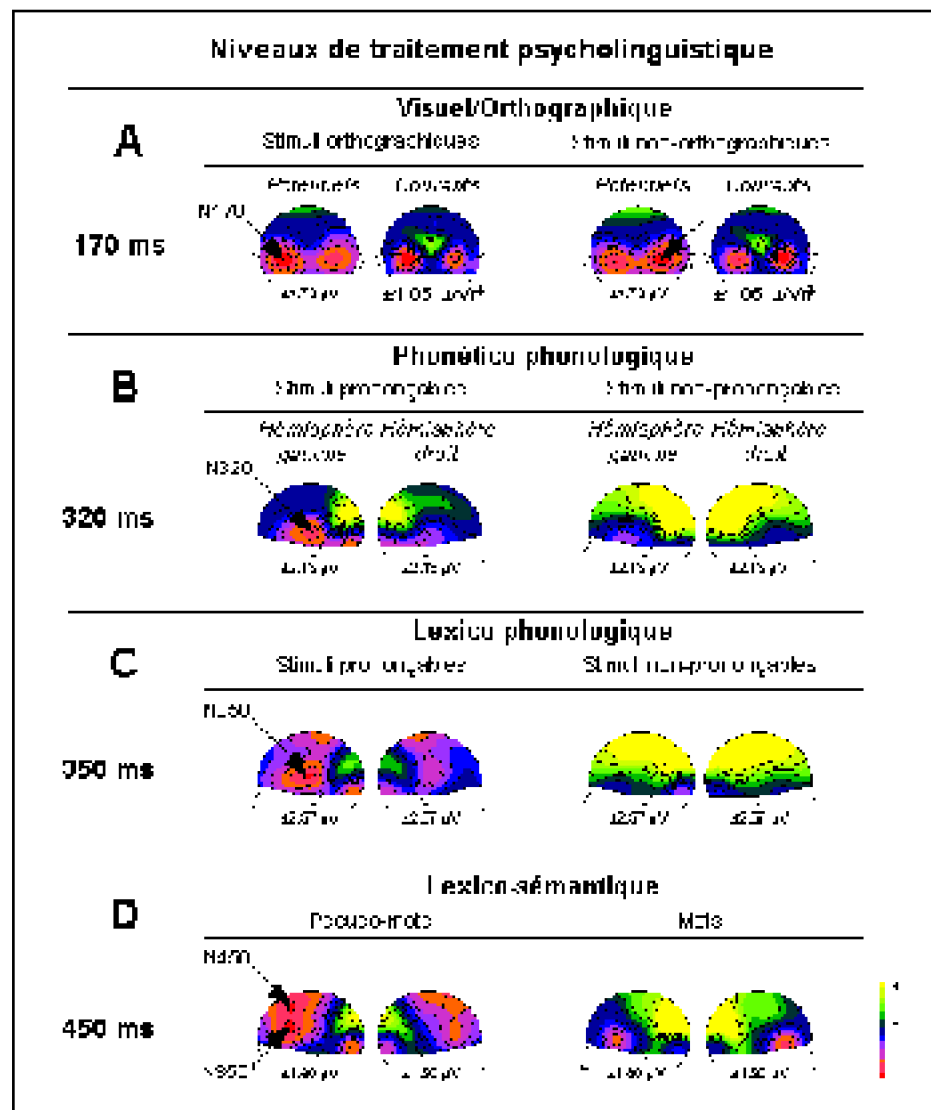


Figure 43. Distribution sur le scalp des réponses évoquées moyennées pour chaque niveau de traitement psycholinguistique. (A) Vue arrière des champs de potentiels et des densités de courant à 170 ms pour les stimuli orthographiques et non-orthographiques dans la tâche de décision de taille. (B) Vues latérales (gauche et droite) de l'onde N320 pour les stimuli prononçables (mots et pseudo-mots) et non-prononçables (non-mots) dans la tâche de rime. (C) Distribution de l'onde N350 pour les stimuli prononçables et non-prononçables dans les trois tâches de décision lexicale. (D) Distribution de l'onde N450 pour les pseudo-mots et les mots dans la tâche de décision sémantique.

En conclusion, cette étude a pu mettre en évidence un chevauchement temporel des activations et un recouvrement anatomique important des régions temporales (postérieure, médiane et frontale) de l'hémisphère gauche impliquées dans les traitements phonético-phonologique, lexico-phonologique et lexico-sémantique. Ces résultats appuient l'hypothèse selon laquelle la lecture de mots met en oeuvre des processus complexes activant en 'cascade' (c'est-à-dire qu'un niveau d'analyse plus profond peut débiter avant que le niveau d'analyse précédent ne soit achevé) des

modules neuronaux distincts mais interconnectés à différents niveaux de traitement. Par ailleurs, les patterns de réponses obtenus pour l'analyse visuelle des stimuli (onde N170 plus précoce et plus ample sur l'hémisphère gauche pour les items langagiers - mots, pseudo-mots et non-mots) suggèrent l'existence d'une voie fonctionnellement spécialisée, à l'intérieur de la route visuelle ventrale, pour le traitement perceptuel des mots, les items non-langagiers semblant être traités de façon privilégiée dans l'hémisphère droit. Cette réponse sélective du système visuel pour les mots (ou tout autre item langagier) conforte l'hypothèse selon laquelle les mots (ou séquences de lettres) appartiennent à une catégorie de stimuli particuliers pour l'Homme, bénéficiant d'un traitement spécifique.

1.2 Article 1 ERP MANifestations of Processing Printed Words at Different Psycholinguistic Levels: Time Course and Scalp Distribution

S. Bentin, Hebrew University Y. Mouchetant-Rostaing, M. H. Giard, J. F. Echallier, and J. Pernier INSERM-U280, Lyon, France.

Abstract

The aim of the present study was to examine the time course and scalp distribution of electrophysiological manifestations of the visual word recognition mechanism. Event-related potentials (ERPs) elicited by visually presented lists of words were recorded while subjects were involved in a series of oddball tasks. The distinction between the designated target and nontarget stimuli was manipulated to induce a different level of processing in each session (visual, phonological/phonetic, phonological/lexical, and semantic). The ERPs of main interest in this study were those elicited by nontarget stimuli. In the visual task the targets were twice as big as the nontargets. Words, pseudowords, strings of consonants, strings of alphanumeric symbols, and strings of forms elicited a sharp negative peak at 170 msec (N170); their distribution was limited to the occipito-temporal sites. For the left hemisphere electrode sites, the N170 was larger for orthographic than for nonorthographic stimuli and vice versa for the right hemisphere. The ERPs elicited by all orthographic stimuli formed a clearly distinct cluster that was different from the ERPs elicited by nonorthographic stimuli. In the phonological/phonetic decision task the targets were words and pseudowords rhyming with the French word *vitrail*, whereas the nontargets were words, pseudowords, and strings of consonants that did not rhyme with *vitrail*. The most conspicuous potential was a negative peak at 320 msec, which was similarly elicited by pronounceable stimuli but not by nonpronounceable stimuli. The N320 was bilaterally distributed over the middle temporal lobe and was significantly larger over the left than over the right hemisphere. In the phonological/lexical processing task we compared the ERPs elicited by strings of consonants (among which words were selected), pseudowords (among which words were selected), and by words (among which pseudowords were selected). The most conspicuous potential in these tasks was a negative potential peaking at 350 msec (N350) elicited by phonologically legal but not by phonologically illegal stimuli. The distribution of the N350 was similar to that of the N320, but it was broader and including temporo-parietal areas that were not activated in the "rhyme" task. Finally, in the semantic task the targets were abstract words, and

thenontargets were concrete words, pseudowords, and strings of consonants. The negative potential in this task peaked at 450msec. Unlike the lexical decision, the negative peak in this task significantly distinguished not only between phonologically legal and illegal words but also between meaningful (words) and meaningless (pseudowords) phonologically legal structures. The distribution of the N450 included the areas activated in the lexical decision task but also areas in the fronto-central regions. The present data corroborated the functional neuro-anatomy of word recognition systems suggested by other neuroimaging methods and described their time course, supporting a cascade-type process that involves different but interconnected neural modules, each responsible for a different level of processing word-related information.

INTRODUCTION Levels of Processing in Visual Word Recognition

Visual word recognition is a complex process that involves several cognitive operations, such as visual encoding of letters, translation of the letters' shapes into a sequence of graphemes and orthographic patterns, and activation of lexical/phonological structures and their meanings. All these processes have been shown to be involved in reading words through many experiments with normal subjects as well as by neuropsychological investigations of patients with different types of dyslexia. For example, the importance of visual processing for word recognition was highlighted by patients with neglect dyslexia, who have difficulty identifying letters while keeping track of their order in the word (e.g., Ellis, Flude, & Young, 1987) and by patients with attentional dyslexia who correctly identify the letters while misplacing them within or across words (e.g., Shallice & Warrington, 1977). The need for efficient orthographic integration is demonstrated by patients with simultagnosia who are letter-by-letter readers (e.g., Patterson & Kay, 1982). The phonological dyslexia syndrome indicates that reading without phonology is deficient and, in conjunction with surface dyslexia and deep dyslexia, demonstrates the importance of the lexical access for normal reading. (For a detailed discussion of these syndromes, see Coltheart, Patterson, & Marshall, 1980, and Patterson, Marshall, & Coltheart, 1985.) On the basis of such evidence, the model used as a framework for the present study posits that visual word recognition involves different levels at which printed information is processed. These levels are (1) an orthographic level at which visual features are integrated to represent orthographic patterns, (2) a lexical level at which the phonological (and possibly the whole-word orthographic) representation of the printed word is activated, and (3) a semantic level at which the meaning of the word is accessed. In addition, tasks in which attention is directed to the phonetic features of the words (such as rhyming judgments) may induce phonetic activity that may or may not be involved in the word recognition process. Although the exact nature of the processes involved in visual word recognition is still a matter of debate, the notion of levels (either of processing or of representation) is accepted and incorporated into most theories (e.g., Ellis & Young, 1996, ch. 8; McClelland & Rumelhart, 1981; Seidenberg & McClelland, 1989). Moreover, there is evidence that the level at which a word is processed is task-dependent and can be controlled. For example, several studies did not find semantic priming when the prime was processed at a letter level, at least if the stimulus onset asynchrony (SOA) between the prime and the target was longer than a few hundred milliseconds (e.g., Henik, Friedrich, & Kellogg, 1983; Smith, Theodor, & Franklin, 1983). In fact, semantic priming was absent

even at a short SOA (200 msec) if the prime task was letter-search (Henik, Friedrich, Tzelgov, & Tramer, 1994). This result suggests that it is possible to control the putatively automatic activation of the semantic system by directing subjects' attention to the letter level. Other studies, however, challenged this interpretation, suggesting that the absence of priming in the Henik et al. (1994) experiment was an epiphenomenon caused by the difficulty of the task, which prevented the activation of the prime's semantic representation within the short SOA time range. When easier letter-level tasks were used, semantic priming was obtained, suggesting that the activation of meaning, although not resource-free, is the default in visual word perception (Smith, Bentin, & Spalek, submitted). It appears, therefore, that the questions of whether the processing of printed words maybe restricted to a shallow level and whether the cognitive system involved in visual word recognition can be influenced and shaped by the purpose of reading the words are still open. A related question addresses the word-related information that is processed at each level. For example, although traditional models of word recognition assume the existence of a mental lexicon in which word-related information is represented (but see Hinton & Shallice, 1991, and Seidenberg & McClelland, 1989, for alternative views), there is no consensus regarding the characteristics of this representation. According to some models, the lexicon contains only structural word-related information (phonologic and orthographic), whereas others see no evidence requiring separation between the structure of the word and its meaning. An additional, major question concerning the levels of processing printed words is how the level-specific processes interact among themselves. One traditional view suggested a series of stages. Accordingly, the printed word should be processed first at the orthographic level. The output of this stage addresses a visual lexicon activating a word pattern and, subsequently, its semantic representation (e.g., Morton, 1969). Other models suggested that the various visual word perception operations are exerted in "cascade;" that is, a processing stage can begin before the previous stage is finished (McClelland, 1979). More recent models of reading suggest parallel, interactive processes by which the visual stimulus is processed in parallel at all levels and different words are represented by different patterns of activity in a neural network (Carr & Pollatsek, 1985; Coltheart, 1985; McClelland & Rumelhart, 1981; Seidenberg & McClelland, 1989; see also Jared & Seidenberg, 1991). Investigating the dynamics of visual word recognition has been partly hampered by the difficulty of disentangling processes by the use of discrete measures of performance such as the reaction time (RT). Some of these impediments can be overcome by studying the neurophysiological mechanisms that subserve this cognitive function. In addition to providing ways to distinguish between cognitive mechanisms by relating them to the neuroanatomically distinct structures that mediate them, some neurophysiological measures (such as ERPs) provide an on-line and time-continuous index of processing.

Neuroimaging and Electrophysiology of Word Recognition

Using positron emission tomography (PET), several studies have identified a number of brain structures activated during language processing (Beauregard et al., 1997; Demonet et al., 1992; Frith, Friston, Liddle, & Frackowiak, 1991; Frith, Kapur, Friston, Liddle, & Frackowiak, 1995; Petersen & Fiez, 1993; Petersen, Fox, Posner, Mintun, & Raichle, 1989;

Petersen, Fox, Snyder, & Raichle, 1990; Wise et al., 1991; Zatorre, Meyer, Gjedde, & Evans, 1996). The tasks typically used in those studies required either visual processing of words and wordlike stimuli during silent reading or "phonetic" processing of words, synthetic syllables, pure tones, and clicks while listening to speech. The activity elicited in these "low-level" processing stages was subtracted from that elicited when subjects were instructed to perform higher-level processes such as phonologic (e.g., reading aloud) or semantic (e.g., generating the verbs associated with presented nouns). Similar tasks were also used in functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies (e.g., McCarthy, Blamire, Rothman, Gruetter, & Shulman, 1993). These neuroimaging studies have contributed to locating brain areas involved in different aspects of processing words and word like stimuli, but they do not reveal the time course of the different types of brain activation. The recording of the on-line electrophysiological manifestations of the different levels of visual word processing may provide information about the time course of those processes. Moreover, topographic analyses of the scalp potentials and of the current densities may provide converging information about brain regions activated at the different processing levels. Several main families of ERP components associated with language processing have been described in the electrophysiological literature. These families are represented by the N200, the N400, and the P600 components. In the following brief review of the literature, we will only address the first two of the above components, those elicited by the processing of single words. An N200 specific to orthographic stimuli was revealed in a study in which ERPs were recorded using intra-cranial implanted electrodes (Nobre, Allison, & McCarthy, 1994). In this study the authors compared the ERP elicited by strings of letters with those elicited by other complex visual stimuli such as human faces. They found that although all the visual stimuli elicited negative components peaking around 200 msec from stimulus onset, the intracranial distribution of the N200 elicited by letter strings (pronounceable words and pseudowords, and unpronounceable nonwords) was distinct from the distribution of N200 elicited by nonorthographic stimuli. Both letter strings and faces elicited activity in the posterior fusiform gyrus, but the regions activated by the two types of stimuli never overlapped within a subject (Allison, McCarthy, Nobre, Puce, & Belger, 1994). Furthermore, the potentials elicited by words were more negative in the left than in the right hemisphere, whereas those elicited by faces were either similar across hemispheres or were more negative in the right than in the left. The fact that the intracranial N200 did not distinguish between pronounceable and nonpronounceable letter strings indicates that this component is elicited by a shallow-level process, one that is not affected by phonology. On the other hand, the distinction between the N200 distribution elicited by letter strings compared to that elicited by other visual complex stimuli suggests that this component may be associated with a mechanism of processing letters. Thus there are data suggesting the existence of a visual mechanism tuned to process orthographic stimuli whose activity is reflected by a negative component peaking around 200 msec. Higher-level analysis of words seems to be associated with negative potentials peaking later than 200 msec (see reviews by Bentin, 1989; Hillyard & Kutas, 1983; Kutas & Van Petten, 1988). Among those, the most extensively investigated potential is the N400 component, first described by Kutas and Hillyard (1980). Initially, the N400 was linked with the processing of semantically anomalous words placed in final sentence position either in reading (Kutas & Hillyard, 1980) or in speech perception

(McCallum, Farmer, & Pocock, 1984). It was found that its amplitude can be modulated by the degree of expectancy (cloze probability) as well as by the amount of overlap between the semantic characteristics of the expected and the actually presented words (Kutas, Lindamood, & Hillyard, 1984; see also Kutas & Hillyard, 1989). Therefore, it was assumed to reflect a postlexical process of semantic integration and to be modulated by the difficulty of integrating the word into its sentential context (e.g., Rugg, 1990). Other studies, however, revealed that the N400 can also be elicited by isolated printed or spoken words and pseudowords presented in sequential lists and modulated by semantic priming outside the sentential context (Bentin, Kutas, & Hillyard, 1993; Bentin, McCarthy, & Wood, 1985; Holcomb, 1986; Holcomb & Neville, 1990). Consequently, the semantic integration process that may modulate the N400 has been extended to include semantic priming between single words. It is unlikely, however, that simple lexical activation is a major factor eliciting or modulating the N400 because closed-class words, although represented in the lexicon, neither elicit nor modulate this component (Nobre & McCarthy, 1994). Furthermore, unlike the letter-processing-specific N200, the N400 is not elicited by letter strings that do not obey the rules of phonology and cannot be pronounced (i.e., illegal nonwords). This pattern of results suggests that the N400 is not associated with a visual mechanism dedicated to processing of letters, but rather with a higher-level word-processing system. In particular, the absence of an N400 in response to illegal nonwords suggests that it is insensitive to the phonologic structure of the stimulus. However, it is probably not elicited by phonological processing per se because negative waveforms peaking at about 400 msec were modulated by the immediate repetition of unfamiliar faces (Bentin & McCarthy, 1994) and other pictorial stimuli (Barrett & Rugg, 1989, 1990). Hence, the currently existing evidence indicates that the N400 is elicited only by stimuli that allow deep (semantic) processing and that its amplitude is enhanced by semantic incongruity and attenuated by semantic priming and repetition. This pattern is consistent with the assumption that the N400 reflects a link search process between a stimulus and its semantic representation. It is possible, however, that different aspects of semantic activity in general, and language comprehension processes in particular, are associated with different negativities elicited during the same time epoch. The scalp distribution of the N400 may support this suggestion. The description of the N400 scalp distribution seems to vary according to the task. Elicited by semantic incongruities in sentences, the N400 is largest over the centro-parietal regions and slightly larger over the right hemisphere than over the left (Kutas & Hillyard, 1982; Kutas, Hillyard, & Gazzaniga, 1988). In contrast, when elicited by single words, the N400 has a more anterior distribution, with maxima over frontal or central sites (Bentin, 1987; Bentin, McCarthy, & Wood, 1985; McCarthy & Nobre, 1993) and a larger amplitude over the left than over the right hemisphere (Nobre & McCarthy, 1994). In a recent study, using intracranial ERP recordings, McCarthy, Nobre, Bentin, and Spencer (1995) found large medio- and antero-temporal distributions of the N400, suggesting the existence of one, or several, deep neural generators bilaterally distributed in the anterior medial temporal lobe and associated with semantic processing.

The Current Study: Goals, Rationale, and Working Hypotheses

The above review suggests that different components of scalp-recorded ERP, which are generated in different brain structures, may be differently sensitive to the level at which words are processed. Previous research of levels-of-processing effects on ERPs focused primarily on the N400, providing inconclusive results. On the one hand, several studies reported that the N400 was not elicited or not modulated under shallow-processing conditions (Bentin, Kutas, & Hillyard, 1993; Chwilla, Brown, & Hagoort, 1995; Deacon, Breton, Ritter, & Vaughan, 1991). Other studies, however, reported N400 priming effects with shallow-processing tasks (Besson, Fischler, Boaz, & Raney, 1992; Kutas & Hillyard, 1989). Therefore, a more systematic, within-subject manipulation of levels of processing is required, in which the task effects on different ERP components are assessed. To the best of our knowledge, no such studies have been published. A major goal of the present study was to bridge this gap. In particular we sought (1) to investigate the neurophysiological manifestations of processing words at different levels (2) to assess the time course of processing within each of those levels, and (3) to test the hypothesis that lexical processes can be temporally and functionally dissociated from semantic processes. To achieve our goals we have asked participants to perform several tasks, each designed to promote activity at each of the levels of processing implied by the word-recognition model we adopted. The activity associated with the visual/orthographic analysis of the stimulus was assessed comparing the ERPs elicited by letter strings to those elicited by strings of alphanumeric symbols and nonorthographic ASCII forms, in a "font-size" discrimination task. We hypothesized that orthographic analysis is automatically induced by letter strings but not by nonorthographic stimuli. The possibility that phonological or semantic activity would account for the differences between ERPs elicited by orthographic versus nonorthographic stimuli was controlled by comparing words, pseudowords, and unpronounceable strings of consonants (hereafter labeled "nonwords"). Words and pseudowords are distinct from nonwords by being phonologically legal and differ from each other in their semantic value. We assumed that the onset of orthographic processing would precede the onset of any other activity related to the recognition of printed stimuli. The second and third levels would be phonological/phonetic and phonological/lexical. We had no a priori predictions regarding the relative timing of these two levels. Phonetic processing was promoted by rhyme-detection task, whereas the lexical processing was induced using a series of lexical decision tasks. Phonology is probably involved in both rhyme detection and lexical decision for letter strings. However, in the former task it mediates the activation of phonetic structures that are necessary for detecting the rhyme, whereas in the latter we presumed that phonetic structures are not needed and probably not generated. Therefore, the phonology in the lexical decision task leads toward recognition and may entail other linguistic processes than the "shallower" rhyme-detection task. Finally, the fourth level of processing words was semantic. Semantic processing was induced by asking the participants to distinguish abstract from concrete words. It is important to realize that none of these tasks could separately provide evidence for a particular level (or kind) of processing. Obviously, words can be (and probably were) processed at all levels, regardless of task. We hoped, however, that the demand characteristics of each task would intensify the activity at the respective levels and that across-task comparisons in the timing and scalp distribution of the ERPs might help disentangle one process from another. To avoid speeded response-related processes,

we did not measure RTs. Rather, we used an “oddball” paradigm in which the distinction among the targets and the distractors was based on processing the words at the above described levels. Thus, in the font-size task the subjects were instructed to keep a silent count of “tar-gets” that were characterized as being twice the size of the “distractors.” The type of stimulus (words, pseudo-words, illegal nonwords, alphanumeric symbols, or forms) was irrelevant to the task. In the rhyme task, subjects were instructed to keep a silent count of stimuli (words and pseudowords) that rhymed with a pre-designated French word, while disregarding other words, pseudowords, and nonwords. In the lexical decision tasks, subjects were instructed to keep a silent count of words either presented among nonwords (a relatively shallow discrimination) or among pseudowords (deeper discrimination). In a third lexical decision condition, the subjects were instructed to keep a silent count of pseudowords interspersed among words. Finally, in the semantic decision task, subjects were instructed to keep a silent count of abstract words, disregarding concrete words, pseudowords, or nonwords that were presented in the same list. Table 1 describes the experimental paradigm. Note that, both within and across lists, our relevant comparisons were among the distractors. The targets were expected to elicit a late positive component (P300), whose latency and amplitude were presumed to reflect the different levels of discrimination difficulty between targets and distractors in each task.

RESULTS ERPs Elicited by Nontarget Stimuli

As is common in ERP studies in which the electroencephalogram (EEG) is recorded from more than a few scalp sites, the entire data set was used to describe spatial scalp distributions, whereas statistical analyses were performed on selected sets of scalp sites. The analyzed sites were chosen to cover the distribution of each component as observed in the topographic maps, as well as to cover an area sufficiently large to allow a distribution-based distinction among components and comparisons across tasks. With slight variations among tasks (specified where relevant), the dependent variables were (1) mean amplitudes calculated for time ranges during which the ERPs elicited by different stimulus types were distinct by visual observation, (2) mean amplitudes calculated for more restricted time ranges that encompassed the relevant component in each task, (3) the peak latency (defined as the latency of the most negative point within the same time range), and (4) the latency to the onset of these components. The onset was defined as the first latency at which the distinction between conditions was significant, determined by point-by-point χ^2 tests. On the basis of the observed distributions, the statistical analysis of ERPs elicited in the visual task were limited to posterior and posterior temporal areas (OM1/2, O1/2, PO3/4, and T5/6), whereas in all other tasks the sites of interest covered the middle and anterior temporal lobes as well as lateral aspects of the precentral and frontal areas (TP7/8, T3/4, C3/4, FC1/2, FC5/6, F3/4, and F7/8).

Visual Processing (Size) Task

The ERPs elicited by the five stimulus types in the size discrimination task revealed two distinct categories of responses. One included all the three types of orthographic stimuli (words, pseudowords, and nonwords); the other included the two types of nonorthographic stimuli (symbols and forms) (Figure 1). This difference began in the

latency range of a negative wave peaking at T5 and T6 around 170 msec (N170) and lasted for about 600 msec, throughout the stimulus exposure time (Figure 1A). The initial statistical evaluation of this pattern compared the mean amplitude elicited between 140 and 600 msec by each Stimulus Type (words, pseudowords, nonwords, symbols, forms) at four posterior sites (OM1/2, O1/2, PO3/4, T5/6) on each Hemi-sphere (left, right). The analysis of variance (ANOVA) showed that the stimulus type and the site effects were significant ($F(4, 92) = 29.3$, $MSE = 6.6$, $p < 0.0001$, $GG \text{ epsilon} = 0.87$, and $F(3, 69) = 28.3$, $MSE = 6.2$, $p < 0.0001$, $GG \text{ epsilon} = 0.53$, respectively), whereas the hemisphere effect was not ($F(1, 23) < 1.00$). Post hoc univariate ANOVAs revealed that the mean amplitudes elicited by words, pseudowords, and nonwords did not differ among themselves ($F(2, 46) < 1.00$), nor did the mean amplitude elicited by symbols differ from that elicited by forms ($F(1, 23) < 1.00$). The average mean amplitude of the three orthographic stimuli was significantly less positive than the average of the mean amplitude of the two nonorthographic stimuli ($F(1, 23) = 81.1$, $MSE = 0.5$, $p < 0.0001$) (Table 2). As revealed by significant interactions, the difference between orthographic and nonorthographic stimuli was larger at the left than the right hemisphere sites (2.01 and 1.65 μV , respectively) ($F(4, 92) = 7.69$, $MSE = 0.37$, $p < 0.001$, $GG \text{ epsilon} = 0.56$) and larger at the PO (2.26 μV) and O (1.91 μV) sites than at the T (1.73 μV) and OM (1.43 μV) sites ($F(12, 276) = 14.3$, $MSE = 0.21$, $p < 0.0001$, $GG \text{ epsilon} = 0.37$). No other interactions were significant. Because no differences were found among the three orthographic stimulus types or between the two nonorthographic stimulus types, for the subsequent statistical analyses the responses to the five stimulus types were grouped into two distinct categories: *orthographic* stimuli including words, pseudowords, and nonwords (252 stimuli) and *nonorthographic* stimuli including strings of alphanumeric symbols and strings of forms (168 stimuli) (Figure 1B). A series of point-by-point *t* tests comparing the waveforms elicited by orthographic and nonorthographic stimuli showed that the difference between the two categories became significant ($p < 0.01$) at 140 msec at T5 (left hemisphere) and at 210 msec at T6 (right hemisphere). Because the latency range of the N170 wave (140 to 200 msec) was the earliest time window where the responses to orthographic and nonorthographic stimuli differed (Figure 1B), and because previous studies suggested that the N170 is the earliest information-specific ERP component elicited by visual stimuli (Bentin, Allison, Puce, Perez, & McCarthy, 1996; George, Evans, Fiori, Davidoff, & Renault, 1996), we focused the analysis on the influence of stimulus-type category on N170 latency, amplitude, and topography.

Table 1. Summary of the Experimental Design

Level of Processing	Task	Nontarget Stimulus Type (N)	Target Stimuli (N)
Visual/orthographic processing	Size decision	Concrete words (84) Pseudowords (84) Illegal nonwords (84) Alphanumeric symbols (84) Forms (84)	Double-sized stimuli (16 of each type)
Phonetic processing	Rhyme decision	Concrete words (84) Pseudowords (84) Illegal nonwords (84)	Stimuli rhyming with vitrail Concrete words (16) Pseudowords (16)
Lexical/phonological processing	Lexical decision LD-1 LD-2 LD-3	Illegal nonwords (84) Pseudowords (84) Concrete words (84)	Concrete words (16) Concrete words (16) Pseudowords (16)
Semantic processing	Semantic decision	Concrete words (84) Pseudowords (84) Illegal nonwords (84)	Abstract words (32)

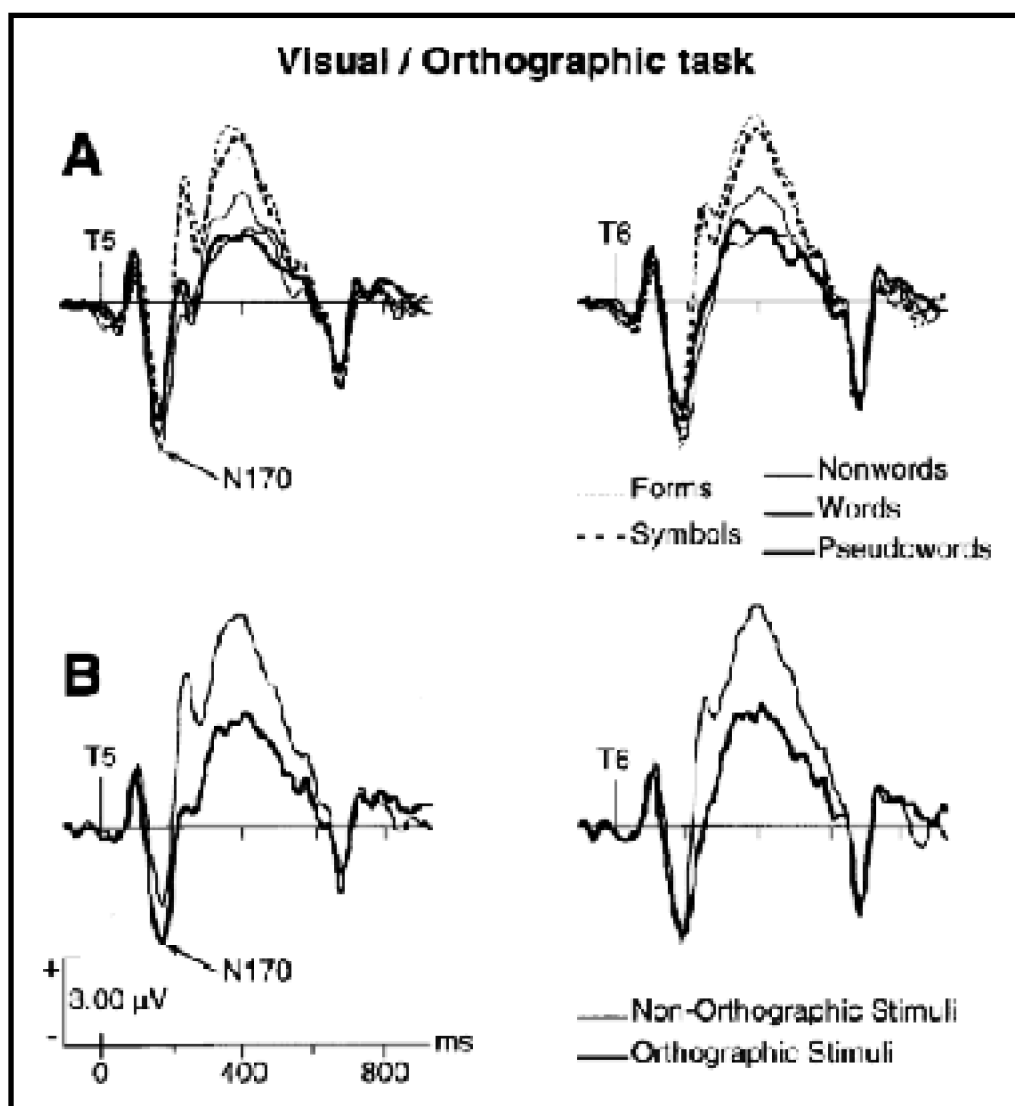


Figure 1. ERPs in the visual/orthographic task. (A) ERPs elicited by nontarget stimuli (strings of forms, strings of alphanumeric symbols, words, pseudowords, and nonwords) at lateral posterior sites (T5, T6). (B) ERPs collapsed across orthographic stimuli (words, pseudowords, and nonwords) and nonorthographic stimuli (strings of alphanumeric symbols and strings of forms) in the visual/orthographic task. The N170 wave was largest at the lateral posterior sites T5 and T6 and peaked around 170-msec latency. The negative peak at about 600 msec is probably the "off" response of the stimuli (which lasted on the screen for 500 msec).

N170 Amplitude and Scalp Distribution

Figure 2A shows the scalp potential (SP) and scalp-current-density (SCD) distributions of the responses to orthographic and nonorthographic stimuli 170 msec poststimulus. For both stimulus categories, the N170 shows bilateral activation centered between PO3, T5, O1, and OM1 over the left hemisphere and PO4, T6, O2, and OM2 on the right hemisphere (Figure 2B). The mean amplitude of the N170 calculated between 140 and 200 msec, on

the left and right hemispheres was compared by a three-way ANOVA with the Stimulus Category (orthographic, nonorthographic), Site (OM, O, PO, T), and Hemisphere (left right) as within-subject factors. This analysis showed no significant main effect for either Stimulus Category or Hemisphere (for both, $F(1, 23) < 1.0$) but a significant effect of Site ($F(3, 69) = 15.6$, $MSE = 4.2$, $p < 0.0001$, $GG \epsilonpsilon = 0.59$). However, the interaction between Stimulus Category and Hemisphere effect was significant ($F(1, 23) = 11.2$, $MSE = 1.1$, $p < 0.005$), as was the interaction between Stimulus Category and Site ($F(3, 69) = 2.9$, $MSE = 0.4$, $p < 0.5$, $GG \epsilonpsilon = 0.45$). Posthoc univariate ANOVAs showed that the mean amplitude of the N170 was larger at the temporal sites ($-3.22 \mu V$) and at OM ($-3.13 \mu V$) than at the parietooccipital ($-1.46 \mu V$) and occipital ($-2.25 \mu V$) sites. The Stimulus Category \times Hemisphere interaction was due to the fact that, at all sites, the N170 elicited by orthographic stimuli was larger over the left than over the right hemisphere sites, whereas the N170 elicited by nonorthographic stimuli was larger over the right than over the left hemisphere. However, the difference between the N170 elicited by orthographic and nonorthographic stimuli was not significant, except at T5 (left hemisphere), where the N170 elicited by orthographic stimuli ($-3.53 \mu V$) was significantly larger than that elicited by nonorthographic stimuli ($-2.67 \mu V$) ($F(1, 23) = 6.86$, $MSE = 2.55$, $p < 0.02$). Similar analyses performed on the SCD waveforms led to similar results: There was no effect of Stimulus Category or Hemisphere on the mean current amplitude of the N170 (averaged across the four sites), but a significant interaction between the two factors ($F(1, 23) = 11.96$, $p < 0.01$). The mean current amplitude of N170 tended to be larger over the left occipito-temporal areas for orthographic stimuli (-0.73 ma/m^3) than for nonorthographic stimuli (-0.61 ma/m^3) ($p < 0.10$) and was larger over the right occipito-temporal areas for nonorthographic stimuli (-0.78 ma/m^3) than for orthographic stimuli (-0.54 ma/m^3) ($p < 0.05$). These results thus show a double dissociation between the interhemispheric distribution of orthographic and nonorthographic stimuli. Orthographic stimuli elicited the largest N170 at posterior left hemisphere sites, whereas the N170 elicited by nonorthographic stimuli was largest at posterior right hemisphere sites. However, only at the left posterior temporal site (T5) was the difference between the N170 elicited by orthographic and nonorthographic stimuli significant. Although only 8 out of the 24 subjects were males, given the interhemispheric asymmetrical distribution of the N170 on the one hand, and the recent controversy regarding gender differences in the interhemispheric asymmetry for language processing (Pugh et al., 1996; Shaywitz et al., 1995; but see Frost et al., 1997), on the other, we compared the pattern of the interhemispheric asymmetry of the N170 amplitude between the male and the female participants. This comparison was based on a mixed model ANOVA with Gender as the between-subject factor and Stimulus Category and Hemisphere as the within-subject factor. This analysis revealed that, although the pattern of interhemispheric asymmetry tended to be different for men and women¹, neither the interaction between Gender and Hemisphere nor the interaction between all three factors were statistically significant ($F(1, 22) < 1.0$ for both interactions).

¹ Men were more asymmetric than women for orthographic stimuli ($0.31 \mu V$ vs. $0.18 \mu V$) and larger in the left than in the right occipito-parietal sites), whereas women were more asymmetric than men for nonorthographic stimuli ($0.62 \mu V$ vs. $0.24 \mu V$ and larger in the right than in the left occipito-parietal sites).

Table 2. Mean Amplitudes (OM1, OM2, O1, O2, PO3, PO4, T5 and T6) between 140 and 600 msec, for Each Stimulus in the Size-Decision Task

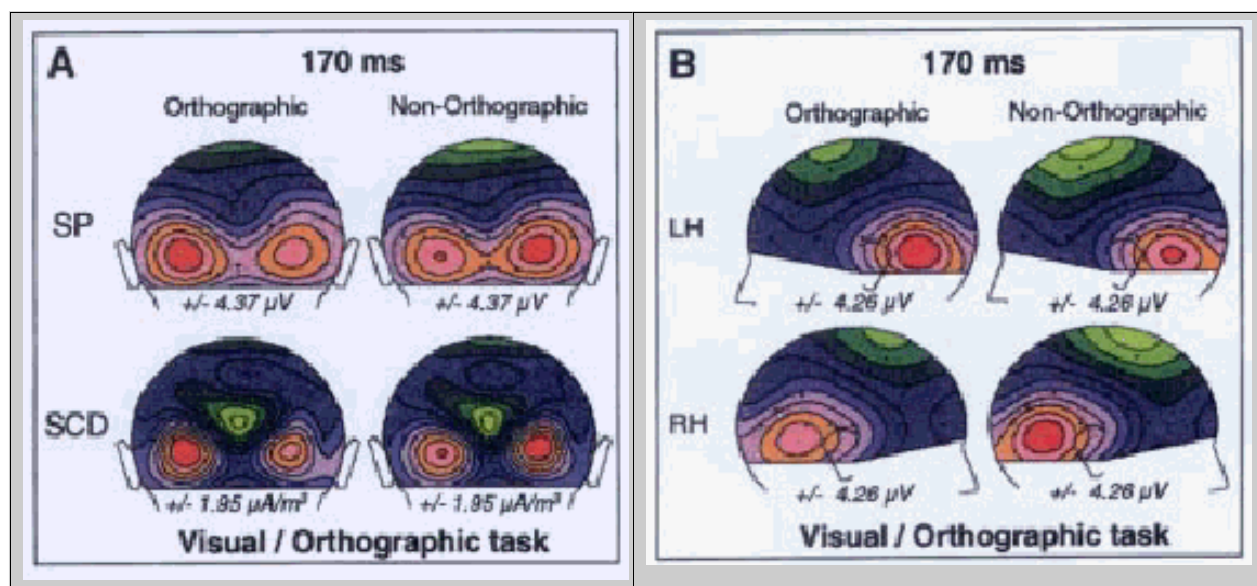
	Words	Pseudowords	Nonwords	Symbols	Forms
Mean Amplitude	0.30	0.35	0.38	2.16	2.20
SEma ^a	0.37	0.37	0.42	0.40	0.40

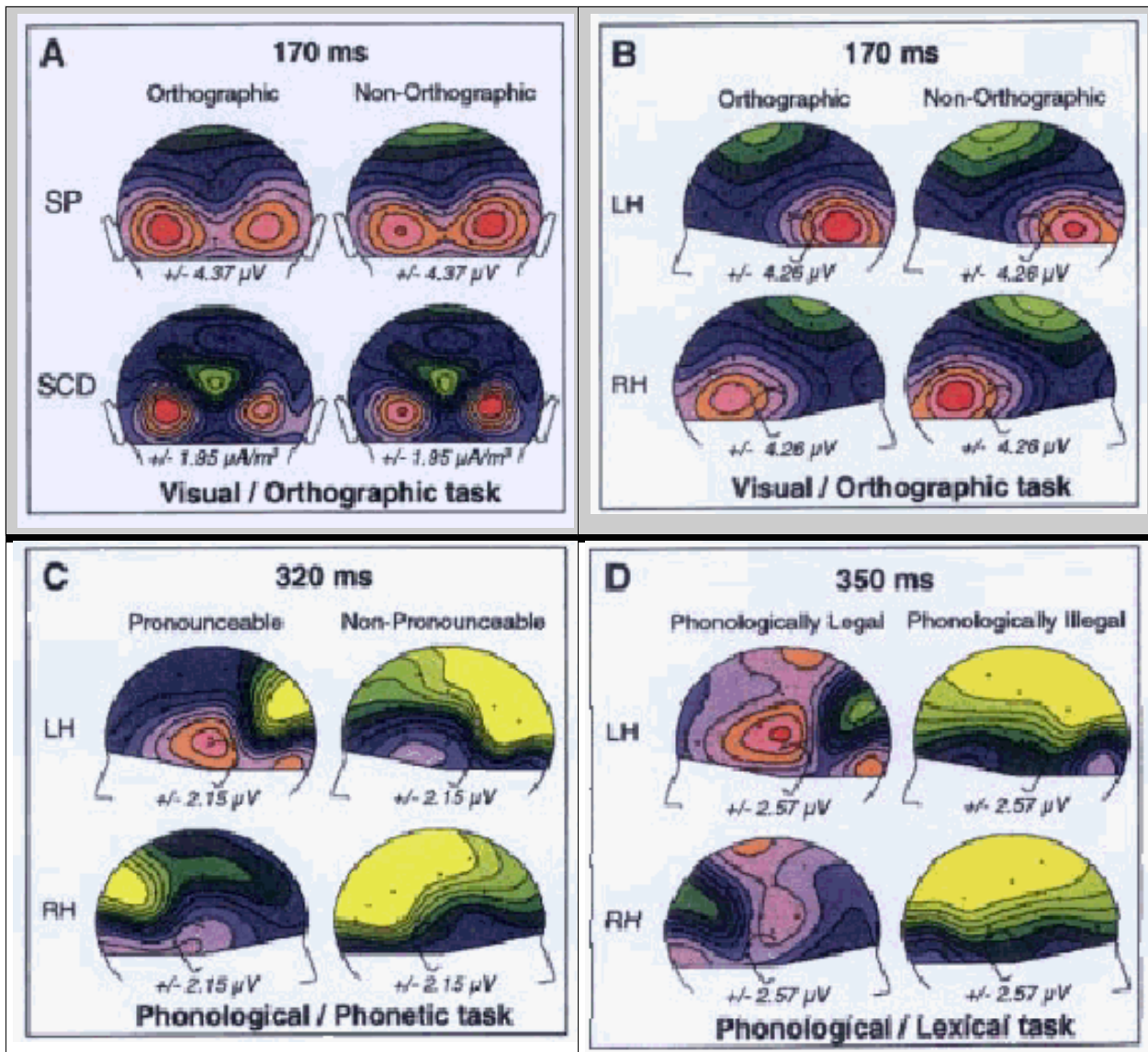
^aSEm = standard error of the mean).

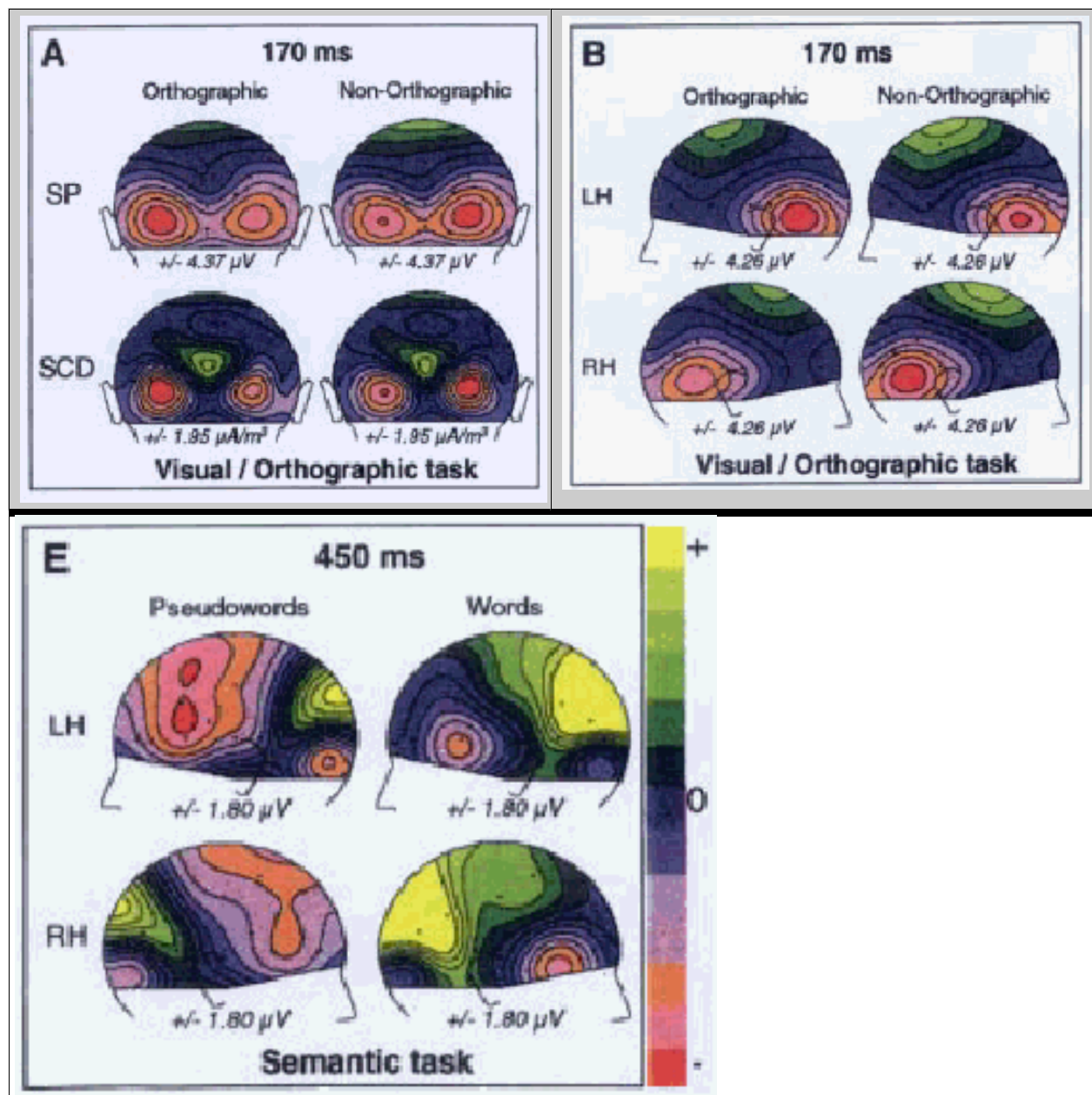
N170 Latency

A two-way ANOVA was performed on the N170 peaklatency measured between 140 and 200 msec at T5 and T6 (where the N170 was most conspicuous), with Stimulus Category (orthographic, nonorthographic) and Hemisphere (left, right) as within-subject factors. This analysis showed that the N170 latency was similar for orthographic and nonorthographic categories ($F(1, 23) < 1.00$) and significantly shorter at T5 (168 msec) than at T6 (175 msec) ($F(1, 23) = 5.96, p < 0.025$). The interaction between Stimulus Category and Hemisphere was not significant ($F(1, 23) = 0.05$).

Figure 2. Scalp distribution of the negative potentials elicited in each task. Pink-purple hues represent negative voltages, yellow-green hues represent positive voltages. (A) Back view of the scalp potential (first row) and current density (second row) distributions of the N170s to orthographic (left) and nonorthographic (right) stimuli in the size task. (B) Lateral view of the N170s scalp potential distributions to orthographic and nonorthographic stimuli in the size task. (C) Scalp potential distributions of the N320s to pronounceable and nonpronounceable stimuli in the rhyme task. (D) Scalp potential distributions of the N350s to phonological legal and phonological illegal stimuli in the lexical decision task. (E) Scalp potential distributions of the N450s to pseudowords and words stimuli in the semantic decision task.







Phonological/Phonetic (Rhyme) Task

The ERPs elicited by the three stimulus types in the rhyme discrimination task displayed two distinct categories of responses. One included the pronounceable stimuli (words and pseudowords); the other included the nonpronounceable stimuli (nonwords). This distinction started at about 290 msec from stimulus onset and lasted for about 330 msec (Figure 3). During that period, a negative potential peaking at about 320 msec after stimulus onset (N320) was most evident over the temporal and temporo-parietal regions, particularly in the ERP elicited by pronounceable stimuli; the ERPs elicited by nonpronounceable stimuli during that period were dominated by a positive potential that was interrupted by a "shoulder" in the region of the N200 (see Figures 2C and 3). An initial

ANOVA comparing the mean amplitude of the ERPs elicited by each stimulus type at all seven lateral electrodes over each hemisphere between 270 and 500 msec supported the categorization between pronounceable and nonpronounceable stimuli. This analysis showed a significant main effect of stimulus type ($F(2, 46) = 20.0$, $MSE = 0.44$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.98$) that, as revealed by post hoc univariate contrasts, reflected only the fact that the mean amplitude elicited by the nonwords ($1.43 \mu\text{V}$) was significantly more positive than that elicited by either words ($0.45 \mu\text{V}$) or pseudowords ($0.33 \mu\text{V}$), which did not differ one from another ($F(1, 23) < 1.0$). Therefore, for the subsequent analyses, the responses to the three stimulus types were grouped into two distinct categories: *pronounceable* stimuli including words and pseudowords (168 stimuli) and *nonpronounceable* stimuli, which were the nonwords (84 stimuli). A series of point-by-point *t* test analyses revealed that the difference between these two categories was significant ($p < 0.01$), starting at 295 msec at T3 (left hemisphere) and at 305 msec at T4 (right hemisphere). Because the latency range of the N320 wave (270 to 370 msec) was the earliest time window where pronounceable and nonpronounceable stimuli elicited different ERPs, we focused the analysis of the influence of stimulus category on the N320 latency, amplitude, and scalp distribution.

N320 Amplitude and Scalp Distribution

Figure 2C shows the scalp potential distribution of the responses to pronounceable and nonpronounceable stimuli at 320 msec poststimulus onset on the left and right hemispheres. A wide positive field on the occipito-central areas characterized the responses to nonpronounceable stimuli. The potential distribution to pronounceable stimuli displayed two voltage patterns: a negative potential field over the temporal areas and a negative/positive pattern over the occipito-parietal region, slightly larger at the left than at the right hemisphere sites. N320 shows a larger amplitude over the left temporal areas (around T3) than over the right temporal areas (around T4) and larger for pronounceable stimuli than for nonpronounceable ones.

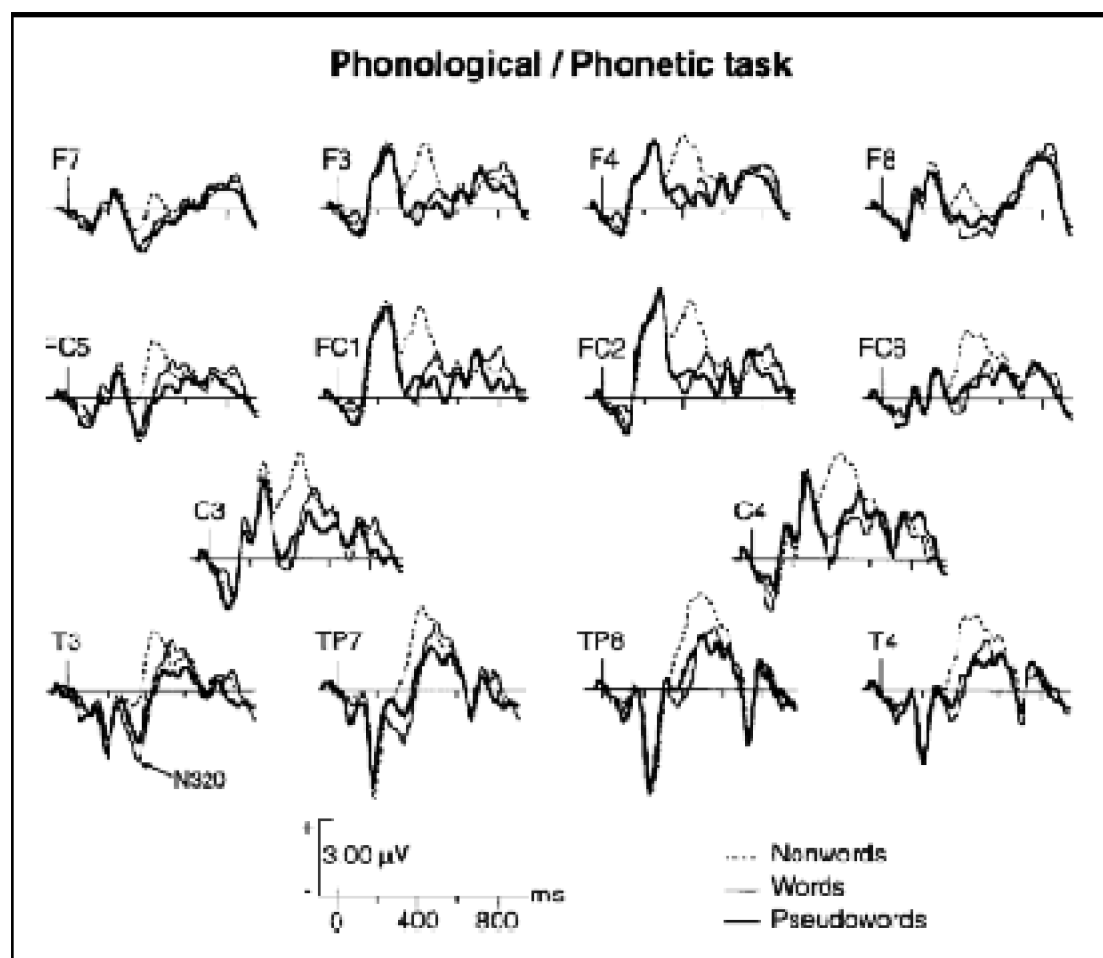


Figure 3. ERPs to nontarget stimuli (words, pseudowords, and nonwords) at the sites of interest in the phonological/phonetic task. The N320 wave was largest at T3—on the left temporal hemisphere—and was much smaller for nonwords than for pseudowords and words.

The statistical analysis of these differences was based on a three-way ANOVA with Stimulus Category (pronounceable, nonpronounceable), Site (TP7/8, T3/4, C3/4, FC1/2, FC5/5, F3/4, F7/8), and Hemisphere (left, right) as within-subject factors. The dependent variable was the mean amplitude of the N320 between 270 and 370 msec from stimulus onset. This analysis revealed that the N320 was larger (i.e., more negative) for pronounceable ($-0.18 \mu\text{V}$) than for nonpronounceable stimuli (which in fact elicited a positive waveform in the same latency range, $0.99 \mu\text{V}$) ($F(1, 23) = 15.7$, $MSE = 14.66$, $p < 0.001$) and at the left ($0.04 \mu\text{V}$) than at the right hemisphere sites ($0.77 \mu\text{V}$) ($F(1, 23) = 19.92$, $MSE = 4.53$, $p < 0.001$). The main effect of site was also significant ($F(6, 138) = 16.92$, $MSE = 3.57$, $p < 0.001$). The interaction between the Stimulus Category and the Site effects was significant, suggesting that the difference between the pronounceable and the nonpronounceable stimuli was larger at some sites than at others ($F(6, 138) = 8.82$, $MSE = 0.37$, $p < 0.001$). No other interactions were significant. The scalp distribution of the N320 was analyzed by a one-way ANOVA in which the dependent variable was the amplitude of N320 elicited by pronounceable stimuli averaged across hemispheres. This

analysis showed that the N320 varied significantly with site ($F(6, 138) = 13.4, p < 0.001$, $\eta^2 = 0.35$). Post hoc univariate contrasts revealed that the amplitude of the N320 was significantly larger at T3/4 ($-1.1 \mu\text{V}$) than at any other location and that it was negative at F7/8, TP, and FC5/6 ($-0.68, -0.65, \text{ and } -0.53 \mu\text{V}$, respectively) and positive at the more central and frontal electrodes, C, FC1/2, and F3/4 ($0.59, 0.76, \text{ and } 0.31 \mu\text{V}$, respectively). This distribution statistically validates the lower midtemporal distribution of the N320. A post hoc analysis of the interaction between the stimulus category and the site showed that the difference between pronounceable and nonpronounceable stimuli was largest at F7/8 ($1.85 \mu\text{V}$). The possible interaction of the hemispheric differences with gender was examined for the N320 as for the N170 potential. This analysis showed that neither the Gender \times Hemisphere nor the Gender \times Stimulus Type by Hemisphere interactions were significant (for both $F(1, 22) < 1$).

N320 Latency

A Stimulus Category by Hemisphere ANOVA was performed on the N320 peak latency measured at T3 and T4 (where the amplitude of the N320 elicited by pronounceable stimuli was maximal). This analysis showed that N320 latency was significantly shorter for nonpronounceable stimuli (303 msec) than for pronounceable stimuli (326 msec) ($F(1, 23) = 16.55, p < 0.001$), without a significant main effect of hemisphere ($F(1, 23) < 1.00$).

The interaction between Stimulus Category and Hemisphere, however, was significant ($F(1, 23) = 5.68, p < 0.025$), revealing that in response to pronounceable stimuli the N320 peaked earlier at T3 (321 msec) than at T4 (331 msec), whereas in response to nonpronounceable stimuli it peaked earlier at T4 (297 msec) than at T3 (309 msec). Hence, the left hemisphere responded faster to pronounceable than to nonpronounceable stimuli, whereas the opposite pattern was found for the right hemisphere.

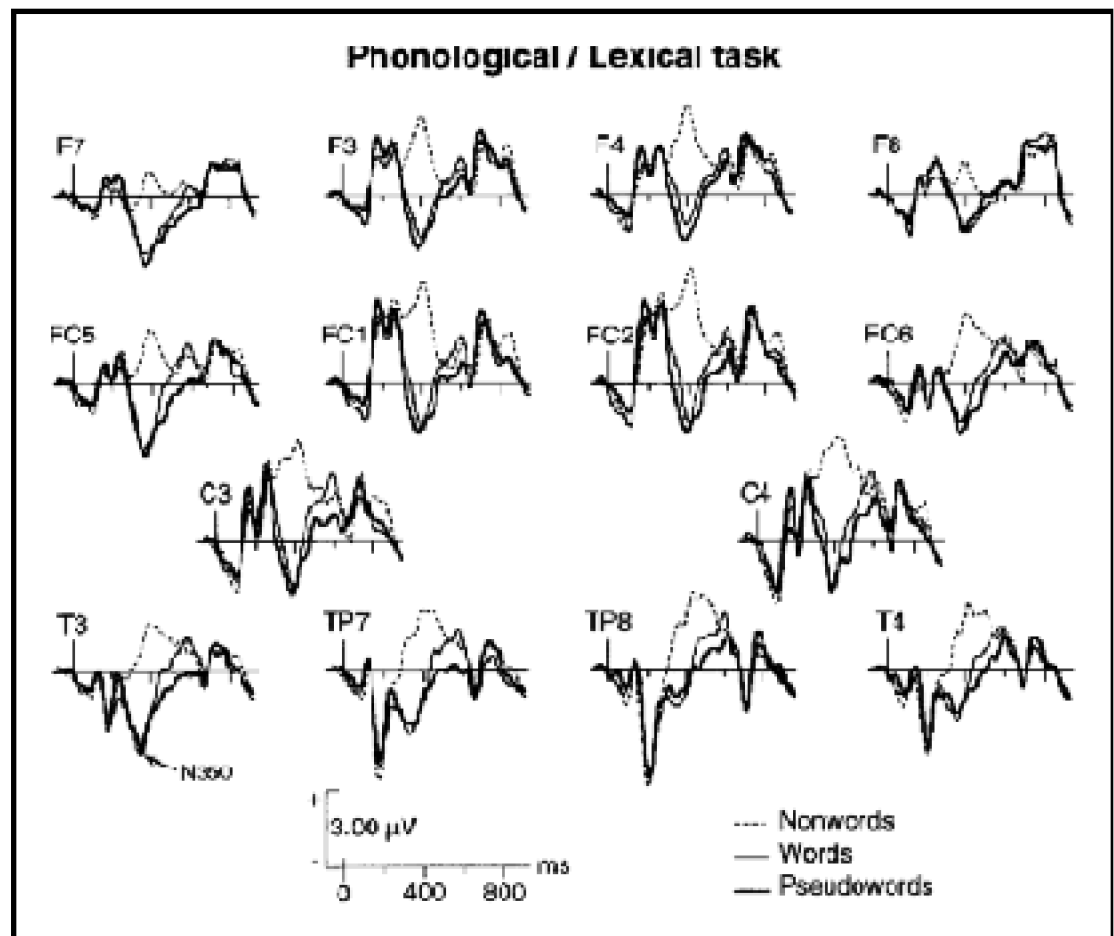


Figure 4. ERPs elicited by nontarget stimuli (words, pseudowords, and nonwords) at the sites in the lexical decision task. The N350 wave was largest at T3—on the left temporal hemisphere—and was elicited only by words and pseudowords. Unlike legal phonological stimuli, non-words elicited a large positive deflection.

Phonological/Lexical Task

As in the phonological/phonetic task, the ERPs elicited by the three stimulus types in the lexical decision tasks revealed two distinct categories of responses. One included the words and the pseudowords and the other included the nonwords. This distinction was evident starting at about 270 msec from stimulus onset and lasting for about 250 msec, an epoch that encompassed a negative positive deflection for the words and pseudowords, but a positive peak for the nonwords (Figure 4). An initial ANOVA compared the mean amplitude of the ERPs elicited between 270 and 500 msec by each Stimulus Type (words, pseudowords, nonwords) at the midtemporal and anterior-temporal Sites (T3/4, C3/4, FC5/6, F7/8, see Figure 2D) and over each Hemisphere (left, right). This ANOVA showed that the main effects of Stimulus Type and Site were significant ($F(2, 46) = 47.1, p < 0.001, GG \text{ epsilon} = 0.84$ and $F(3, 69) = 14.7, p < 0.001, GG \text{ epsilon} = 0.58$, respectively) and that, across all condition and sites, the ERPs elicited at the left hemisphere sites were more negative ($\square 0.33 \mu\text{V}$) than at the right hemisphere sites, which were actually positive

(0.17 μ V) ($F(1, 23) = 9.9, p < 0.005$). The interaction between Stimulus Type and Site was also significant, suggesting that the effect of Stimulus Type was different at different scalp locations² ($F(6, 138) = 14.5, p < 0.001, GG \text{ epsilon} = 0.54$). Post hoc univariate contrasts showed that the mean amplitude of the ERP elicited by words (-0.63μ V) and by pseudowords (-1.00μ V) during this period did not differ significantly ($F(1, 23) = 3.2, p = 0.085$), both being significantly more negative than the mean amplitude of the ERP elicited by the nonwords at this time (1.38μ V) ($F(1, 23) = 62.6, p < 0.001$ and $F(1, 23) = 52.2, p < 0.001$ for pseudowords and words, respectively). Consequently, the words and pseudowords (168 stimuli) were collapsed to form one category of phonologically legal stimuli to be compared with the nonwords, which were phonologically illegal stimuli (84 stimuli). A series of point-by-point t tests between the waveforms elicited by the pronounceable and the nonpronounceable stimuli showed that this difference became significant ($p < 0.01$) at 270 msec over the left hemisphere (T3) and at 300 msec over the right hemisphere (T4).

The difference between the two stimulus categories was most evident about 350 msec from stimulus onset, at the peak of the negative deflection elicited primarily by the phonologically legal stimuli (N350). Around that latency, the increase in the positivity elicited by nonwords was interrupted by a "shoulder" (i.e., a decrease in the magnitude of the positive derivative of the waveform) and even a short-lasting change in its direction at some locations. Hence, it appears that phonologically legal and illegal stimuli were processed significantly differently, at least as these processes were reflected by ERPs. Because the present task was designed to examine the difference between the deeper, lexical processes that may be required to distinguish between words and pseudowords, and the more superficial processes that are probably sufficient to distinguish nonwords (Balota & Chumbley, 1984), our analyses focused on the N350, which was most conspicuous at the temporal and fronto-central sites.

N350 Amplitude and Scalp Distribution

Figure 2D shows the scalp-potential distribution of the responses to phonologically legal and illegal stimuli, 350 msec poststimulus over the left and right hemispheres, respectively. Although the scalp distribution of the N350 was apparently more anterior and central than that of the N320, for the purpose of intertask comparisons we have analyzed the same subset of scalp sites as in the phonological/phonetic task. Hence, the mean amplitude of the N350 was calculated between 300 and 400 msec separately for legal and illegal stimuli at TP7, T3, C3, FC5, FC1, F3, and F7 over the left hemisphere and the corresponding sites over the right hemisphere. These data were analyzed using a Stimulus Category \times Site \times Hemisphere within-subject ANOVA. The analysis showed that all three main effects were significant ($F(1, 23) = 85.6, p < 0.001, F(6, 138) = 12.8, p < 0.001, GG \text{ epsilon} = 0.41$ and $F(1, 23) = 7.1, p < 0.015$ for the Stimulus Category, Site, and Hemisphere, respectively). The interaction between Stimulus Type and Site and that between Stimulus Type and Hemisphere and the three-way interaction between Stimulus Type, Site, and Hemisphere were also significant ($F(6, 138) = 16.5, p < 0.001, GG \text{ epsilon}$

² We will analyze this interaction in more detail in our analysis of the distribution of the N350.

= 0.37, $F(1, 23) = 8.5$, $p < 0.01$, and $F(6, 138) = 8.5$, $p < 0.025$, GG epsilon = 0.38, respectively). The distribution of the N350 was examined with a Site \times Hemisphere ANOVA. This analysis showed that the N350 was larger (i.e., more negative) at left ($-1.58 \mu\text{V}$) than at right ($-0.91 \mu\text{V}$) hemisphere sites ($F(1, 23) = 15.6$, $p < 0.005$). Across hemispheres, its amplitude varied significantly ($F(6, 138) = 2.9$, $p < 0.01$, GG epsilon = 0.4). Post hoc univariate contrasts revealed that, like the N320, the N350 was largest at T3/4 ($-1.75 \mu\text{V}$). However, in contrast to the N320, its amplitude was not significantly smaller at FC5/6 ($-1.6 \mu\text{V}$) than at T3/4, and it was only slightly reduced at F7/8 ($-1.34 \mu\text{V}$). The difference between the amplitude of the N350 at these three sites was not significant. In contrast, the amplitude of the N350 at the TP5/6 ($-1.24 \mu\text{V}$) sites, which were immediately posterior to the T3/4, was significantly smaller than at T3/4 ($F(1, 23) = 12.9$, $p < 0.01$). These results confirmed a midtemporal and dorsotemporal scalp distribution of the N350, with ramifications in the anterior temporal lobes. This distribution is different from that of the N320. Yet, given the spatial and temporal proximity of the N320 and the N350, we cannot exclude the possibility that the topography observed in Figure 3D was influenced by an overlap of N320 and N350. As previously, none of the interactions with the participant's gender were significant.

N350 Latency

The N350 latency for the phonologically legal category did not differ significantly between the T3 (340 msec) and the T4 (345 msec) electrode sites ($F(1, 23) = 0.22$).

Semantic Task

In the semantic task, all the stimulus types elicited distinguishable ERPs. In particular, the semantic task differed from the phonological tasks in that the responses to words and pseudowords were also distinct. However, at most sites, the period during which the ERPs elicited by words seem to be different from those elicited by pseudowords began later and was shorter than the period during which the ERPs elicited by nonwords were distinct from the other two categories. Therefore, for the initial analysis of the differences among stimulus types we divided the entire period during which differences were noticeable (270 to 600 msec) into two epochs. The first was from 270 to 350 msec and the second was from 350 to 600 msec. The differential activity was distributed at the fronto-central and anterior-temporal sites (Figure 2E).

Consequently, the initial ANOVA compared the mean amplitude of the ERPs elicited by each stimulus type, during each epoch, at T3, FC5, FC1, F3, F7, and at the correspondent sites over the right hemisphere. This analysis showed significant main effects of Stimulus Type ($F(2, 46) = 16.9$, $p < 0.001$, GG epsilon = 0.90), Site ($F(4, 92) = 15.0$, $p < 0.001$, GG epsilon = 0.50), and Hemisphere ($F(1, 23) = 29.6$, $p < 0.001$). There was no significant main effect of the epoch ($F(1, 23) < 1.00$). The interaction between the Stimulus Type effect and the epoch was significant ($F(2, 46) = 15.7$, $p < 0.001$, GG epsilon = 0.69). The source of this interaction was revealed by separate analyses for each epoch. These analyses, followed by univariate contrasts, revealed that during the first epoch the ERPs elicited by words and pseudowords were not significantly different ($F(1, 23) = 2.35$, $p = 0.14$), both being more negative than those elicited by nonwords

(1, 23) = 5.0 $p < 0.05$, for words versus nonwords). During the second epoch, however, the three stimulus conditions differed significantly from one another ($F(1, 23) = 4.9$, $p < 0.05$ for pseudowords vs. words and $F(1, 23) = 45.6$, for words vs. nonwords).

The most conspicuous event that distinguished words from pseudowords during the epoch of interest was a negative potential, that peaked at about 450 msec from stimulus onset. At that time the nonwords elicited a positive potential which resembled the potentials elicited by nonwords in the phonological discrimination tasks. Because no N450 was elicited by nonwords, and assuming that a superficial analysis was sufficient to decide that nonwords were not targets, we analyzed the characteristics and the scalp distribution of the N450, including only the ERPs elicited by pseudowords and words.

N450 Amplitude and Scalp Distribution

Figure 2E shows the scalp potential distribution of the responses to pseudowords and words at 450 msec poststimulus onset, at the left and right hemisphere sites.

Words elicited a well-circumscribed bilateral negativity peaking at more anterior sites than that elicited by words in the lexical decision task. Pseudowords display two negative maxima, more evident over the left than over the right hemisphere: one, centered between F7, FC5, and F3 had a topography that contained the areas activated by the N350 but also more anterior regions (Figure 2D and 2E). The second, centered around FC1, corresponds to the N450 shown in Figure 5 and was not observed in the lexical decision task. As in the previous experimental sessions, a negative activity was also observed above the occipital areas.

The scalp potential distribution of the N450 was assessed by a Stimulus Type (words, pseudowords) \times Site (TP, T, C, FC5/6, FC1/2, F3/4, and F7/8) \times Hemisphere (left, right) ANOVA. This analysis showed that the N450 elicited by pseudowords (-1.0 μV) was significantly more negative than that elicited by words, which, across sites, was positive (0.15 μV) ($F(1, 23) = 18.4$, $p < 0.001$); it was significantly more negative over the left hemisphere (-0.60 μV) than over the right hemisphere (-0.22 μV) ($F(1, 23) = 4.9$, $p < 0.05$) and differed significantly among scalp sites ($F(6, 138) = 9.5$, $p < 0.001$, $GG \epsilonpsilon = 0.42$).

The interaction between Stimulus Type and Site effects was significant ($F(6, 138) = 13.2$, $p < 0.001$, $GG \epsilonpsilon = 0.33$), revealing that the Stimulus Type effect was not significant at the most anterior electrode sites (F7 and F8), whereas it was significant at all other sites, which did not differ among themselves. No other interactions were significant. Post hoc contrasts examining the site effect revealed that, across words and pseudowords, the N450 was significantly larger (more negative) at F7/8 (-1.2 μV) than at all other sites (the difference between F7/8 and the second largest N450 at FC5/6 was significant, $F(1, 23) = 8.1$, $p < 0.01$), negative at the anterior supratemporal FC5/6 ($\square 0.68 \mu\text{V}$), F3/4 ($\square 0.65 \mu\text{V}$) FC1/2 ($\square 0.22 \mu\text{V}$) and midtemporal sites T3/4 ($\square 0.36 \mu\text{V}$) (which did not differ significantly among themselves), and positive at the centro-lateral C3/4 (0.06 μV) and posterior-temporal sites TP7/8 (0.20 μV). The difference between the N450 elicited at FC5/6 and F3/4 was significant ($F(1, 23) = 5.7$ $p < 0.05$). This distribution validates the anterior-temporal and anterior-supratemporal scalp distribution of the N450³.

N450 Latency

A Stimulus Type (words, pseudowords) by Hemisphere ANOVA performed on the N450 peak latency measured at FC1 and FC2 showed no significant main effects and no interaction (for the stimulus type effect $F(1, 23) = 2.0$, $p = 0.17$, and all other f values less than 1.00). The N450 latency for words and pseudowords at the left and right hemispheres was similar (448 msec).

Across-Task Comparisons

Because one of the aims of this study was to compare the processing of orthographic stimuli at different linguistic levels, we compared the ERPs elicited by words, pseudowords, and nonwords across tasks. In particular, we focused on the comparison between the phonological/phonetic, phonological/lexical, and semantic decisions, testing the hypothesis that these processes are functionally and, as far as the scalp distribution of potentials and current densities reflect underlying brain mechanisms, neuroanatomically distinct. Overall, except for the N170 which was elicited at the posterior-temporal and occipital sites (Figure 6),⁴ the across-task comparison distinguished most clearly between the nonwords and the phonologically legal stimuli (words and pseudowords). Whereas the pattern of the ERP activity for words and pseudowords differed depending on whether the task required phonological/phonetic, lexical, or semantic analysis, the ERPs elicited by nonwords were about the same across tasks. Furthermore, the negative potentials elicited by phonologically legal stimuli in the phonological/phonetic, phonological/lexical, and semantic decision tasks were absent (or almost absent) in the ERPs elicited by nonwords (Figure 7).

The similarity of the ERPs elicited by nonwords across the three linguistic tasks (the two phonological and the semantic) was verified by an ANOVA of the mean amplitude of the potentials elicited by nonwords at the frontocentral and parietal electrode sites (F3, Fz, F4, FC1, FC2, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4), where the positive peak was maximal. The mean amplitude was calculated for the epoch from 250 to 500 msec after stimulus onset, which includes the positive peak characteristic of the ERPs elicited by these stimuli. This analysis confirmed that the ERP elicited by nonwords was practically the same across the three tasks (0.23, 0.22 μV , and 0.18 μV for the rhyme, lexical decision, and semantic decision tasks, respectively; $F(2, 46) = 1.77$, $p = 0.18$, $\eta^2 = 0.03$).

³ The significantly larger N450 at F7 and F8 may, however, reflect the absence of the stimulus type effect at these sites. Nonetheless, for pseudowords as well as for words, the largest N450 was found at F7 (-1.58 and -1.19 μV for pseudowords and words, respectively).

⁴ An ANOVA comparing the N170 elicited at T5 and T6 in each task showed that there was indeed no significant main effect of task ($F(3, 69) = 1.9$, $p = 0.15$). A significant interaction between stimulus type and task, however, suggested that the difference between words, pseudowords, and nonwords was not the same across tasks. Separate analyses revealed that whereas the difference between words and pseudowords was not significant in any task, the nonwords elicited significantly larger N170 than the words in the lexical decision ($F(1, 23) = 59.3$, $p < 0.001$) and in the semantic decision ($F(1, 23) = 56.3$, $p < 0.001$) tasks. This interaction suggests that deeper tasks may have a top-down influence on the N170 recorded at the posterior-temporal lobes.

The analysis of the positive peak latency (at Cz) similarly showed little difference across tasks (350, 359, and 388 msec for the phonological/phonetic, phonological/lexical, and semantic tasks, respectively; $F(2, 46) = 3.37$, $p = 0.05$, $\eta^2 = 0.94$).

A separate analysis of each task showed that words and pseudowords elicited negative potentials that differed from the ERPs elicited by nonwords. These potentials peaked at about 320 msec in the phonetic task, 350 msec in the lexical task, and 450 msec in the semantic task (Figures 3 to 5, and 8). To verify the statistical reliability of these differences we analyzed the peak latency of the negative potentials elicited in each task by words and pseudowords at the sites where they were maximal (T3 for the phonetic and lexical tasks and F7 for the semantic task). The ANOVA showed that the latency of the negative potentials elicited by words and pseudowords was similar across tasks ($F(1, 23) = 1.6$, $p = 0.22$), whereas the main effect of task was highly significant ($F(2, 46) = 192.7$, $p < 0.001$). The interaction between the two factors was not significant ($F(2, 46) < 1.00$). Post hoc univariate comparisons revealed that the latency of the negative peak in the semantic task (448 msec) was significantly longer than in the phonological/lexical task (358 msec; $F(1, 23) = 235.9$, $p < 0.001$), which in turn was longer than in the phonological/phonetic task (340 msec; $F(1, 23) = 10.9$, $p < 0.005$).

The amplitudes of the negative peaks across the three tasks were compared using a Task (rhyme, lexical decision, semantic decision) \times Stimulus Type (word, pseudoword) ANOVA. The dependent variable was the mean amplitude of each peak as measured for the separate analyses for the rhyme and the lexical decision tasks at T3 and for the semantic decision task at F7. This analysis revealed a significant difference between tasks ($F(2, 46) = 16.4$, $p < 0.001$), whereas no difference was found across tasks between the potentials elicited by words and pseudowords ($F(1, 23) < 1.00$). The most interesting result, however, was a significant Stimulus Type \times Task interaction ($F(2, 46) = 5.1$, $p < 0.01$), suggesting that the difference between the responses to word and pseudowords varied across tasks. Post hoc univariate analyses revealed that the N320 was slightly larger for words (-1.42 μV) than for pseudowords (-1.02 μV) in the rhyme task ($F(1, 23) = 3.15$, $p < 0.09$), the two stimulus types elicited equally large N350 (-2.0, and -2.13 μV for words and pseudowords, respectively) in the lexical decision task ($F(1, 23) < 1.00$), whereas the N450 was larger for pseudowords (-1.3 μV) than for words (0.54 μV) in the semantic decision ($F(1, 23) = 24.4$, $p < 0.001$).

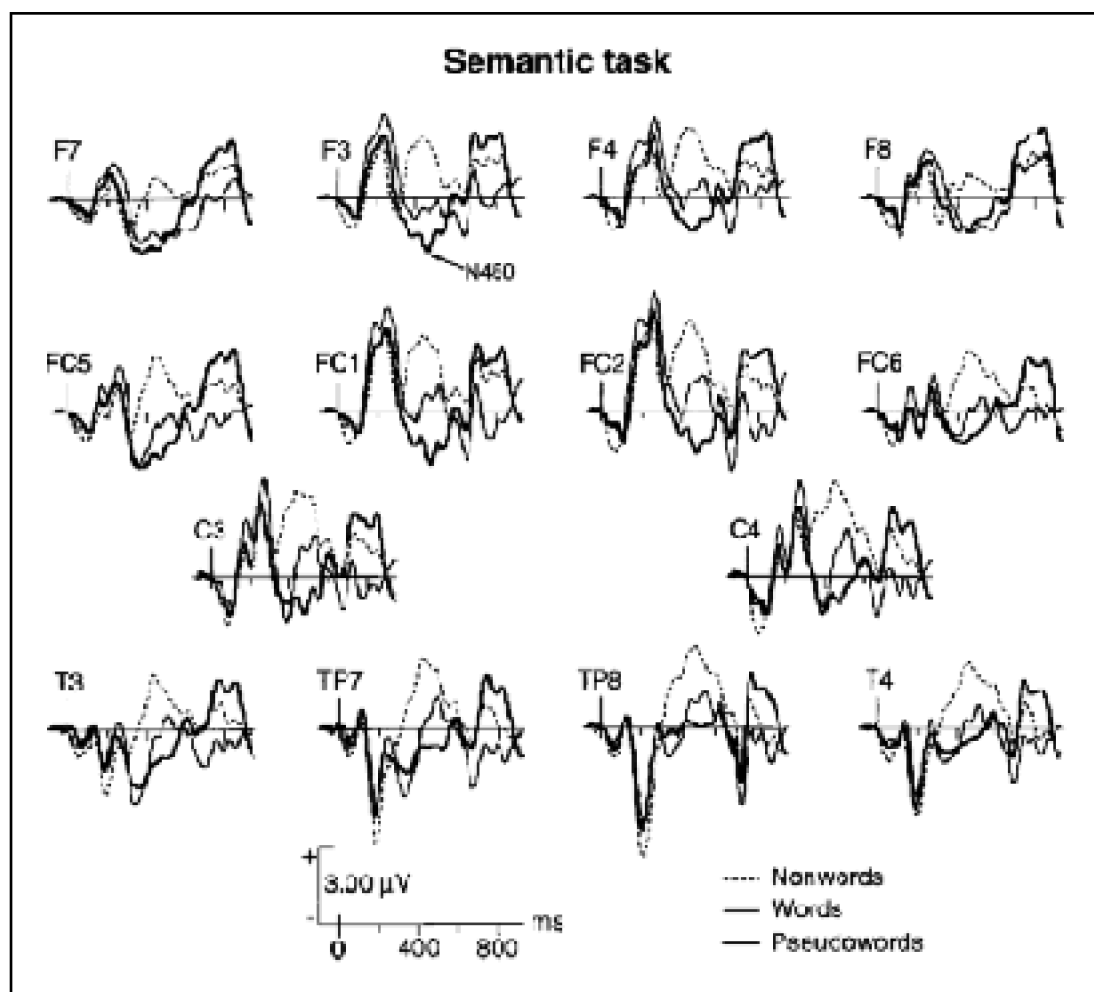


Figure 5. ERPs elicited by nontarget stimuli (words, pseudowords, and nonwords) at sites of interest in the semantic decision task. The most salient event is the N450 wave, larger for pseudowords than for words at FC1—on the left frontocentral hemisphere, which was not elicited by nonwords.

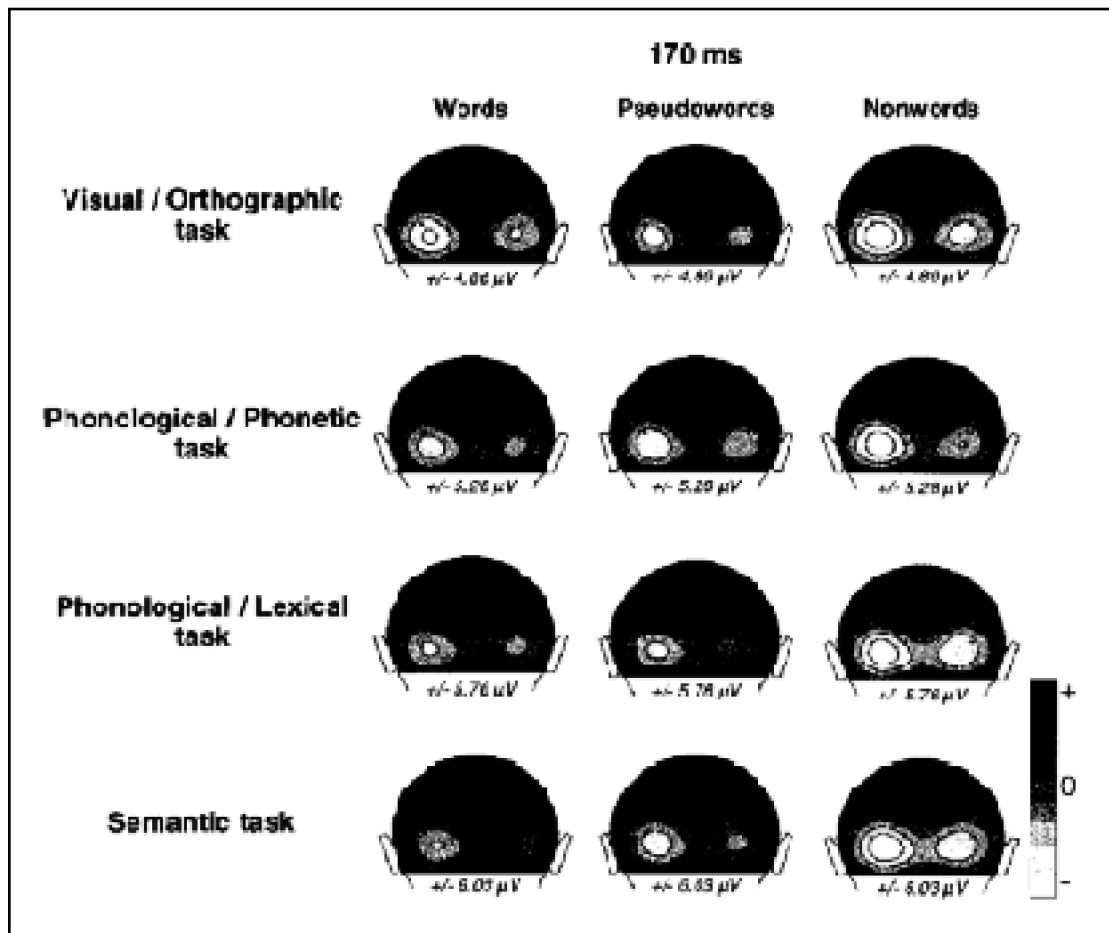


Figure 6. Back-view scalp potential distributions of the ERPs elicited by words, pseudowords, and nonwords in the visual/orthographic (first row), phonetic (second row), lexical/phonological (third row), and semantic (fourth row) tasks, at 170msec latency. The N170 potential is elicited by all orthographic stimuli regardless of processing level, slightly bigger over the left than over the right hemisphere. White hue represents negative voltages, and black hue, positive voltages. Half of the scale (in μV) is presented below each map.

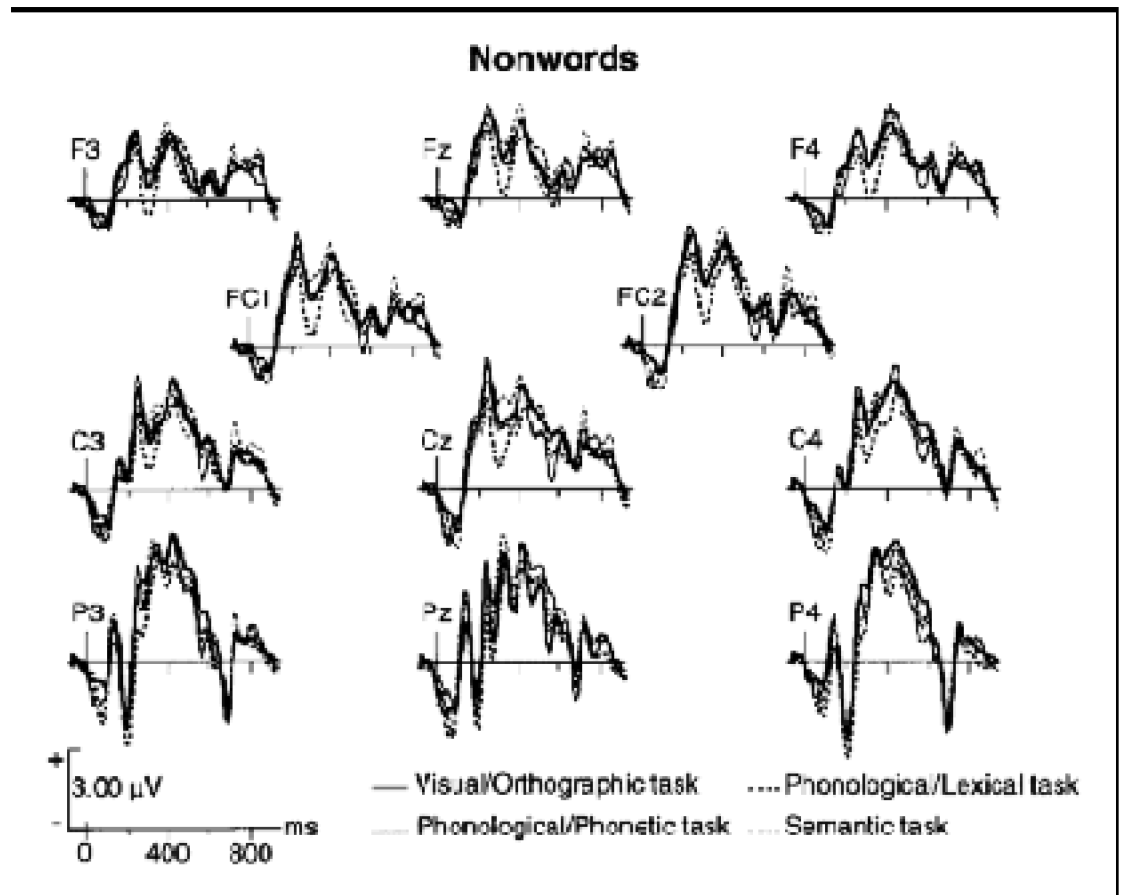


Figure 7. ERPs elicited by nonwords at the sites of interest in the four processing levels: visual/orthographic, phonetic, lexical/phonological, and semantic tasks.

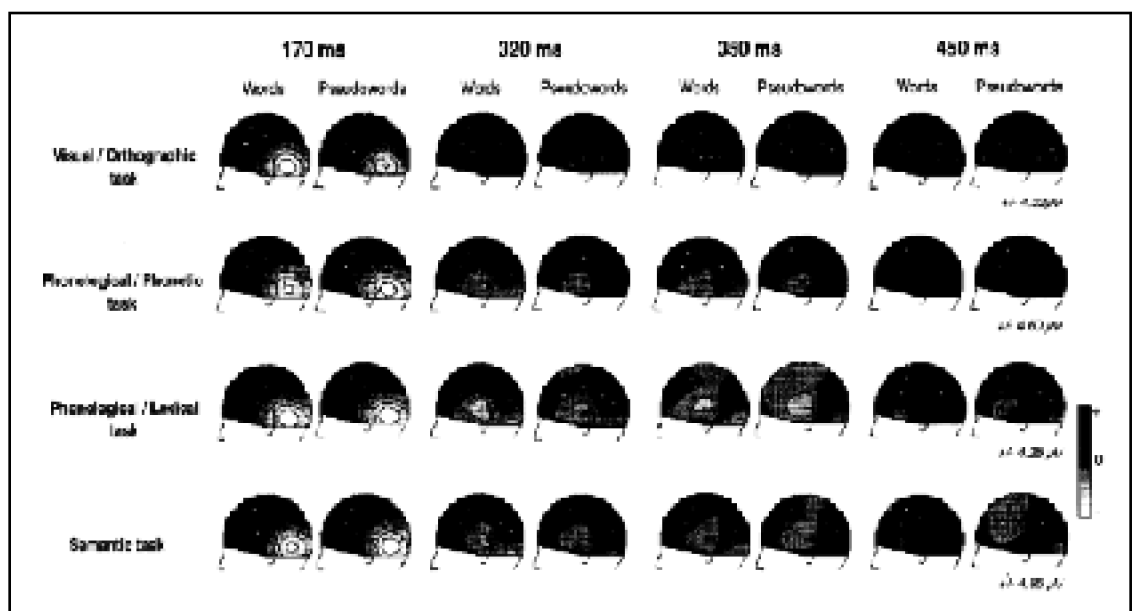


Figure 8. Left-hemisphere distribution of ERPs elicited by words and pseudowords at 170, 320, 350, and 450 msec, in each of the four experiments. White hue represents negative

voltages, and black hue, positive voltages. Half of the scale (in μV) is presented below each map.

ERPs Elicited by Target Stimuli

In each task, the target stimuli elicited large P300 components that were maximally positive at the centroparietal site (Pz). Although the P300 elicited by target stimuli were not at the focus of this study, in the absence of any objective measure of task difficulty we analyzed the amplitude and peak latency of this component (Figure 9 and Table 3). Moreover, as will become clear in the general discussion, the comparison of the latency and the amplitude of the P300 across tasks enhanced our understanding of the cognitive processes involved in each task.

P300 Latency

The P300 latencies, measured as the most positive peak in the 350 to 650 msec window at Pz (Table 1), were significantly different among the six tasks ("size," "rhyme," lexical decision-1 (LD-1), lexical decision-2 (LD-2), lexical decision-3 (LD-3), and semantic ($F(5, 115) = 21.29, p < 0.001, \eta^2 = 0.74$). Post hoc Tukey-A comparison tests revealed that P300 latency was significantly shorter for the visual task ("size" decision) than for all other tasks ($p < 0.01$), and shorter for the LD-1 and rhyme tasks than for the semantic, LD-2, and LD-3 tasks ($p < 0.05$). No other differences were significant.

P300 Amplitude

The P300 peak amplitudes, measured at Pz (Table 3), seem to be gradually reduced from the visual task to the semantic task ($F(5, 115) = 48.23, p < 0.001, \eta^2 = 0.76$). Post hoc Tukey-A analyses revealed, however, that the P300 amplitude was about the same in the two shallowest tasks (size and LD-1) and significantly larger in these two tasks than in all other tasks ($p < 0.01$).

The P300 amplitude in the deepest (semantic) task was significantly smaller than in all other tasks ($p < 0.01$).

Post hoc comparisons also showed that the differences between the rhyme, LD-2, and LD-3 tasks were statistically significant ($p < 0.01$).

Hence, the P300 data suggest that in the present study, as in other studies in which the level of processing has been manipulated, shallower tasks were performed faster than deeper tasks. Furthermore, assuming that the amplitude of the P300 is influenced by the amount of effort invested in the performance (e.g., Donchin, 1981) and the variance in the latency of the response in individual trials (jitter), the P300 amplitudes elicited by the targets suggest that the responses in the deeper tasks required more mental effort and were more variable than those in shallower tasks.

DISCUSSION

The present study was designed to explore the time course of processing visually presented words, as reflected by the neural electrical activity elicited while reading words

at different task-induced levels of processing. An oddball paradigm was used in which the distinction between targets and nontargets was based on either visual, phonologic, or semantic processes. In addition we introduced a rhyme task in which we assumed the need for phonetic processing in task performance. We focused mainly on the ERPs elicited by nontargets for which the negative waveforms were relatively “unmasked” by the robust P300 that is typically observed in response to targets. Four negative potentials distinct in latency and scalp distribution were discerned, each associated with a different level of processing: (1) one peaked at a latency around 170 msec (N170) over the occipito-temporal areas and distinguished between orthographic and nonorthographic stimuli in the size-detection task; (2) the second peaked at a latency around 320 msec (N320) over midtemporal areas, was larger at left than at right hemisphere sites, and distinguished between pronounceable and nonpronounceable letter strings in the rhyme detection task; (3) the third peaked around 350 msec (N350) over left fronto-temporal regions and distinguished between phonologically legal and phonologically illegal orthographic patterns in a lexical decision task; (4) the fourth peaked around 450-msec latency (N450) over left fronto-central regions and distinguished between meaningful and meaningless phonologically legal orthographic patterns in a semantic decision task. A detailed examination of each of these negative potentials and their interpretation will be deferred until after discussing the late positive potential elicited by the target stimuli.

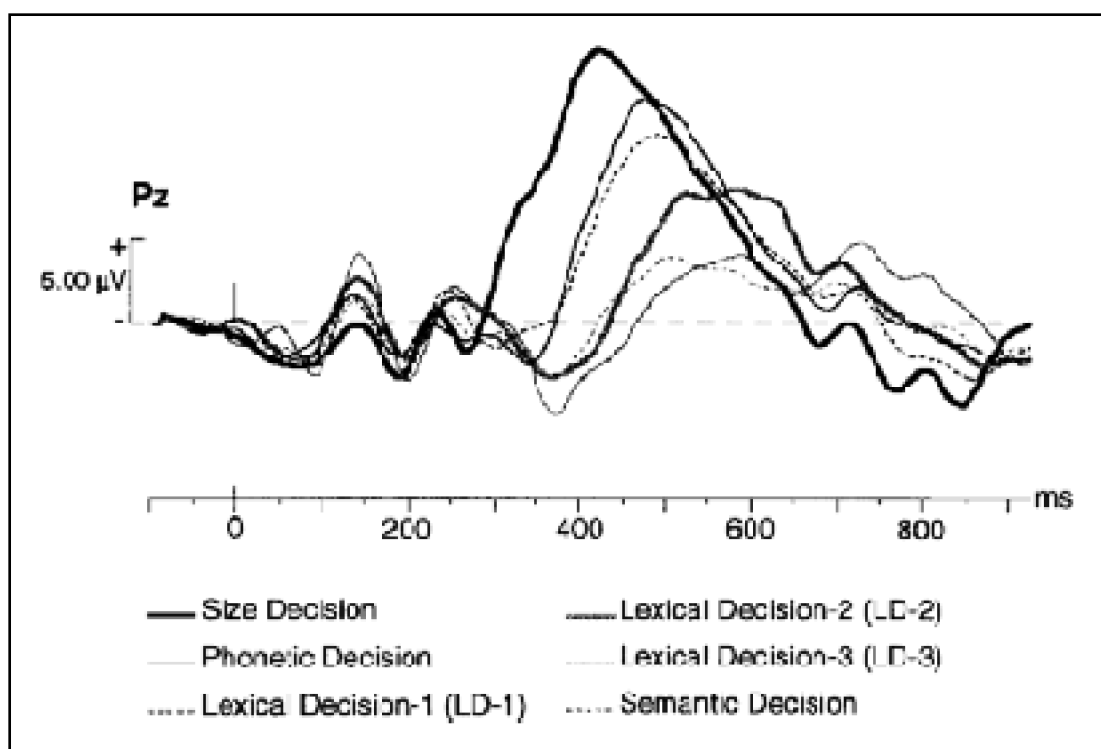


Figure 9. Across-subjects average of P300 to target stimuli in the six tasks (size decision, lexical decision-1 (LD-1), rhyme decision, lexical decision-2 (LD-2), lexical decision-3 (LD-3), and semantic decision).

Modulation of P300

As is typical in oddball paradigms, all target stimuli in the present study elicited a late positive potential that was identified as P300 on the basis of task characteristics.

Several studies have emphasized the distinction between a fronto-central (“P3a”) and a parietal (“P3b”) component of the P300. The P3a is believed to reflect the activation of brain reactions to unexpected events (“processing of surprise”) and P3b appears to be associated with the task-relevant categorization of oddball stimuli (Donchin, 1981; Verleger, Jaskowski, & Wauschkuhn, 1994). In the present study, the centro-parietal distribution of the P300 identified it as a P3b component. Many studies suggested that the P3b peak latency may be used as a temporal metric for stimulus evaluation (e.g., McCarthy & Donchin, 1981) and that it is sensitive to categorical decision strategies as well as the difficulty of discriminating targets from nontargets (e.g., Kutas, McCarthy, & Donchin, 1977). Its amplitude is determined by the task difficulty and the variance in the response latency in single trials, the amount of attention resources invested in the task, and design parameters such as the relative frequency of the target or its physical salience (Duncan-Johnson & Donchin, 1982). With this background in mind, we will examine the characteristics of our four tasks as reflected by the latency and amplitude of the P300 elicited by each target type.

Latency of P300 : An Index of Task Complexity?

The P300 latency was significantly longer in the LD-1 and in the rhyme tasks than in the size-decision task and was longest for targets in the LD-2, LD-3, and semantic tasks. The latency did not differ significantly between the LD-1 and the rhyme tasks or among LD-2, LD-3, and the semantic tasks. Although, in general, the order in which the P300 in the different tasks peaked was congruent with the a priori determined level of processing, the correlation was not perfect. The significantly shorter latency to word-targets in LD-1 (where the nontargets were illegal nonwords) than in LD-2 (where the nontargets were pseudowords) supports Balota and Chumbley’s (1984) suggestion that the rejection of illegal nonwords (as well as the acceptance of high frequency words) is based on their orthographic familiarity rather than a deeper process of lexical search. Yet, the difference between the latency to word-targets in LD-1 and targets in the size task suggests that although the execution of both tasks was based on a shallow visual analysis, distinguishing words from illegal nonwords was more demanding than distinguishing targets on the basis of their size. Hence it appears that the P300 latency, like RTs, does not reflect the level of processing required to recognize the target but rather the complexity of the process and the decision time. This may also account for the absence of a significant difference between the P300 obtained in the semantic and the lexical decision tasks, which required distinguishing words from pseudowords (LD-2 and LD-3), that is, it could not be based on familiarity or pure phonological grounds, as was possible in the LD-1 and the rhyme tasks. The level of processing seems to be better reflected in the amplitude of P300, to which we now turn.

Table 3. Mean P300 Latencies and Amplitudes (\pm SEm) Elicited by the Targets in the Different Tasks. P300 was measured as the largest positive potential value at Pz between 350 and 650 msec (SEm = standard error of the mean).

<i>Task</i>	<i>Size</i>	<i>LD-1</i>	<i>Rhyme</i>	<i>LD-2</i>	<i>LD-3</i>	<i>Semantic</i>
Target stimuli	High-sized stimuli	Words among nonwords	Words and pseudowords rhyming with vitrail	Words among pseudowords	Pseudowords among words	Abstract words
Latency (msec)	429 ± 30	485 ± 50	499 ± 46	554 ± 56	548 ± 69	530 ± 70
Amplitude (µV)	17.85 ± 4.20	17.17 ± 5.92	13.29 ± 4.16	12.15 ± 4.86	8.79 ± 4.06	6.36 ± 3.48

The Amplitude of P300: An Index of Levels of Processing?

The P300 amplitude was equally high in the LD-1 and the size tasks, significantly higher than in all other tasks.

Furthermore, it gradually decreased from the rhyme to the LD-2, LD-3, and semantic decision tasks. This variation in amplitude cannot be accounted for by the probability of the target because it was similar across tasks. It also cannot be explained by the nature of the target stimuli because the order of the amplitudes did not seem to reflect such factors. For example, although the frequency of the abstract-word targets was higher than that of concrete-word targets and of pseudowords, they elicited a lower P300 amplitude. Moreover, the amplitude of the P300 elicited by the physically outstanding targets in the size task (which were twice as large as all other stimuli) was equal to that in LD-1 where all the targets were words, equally in size with the nontarget stimuli. This suggests that the amplitude of the P300 may have captured the similarly shallow processes required to distinguish words from illegal nonwords or target stimuli that were physically larger than the nontargets. It may also have captured the increasingly deeper processes induced by the different tasks from the rhyme to the semantic decisions. Although this interpretation is tempting, it is obviously not the only one possible. A different factor that may account for the variation in the amplitude of the P300 in the different tasks is differential jitter in the latency of single trials. It is possible that for simple visual discriminations the decision time was about the same across the single trials. On the other hand, it is conceivable that in more difficult tasks the time required for discriminating between targets and primes varied across words. Consequently, the average decision-related ERP should have lower amplitude (and a larger duration) in the deeper than in the shallower tasks. For example, as is evident in Figure 9, the P300 was considerably broader in the semantic task than in the size or LD-1 tasks. This possibility is supported by the larger variance across subjects in the P300 latency for the LD-3 and semantic tasks than for the size and LD-1 tasks. Hence, the alternative interpretation is that the amplitude of the P300 in different tasks, like its latency, is (inversely) correlated with their complexity.

Whether the P300 variation across tasks reflected only task complexity or also, at least indirectly, the level of processing induced in each task, its pattern of variation supports our a priori distinction between the tasks. Consequently, we can now analyze the ERPs elicited by nontarget stimuli which, "unmasked" by the P300, ⁵ may have better

reflected the neural activity associated with each type of process.

Visual/Orthographic Processing

The most important outcome of the analysis of the ERPs elicited in the size-decision task was that orthographic and nonorthographic stimuli elicited significantly different responses without further distinction within each category. This pattern is similar to the results obtained intracranially by Nobre and colleagues (1994), suggesting that early in the course of visual processing, before phonological analysis occurs, the brain may distinguish between orthographic and nonorthographic visual information. Unlike the intracranial ERPs, however, in which the distinction between the two categories was limited to the N200, on the scalp the distinction between categories at the peak of N170 was followed by a longer lasting epoch during which the ERPs elicited by orthographic and nonorthographic stimuli were distinct.

Furthermore, whereas intracranially orthographic and nonorthographic stimuli elicit N200 potentials in adjacent but not overlapping regions of the middle fusiform gyrus, this pattern may have been reflected at T5 and T6 as an interaction between the stimulus category and the hemispheric asymmetry: The N170 elicited by orthographic stimuli was larger than that elicited by nonorthographic stimuli in the left posterior-temporal/occipital regions of the scalp (T5) and smaller in the right posterior-temporal/occipital regions of the scalp (T6). Moreover, the difference between the two categories began considerably earlier at T5 (140-msec) rather than T6 (210-msec). This difference suggests that although both hemispheres probably respond to both orthographic and nonorthographic visual information, the well-documented superiority of the left hemisphere for processing language-related stimuli may affect early visual processing. In fact, the response of the right hemisphere may have been initiated by activity starting first on the left. Such a system could account, for example, for pure alexia resulting from lesions in the left occipital cortex that also include the splenium of the corpus callosum (e.g., Benton, 1975; Campbell & Regard, 1986; Damasio & Damasio, 1983; Henderson, 1986).

Assuming that, at least for orthography, processing specificity cannot be innate, the early distinction in the visual system between orthographic and nonorthographic information (as well as the demonstrated specificity of adjacent regions for human faces, Bentin et al., 1996; George et al., 1996) suggests that different parts of the visual system can learn to tune themselves to respond selectively to specific (probably ecologically important) visual information.

Although far-field recorded, in conjunction with intracranial recordings and neuroimaging data, the orthographic specificity observed in the present ERP results may also provide a better understanding of the functional neuroanatomy of the orthographic lexicon. They suggest the existence of a functionally specialized stream within the ventral visual pathway, specifically involved in the perceptual processing of orthographic stimuli. Moreover, consistent with PET findings, the present results suggest that this process is particularly conspicuous in the left hemisphere. PET studies led some researchers to

⁵ The positive amplitude elicited by nonwords in the phonological and semantic tasks may, however, be a P300 reflecting the faster decisions associated with these stimuli.

suggest that written word forms are processed (or at least initiated) in the occipital lobes (Petersen et al., 1989; Petersen et al., 1990; Posner & Petersen, 1990; Posner, Petersen, Fox, & Raichle, 1988; Posner & Raichle, 1994). Other researchers suggest that the extrastriate cortex responds to any complex visual stimulus whereas the specificity for visual word forms starts only in the midtemporal regions (Beauregard et al., 1997; Bookheimer, Zeffiro, Blaxton, Gaillard, & Theodore, 1995; Chertkow, Bub, Beauregard, Hosein, & Evans, in press; Howard et al., 1992; Price et al., 1994). The lateral-occipital scalp distribution of the ERPs and the SCD calculated on the basis of the ERPs elicited in the orthographic task supports a suggestion, based on intracranial recordings, that regions in the extrastriate cortex respond preferentially to orthographic information, and this process may be the first step toward the formation of a word visual pattern (e.g., Allison et al., 1994; Nobre et al., 1994). However, these regions do not distinguish between legal and illegal word forms and therefore cannot be the sole mechanism that subserves the orthographic lexicon. We will return to this issue when discussing the pattern of the ERPs elicited in the lexical decision stages of the present study.

Phonological/Phonetic Processing

Unlike decisions regarding stimulus size, which can be made just as well on orthographic and nonorthographic stimuli, rhyme decisions based on written stimuli usually require the transformation of orthographic patterns into phonological patterns from which phonetic codes can be discerned.⁶ Consequently, in the rhyme task we used only orthographic stimuli that, as expected, elicited an N170 evident particularly at the posterior temporal and occipital sites (see Figure 5, TP7 and TP8). As anticipated on the basis of the results in the size task, the ERPs elicited by the three orthographic stimulus types were not distinguishable at the level of the N170. One hundred milliseconds later, however, two categories of stimuli were evidently processed differently. One included the words and the pseudowords for which the formation of a phonological pattern was possible and on the basis of which the phonetic decision could have been made.

The second category comprised the nonwords that could not be transformed into a coherent phonological structure and consequently allowed a negative decision based on shallow orthographic analysis. The difference between the ERPs elicited by pronounceable and nonpronounceable stimuli was probably associated with the difference in processing the two stimulus categories, as well as to a difference in decision-making strategies.

Whereas, following the N170, the ERPs elicited by nonwords were dominated by a positive-going potential (possibly a P300 associated with the fast and easy reaching of a negative decision), the ERPs elicited by pronounceable stimuli were comprised first of a negative potential (N320), at the resolution of which the P300- like potential was observed.

Because the cognitive and linguistic processes required for making rhyme decisions are not evident in performance, it is impossible to unequivocally link the N320 to a particular cognitive event. For example, although the full activation of the lexicon is not

⁶ We chose a target that can rhyme with words ending in different spellings. Hence, subjects could not have performed this task by simply matching the orthographic patterns (see Methods).

necessary for generating phonetic codes,⁷ as revealed by the correct decisions made for pseudowords, phonology probably mediates between orthography and phonetics.

Furthermore, it may be possible to decide whether two orthographic patterns rhyme on the basis of matching their abstract phonological realizations (i.e., without converting the phonemes to phones). Therefore, we cannot discard the possibility that the activity reflected by the ERPs in the rhyme-decision task was only phonological. Indeed, although the spatial distributions of the N320 and N350 did not completely overlap, both potentials were maximal at T3. Moreover, the *onset* of the difference between phonologically legal and illegal stimuli began slightly sooner in the lexical decision task (270 msec at T3) than in the phonetic decision task (295 msec at T3). This difference, however, was not significant, a fact that is hardly surprising if we assume that phonological processes were involved in both processes. Yet, compared with the N320, the distribution of the N350 is slightly more anterior in the left temporal lobe and clearly broader in circumference, including parietal and fronto-parietal areas that were not activated in the phonetic task. The difference in latency and scalp distribution between the N320 and the N350 that was observed in the lexical decision tasks suggests that the cognitive processes involved in these two tasks did not entirely overlap. It is possible that the N320 is associated with the phonetic transformation performed on pronounceable orthographic patterns, a process that began not earlier than 270 msec from stimulus onset, following the initiation of the orthographic analysis. Assuming that ERPs are, at least partially, associated with cognitive events and reflect their time course and, to some extent, their underlying neural basis, the precedence of the N320 over the N350 and the partial overlap in scalp distribution suggests that while phonological units were activated in both tasks, the formation of phonetic codes is faster (concluded sooner) than the additional lexical (or postlexical) processes required to reach a lexical decision. The scalp distribution of the N320 was very different from that of the N170, being particularly conspicuous at midtemporal-parietal sites, predominantly over the left hemisphere. This pattern is inconsistent with the findings of Rugg (1984) (see also Praamstra, Meyer, & Levelt, 1994; Rugg & Barrett, 1987), who reported a right-hemisphere dominant N450 in a rhyme-matching task. Yet, both the scalp distribution and

the considerably shorter latency of the N320 relative to the N450 suggest that two different cognitive phenomena were tapped in the two studies. The N450 may be associated with a relatively late, postlexical phonological process, whereas the N320 could represent an early lexical or prelexical process of grapheme-to-phoneme-to-phone translation. This suggestion is supported by the distribution of the N320, which roughly corresponds to Wernicke's area. This distribution is consistent with the data reported in several PET studies in which temporo-parietal activation was found when subjects performed rhyme-detection tasks on visually or auditory presented words (Petersen & Fiez, 1993; Petersen et al., 1989).

Interestingly, these temporal/temporo-parietal regions were not activated by simple auditory stimuli, including tones, clicks, or rapidly presented synthetic syllables (Lauter,

⁷ Some models of word recognition, however, suggest that the phonological structures of pseudowords are derived by activating lexical entries of analogous real words (e.g., Glushko, 1979).

Herscovitch, Formby, & Raichle, 1985; MAzziotta, Phelps, Carson, & Kuhl, 1982). Moreover, clinical neuro-psychological literature reported that lesions surrounding the left sylvian fissure (Wernicke's area, insular cortex, supramarginal gyrus) may cause a deficit in sound categorization and an inability to arrange sounds into coherent speech (MARshall, 1986). Hence, the ERP data in the present study concur with previous neuroimaging and neuropsychological evidence regarding the neuroanatomical distribution of areas associated with phonetic processing, suggesting that the phonetic analysis of written words starts at about 270 msec from stimulus onset, about 150 msec after the onset of orthographic analysis.

Lexical and Semantic Processing

Lexical decisions do not imply the processing of the word meaning; phonological patterns can be correctly recognized as words even if their meaning is not known.

Yet, evidence for semantic priming at a short SOA following task-induced letter-level processing of the prime suggests that the access to the semantic network and the processing of the word's meaning is the default action of the word perception mechanism (see Smith, Bentin, & Spalek, submitted, for a comprehensive discussion).

Consequently, using only performance measures, it is very difficult to disentangle lexical/phonological and semantic processes in single word recognition when only performance measures are used. It is not surprising, therefore, that influential models tend to devalue the role of phonological processing in word recognition, suggesting that following the orthographic analysis (on the basis of which, for example, a logogen is activated, Morton, 1969), the activation of the word's meaning in the cognitive/semantic system is a "direct" next step. One of the aims of the present study was to explore the possibility of distinguishing between lexical/phonological and semantic processing by taking advantage of the time continuous measure provided by ERPs. A comparison between the ERPs elicited in the rhyme, lexical decision, and semantic decision experiments suggests that phonological and semantic processes are indeed distinct in time course and possibly also in their functional neuroanatomy.

Recall that lexical decision processes were examined in the present study in three separate oddball experiments that differed in the characteristics of the distinction between targets and nontarget stimuli. We assumed that the cognitive processes required for each distinction modulated the ERPs elicited by the nontargets in each experiment. As in the rhyme task, the ERPs in the lexical decision tasks distinguished mostly between the nonwords (which required only a shallow, orthographic process to be categorized) and the phonologically legal stimuli. Although the ERPs elicited by words and pseudowords were apparently distinguished better in the lexical decision task than in the rhyme task, this difference failed to reach statistical significance ($p = 0.085$). In contrast, a significant distinction was found between words and pseudowords in the semantic decision task. The difference between the effect of stimulus type in the lexical and semantic decision tasks might be explained by assuming that different cognitive processes were necessary for making each kind of decision. For example, whereas lexical decisions may be based primarily on activating phonological units in the lexicon, semantic decisions probably

require a more extensive and deeper elaboration of the word's meaning. Consequently, although the activation of word meaning may start in parallel with phonological matching and may even help the lexical decision process, semantic decisions elicit cortical activation that should usually last longer. Indeed, in the present study, the onset of the difference between the ERPs elicited by each stimulus type in the lexical and semantic decision tasks were not very far apart, whereas the epoch during which different ERPs were elicited by each stimulus type was longer in the semantic than in the lexical decision task. Differences between the functional neuroanatomy of the semantic and lexical activity is suggested by the significantly different distribution of the N350 and N450, the two most prominent negative potentials that were elicited in the lexical decision and semantic tasks, respectively. Whereas the N350 was largest at T3 and was distributed over the midtemporal and supratemporal regions, the semantic decision seemed to involve, in addition, more anterior and superior areas of the temporal lobes and adjacent regions in the left frontal lobe. This distribution (particularly its left-hemisphere-dominant asymmetry) is different from that usually found for N400 potentials in sentences (Kutas & Hillyard, 1982) or lexical decision tasks (e.g., Holcomb, 1993). It is, however consistent with PET findings in tasks that require semantic activity (e.g., Demonet et al., 1992) and fMRI studies of word generation (McCarthy et al., 1994). At the very least, this distribution supports a dissociation between pure phonological and semantic activity, consistent with neurological studies that have described a double dissociation between dyslexic patients who can read words without understanding their meaning (e.g., Schwartz, Saffran, & Marin, 1980), and patients who understand the meaning of spoken words but are unable to read them (for a recent review see Ellis & Young, 1996).

Comparing phonologically legal and illegal orthographic patterns across all tasks suggests that the linguistic-related ERP activity (in single-word processing) was reflected in negativities whose peak latency preceded the P3b. This finding is congruent with ample evidence that has been published since the discovery of the N400 (Kutas & Hillyard, 1980). In the present lexical decision task, the most prominent negativity peaked at 350 msec. As mentioned above, words and pseudowords elicited similar ERPs at this latency.

This finding seems to contradict the well-established RT difference between words and pseudowords in lexical decision tasks. Our data, however, were derived from a lexical decision paradigm different from the ordinary word/nonword decision tasks. First, it required no speeded RTs, and therefore some of the factors influencing the RTs in lexical decision tasks were inconsequential in the present paradigm. Second, and more important, the ERPs measured for the present comparisons were not elicited by the target stimuli.

Both the words and the pseudowords were equally ir-relevant for the subject's task and were therefore members of the same task-related response category. Indeed, the amplitude of the P300 elicited by the words was significantly higher than that elicited by the pseudowords. In conclusion, we suggest that the N350 may be associated with the phonological analysis of the orthographic pattern applied to both words and pseudowords.

In the semantic task, the difference between words and pseudowords was apparently divided into two distinct epochs. The first ended at about 350 msec from stimulus onset (the peak latency of the negative potential in the lexical decision tasks). During this epoch

the ERPs elicited by words and pseudowords did not significantly differ one from another. Therefore we suggest that the ERP activity elicited during this period is associated with phonological processes that are similar in the lexical decision and the semantic tasks. During the second epoch, words and pseudowords were clearly different. This difference started at about 350 msec and culminated at the peak of the N450, which is not seen in the lexical decision task (Figures 2E and 5).

Surprisingly, the N450 elicited by pseudowords was significantly larger than that elicited by words. In general, we (as well as others) assume that larger negativities reflect more extensive processing that, in this experiment, was semantic (cf. the modulation of the N400 by semantic priming, Bentin et al., 1985, or by repetition, Rugg, 1985, in lexical decision). Because the task was to distinguish between abstract and concrete words, one approach could have been to perform a lexical decision first and then continue the semantic processing only for words. Such an approach should have resulted in a larger N450 for words than for pseudowords. A second approach was also possible, however. In this approach the reader would attempt to decide directly whether a phonological legal orthographic pattern is an abstract word or not (i.e., without making a word/pseudoword distinction first). If this approach is taken, deciding that a (known) concrete word is not abstract may be easier (and faster) than deciding that a pseudoword is not an (infrequent) abstract word. Apparently our subjects chose the second decision strategy. Admittedly, this interpretation is post hoc. It is, however, consistent with the larger P300 observed for words (which might have been the source of the word/pseudoword difference) and not (a priori) implausible.

An Overview

The interpretation of the present results and their implications for the psycholinguistic and neural mechanisms involved in processing individual words are valid to the extent that (1) our tasks implicated, indeed, the presumed perceptual and linguistic processes and (2) the scalp-recorded ERPs were modulated by these processes.

Although none of the above caveats can be easily overridden, we accepted both assumptions as working hypotheses. With these caveats in mind, we can continue our discussion and suggest some interpretations.

The ERPs elicited by the different stimuli across tasks displayed several important patterns. First, regardless of task and phonological values, orthographic patterns elicit fairly similar activity at the occipital and occipitotemporal scalp regions, predominantly in the left hemisphere (Figure 6). This pattern suggests that letters automatically activate visual modules that are tuned to detect orthographic material prior to any deeper linguistic process. Orthographic stimuli that allow phonological and/or phonetic processing activate language-processing-specific areas in the midtemporal and supratemporal regions, predominantly in the left hemisphere (Figure 8). These areas are probably involved in phonological and phonetic processing. In addition, semantic activity elicits ERPs that are distributed over the anterior-temporal fronto-central scalp areas. In the present study we used only orthographic patterns. Other studies, however, showed similar ERP distribution in response to visually presented objects (Barrett & Rugg, 1989) and even nonlinguistic

stimuli such as unfamiliar human faces (Barrett & Rugg, 1989; Bentin & McCarthy, 1994). Hence, the fronto-central areas activated in the semantic decision task in the present study may be part of a conceptual semantic memory system that may include, but does not necessarily totally overlap with, the words' meaning network. Interestingly, there seems to be a correlation between the site of activity on the anterior-posterior dimension, on the one hand, and the depth of processing in general and linguistic processing in particular, on the other (Figure 2B and 2E). Apparently deeper processing of the orthographic patterns is associated with activity in more anterior regions of the temporal lobe. A similar conclusion has been reached by McCarthy and his colleagues using intracranial recordings (McCarthy et al., 1995; Nobre & McCarthy, 1995), and it is congruent with the functional organization of the "ventral pathway" of the visual system described by several authors (e.g., Felleman & Van Essen, 1991; MAunsell & Newsome, 1987; Van Essen & DeYoe, 1995).

The scalp distribution of the ERP activity in the different tasks and their onset and time course is incongruent with either a unified brain mechanism for word perception or a serial model of processing. The scalp distribution of the negative peaks, although overlapping to some extent, was sufficiently distinct (across peaks) to suggest that different neural networks may be involved in each type of process. Overall, such a pattern may support a word-recognition mechanism based on a network of interrelated neural modules working in synchrony, each of which is responsible for a particular aspect of the word-recognition process. The peaks of the negative components associated with each level of processing were different, later in deeper processing tasks than in more shallow ones. Yet, the epochs during which the ERPs were modulated by each task overlapped in time to a great extent. Although the duration of an ERP does not necessarily equal the processing time, the two are probably connected. Therefore, the overlap between the ERPs elicited in different tasks suggests the onset of deeper levels of processing does not wait for the shallower process to conclude. Such a pattern should be more congruent with a cascade (McClelland, 1979) than with a serial-processing model of word recognition.

Although suggestive, this research is obviously not conclusive. It opens the door, however, for the investigation of the existence of separate functional "modules" involved in word recognition by providing converging evidence for their functional neuroanatomical dissociation and describing their relative time course of activation.

METHODS

Subjects

Twenty-four right-handed volunteers (eight males), aged 19 to 30 years, were paid for their participation in the experiment. They were all native French speakers with normal or corrected-to-normal vision and without any neurological or neuropsychological disorder.

Stimuli

The stimuli were 1368 words or wordlike four- to eight-character strings (mean = 5.8). The stimuli were divided into five types: (1) *words* in the French lexicon, (2) *pseudowords*,

which were orthographic patterns that followed the rules of the French phonology and orthography (e.g., “lartuble”), (3) orthographically illegal nonwords that were unpronounceable consonant letter strings (e.g., “rtgdfs”), (4) strings of alphanumeric symbols such as “&@\$£,” and (5) strings of forms □such as “y[.” The pseudowords were constructed by substituting two letters in the selected words. Among the 432 words, 400 were concrete (e.g., placard) and 32 abstract (e.g., amour). The mean frequency of the concrete words was 1250, 1280, 1083, and 1720 (per 10 millions, Imbs, 1971) for the size, rhyme, lexical decision, and semantic decision tasks, respectively. A one-way ANOVA showed that the difference between the frequencies of these groups was not significant ($F(3, 336) < 1.00$). The mean frequency of the abstract words was 6228 per 10 million, higher than the mean frequency of the concrete words (1343 per 10 million). This difference, however, was irrelevant to the comparisons made in the present study because abstract words were only used as targets in the oddball task and never compared with other word types.

Tasks

The entire study was divided into four tasks, each of them inducing a different level of processing visual/orthographic (task 1), phonological/phonetic (task 2), phonological/lexical (task 3), and semantic (task 4). In each task, the experimental paradigm was a mental oddball task in which subjects had to mentally count the number of target stimuli delivered randomly among nontarget stimuli. In task 1 (“size” task), the targets were large-sized stimuli presented among standard-sized stimuli. The stimuli were words, pseudowords, nonwords, strings of alphanumeric symbols, and strings of forms. In task 2 (“rhyme” task), the targets were words or pseudowords rhyming with the word □□□□□□□□with or-thoughraphically possible endings being “aille,” “ail,” “aye,” or “ai.” Nontarget stimuli were words, pseudowords, and nonwords. Task 3 included three lexical decision types: in LD-1 the targets were words interspersed among illegal nonwords; in LD-2 the targets were words interspersed among pseudowords; in LD-3 the targets were pseudowords interspersed among words. In task 4 (the semantic-decision task), subjects had to count abstract words interspersed among concrete words, pseudowords, and nonwords.

Procedure

Subjects sat on a reclining chair in an electrically and acoustically shielded room facing a computer monitor.

The screen was at a distance of approximately 100 cm from the subject’s eyes. A rectangular blue window (11 × 3 cm) was always present at the center of the screen. Stimuli were foveally presented in this window for 500 msec, at a rate of one every 1250 msec (SOA).

The subjects were instructed to avoid blinking while the stimuli were exposed. They were given one practice block before each of the four tasks, which were performed within one session lasting about 1.5 h (not including electrode placement procedures—see below).

The four experiments were presented in fixed order: size task, rhyme task, lexical tasks, and semantic decision.

The fixed order was necessary to reduce the possible interference of a deeper-level process with a more superficial level. However, the order of the three lexical decision tasks was counterbalanced (using a Latin square design) between subjects. In each task, the stimuli were delivered randomly in blocks of 50 items each. The first task included 10 blocks (500 stimuli), and the second task included 6 blocks (284 stimuli); each of the three lexical decision types in the third task was composed of 2 blocks (100 stimuli), and the fourth task was composed of 6 blocks (284 stimuli) (Table 1). Subjects reported the number of target stimuli detected after each block.

ERP Recording

EEG was recorded by 32 Ag/AgCl scalp electrodes referred to the nose and positioned over symmetrical positions on the two hemispheres as illustrated in Figure 10.

The montage was guided by a special-purpose computer-controlled system (Pastel) based on a three-dimensional digitization of the head (Echallier, Perrin, & Pernier, 1992). During recording the electrode impedance was kept below 2 k-W.

Eye movement artifacts were controlled off-line by the two prefrontal electrodes (FP1 and FP2) and an electrode placed at the outer canthus of the right eye (YH).

Trials in which the potential measured in any of those channels exceeded 150 μ V were rejected. Artifacts induced by amplifiers blocking were avoided, excluding trials in which amplitudes above 250 μ V were measured in any of the channels.

The EEG and electroculogram (EOG) were amplified with a bandpass of 0.03 to 320 Hz (sampling rate 1000 Hz) and stored on a computer disk for off-line analysis.

The ERPs were averaged separately for each stimulus type in each experimental session over an analysis period of 1024 msec, including 100-msec prestimulus. After averaging, frequencies lower than 0.8 Hz and higher than 16 Hz (3 dB) were digitally filtered out.

Data Analysis

Scalp potential and current density topographic maps were generated on a color graphics terminal using a two-dimensional spherical spline interpolation (Perrin, Pernier, Bertrand, & Echallier, 1989; Perrin, Pernier, Bertrand, & Giard, 1987) and a radial projection from Oz (back views) or from T3 or T4 (lateral views), along the length of the meridian arcs. The topographies were color coded and were normalized to the peak voltage value (positive or negative) of the recording montage. As described in detail at the beginning of the Results section, the electrophysiological manifestations at different levels of processing word were assessed by first calculating the statistical validity of the difference between the mean amplitude of the ERP elicited by each stimulus type in each decision task. The means were calculated for a visually determined epoch during which the waveforms seemed to be modulated by each task and for electrodes symmetrically located across the right and the left hemispheres.

The onset of this difference was statistically determined as the first latency at which the difference between waveforms was significant using a series of point-by-point *t* tests. In addition, a series of negative potentials was associated with the different stimulus conditions in each task. The mean amplitude of each component was calculated for an epoch comprising 24 points (98-msec) 12 before and 12 after its visually determined peak. To allow the comparison of the scalp distributions of each component (and hence help distinguishing among them), these values were calculated at the same 14 electrodes that covered the temporal and superior temporal areas, symmetrically located over each hemisphere. Finally, the latency of each peak was defined as the latency of the most negative point during the relevant epoch. Statistical differences among the ERP components for different stimulus types in each experimental session (visual, phonetic, lexical, and semantic sessions) were tested with repeated-measures ANOVAs. For all repeated measures with more than 1° of freedom, the more conservative Greenhouse-Geisser adjusted df-values were used. ANOVAs were followed by post hoc Tukey-A tests or univariate $\square\square$ contrasts (Greenhouse & Geisser, 1959).

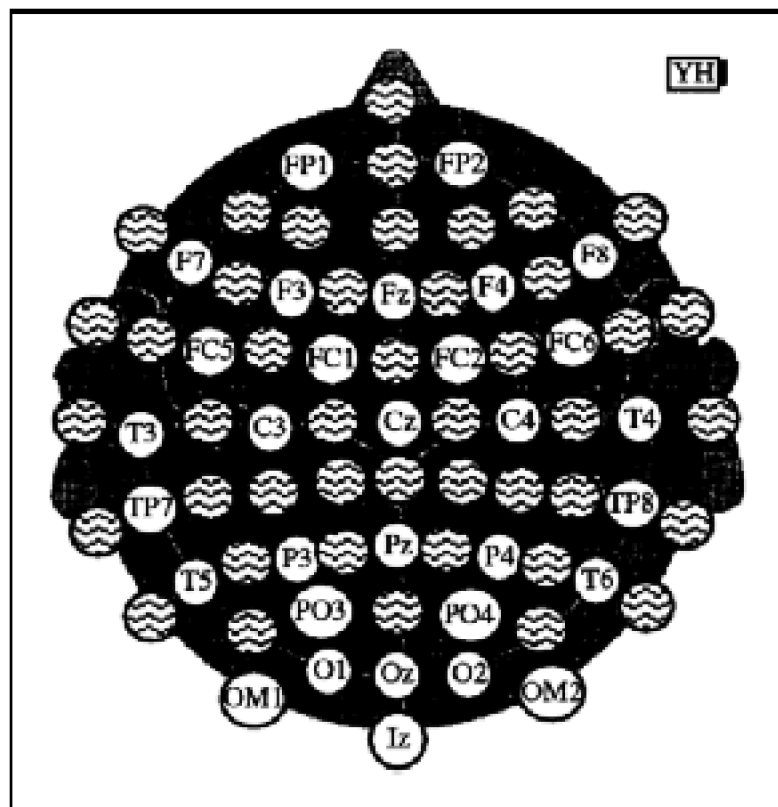


Figure 10. Thirty-two-channel electrode montage including all standard sites in the 10–20 system. The ground was located on the forehead between FP1 and FP2 and the nose was used as the reference.

Acknowledgments

This study was performed while Shlomo Bentin was a visiting scientist at INSERM Unit 280 in Lyon and was supported by a stipend from the French Ministry of Science and

Technology.

The study was supported in part by NICHD #01994 to Haskins Laboratories in New Haven, Connecticut and by grant #94-0052/1 from the U.S.-Israel Binational Foundation.

Reprint requests should be sent either to Shlomo Bentin, Department of Psychology, Hebrew University, Jerusalem, 91905 Israel, or to MArie-Helene Giard, INSERM U280, 151, Albert Thomas, 69424 Lyon, Cedex 03, France.

REFERENCES

Allison, T., McCarthy, G., Nobre, A. C., Puce, A., & Belger, A. (1994). Human extrastriate visual cortex and the perception of faces, words, numbers, and colors. *Cerebral Cortex*, *5*, 544–554.

Balota, D., & Chumbley, J. I. (1984). Are lexical decisions a good measure of lexical access? The role of word frequency in the neglected decision stage. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *10*, 340–357.

Barrett, S. E., & Rugg, M. D. (1989). Event-related potentials and the semantic matching of faces. *Neuropsychologia*, *27*, □913–922.

Barrett, S. E., & Rugg, M. D. (1990). Event-related potentials and the phonological matching of pictures. *Brain and Cognition*, *14*, □201–212.

Beauregard, M., Chertkow, H., Bub, D., Murtha, S., Dixon, R., & Evans, A. (1997). The neural substrate for concrete, abstract, and emotional word lexica: A positron emission tomography study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*, 441–461.

Bentin, S. (1987). Event-related potentials, semantic processes, and expectancy factors in word recognition. *Brain and Language*, *31*, 308–327.

Bentin, S. (1989). Electrophysiological studies of visual word perception, lexical organization, and semantic processing: A tutorial review. *Language and Speech*, *32*, □205–220.

Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *8*, 551–565.

Bentin, S., Kutas, M., & Hillyard, S. A. (1993). Electrophysiological evidence for task effects on semantic priming in auditory word processing. *Psychophysiology*, *30*, 161–169.

Bentin, S., & McCarthy, G. (1994). The effect of immediate stimulus repetition on reaction time and event-related potentials in tasks of different complexity. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *20*, 130–149.

Bentin, S., McCarthy, G., & Wood, C. C. (1985). Event-related potentials, lexical decision and semantic priming. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *60*, 343–355.

Benton, A. L. (1975). Developmental dyslexia: Neurological aspects. *Advances in Neurology*, *7*, 2–41.

Besson, M., Fischler, I., Boaz, T., & Raney, G. (1992). Effects of automatic

associative activation on explicit and implicit memory tests. *Journal of Experimental Psychology Learning, Memory, and Cognition*, 18, 89–105.

Bookheimer, S. Y., Zeffiro, T. A., Blaxton, T., Gaillard, W., & Theodore, W. (1995). Regional cerebral blood flow during object naming and word reading. *Human Brain Mapping*, 3, 93–106.

Campbell, R. T. L., & Regard, M. (1986). Face recognition and lipreading: A neurological dissociation. *Brain*, 109, 509–521.

Carr, T. H., & Pollatsek, A. (1985). Recognizing printed words: A look at current models. In D. Besner, T. G. Waller, & G. E. MacKinnon (Eds.), *Reading research : Advances in theory and practice 5* (pp. 1–82). New York: Academic Press.

Chertkow, H., Bub, D., Beauregard, M., Hosein, C., & Evans, A. (in press). Visual and orthographic components of single word processing: A positron tomography study. *Brain. 258 Journal of Cognitive Neuroscience Volume 11, Number 3*

Chwilla, D. J., Brown, C. M., & Hagoort, P. (1995). The N400 as a function of the level of processing. *Psychophysiology*, 32, 274–285.

Coltheart, M. (1985). Cognitive neuropsychology and the study of reading. In O. S. M. Marin & M. I. Posner (Eds.), *Attention and performance X*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Coltheart, M., Patterson, K. E., & Marshall, J. C. (1980). *Deep dyslexia*. London: Routledge and Kegan Paul.

Damasio, A. R., & Damasio, H. (1983). The anatomic basis of pure alexia. *Neurology*, 33, 1573–1583.

Deacon, D., Breton, F., Ritter, W., & Vaughan, H. G., Jr. (1991). The relationship between the N2 and the N400: Scalp distribution, stimulus probability, and task relevance. *Psychophysiology*, 28, 185–200.

Demonet, J. F., Chollet, F., Ramsay, S., Cardebat, D., Nespoulous, J. L., Wise, R., Rascol, A., & Frackowiak, R. S. J. (1992). The anatomy of phonological and semantic processing in normal subjects. *Brain*, 115, 1753–1768.

Donchin, E. . Surprise! . . . Surprise? *Psychophysiology*, 18, 493–513.

Ducan-Johnson, C. C., & Donchin, E. (1982). The P300 component of the event-related brain potentials as an index of information processing. *Biological Psychology*, 14, 1–52.

Echallier, J. F., Perrin, F., & Pernier, J. (1992). Computer-as-sisted placement of electrodes on the human head. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 82, 160–163.

Ellis A. W., Flude, B. M., & Young, A. W. (1987). "Neglect dyslexia" and the early visual processing of letters in words. *Cognitive Neuropsychology*, 4, 439–464.

Ellis, A. W., & Young, A. W. (1996). Human cognitive neuropsychology: A textbook with readings. Hove & London:

Erlbaum Psychology Press. Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in primate visual cortex. *Cerebral Cortex*, 1, 1–47.

Frith, C. D., Friston, K. J., Liddle, P. F., & Frackowiak, R. S. J. (1991). A PET study of word finding. *Neuropsychologia*, *29*, 1137–1148.

Frith, C. D., Kapur, K. J., Friston, P. F., Liddle, P. F., & Frackowiak, R. S. J. (1995). Regional cerebral activity associated with the incidental processing of pseudo-words. *Human Brain MApping*, *3*, 153–160.

Frost, J. A., Springer, J. A., Binder, J. R., Hammeke, T. A., Bellgowan, P. S. F., Rao, S. M., & Cox, R. W. (1997). Sex does not determine functional lateralization of semantic processing: Evidence from fMRI. *Proceedings of the Third International Conference of the Society for Human Brain MApping*. Copenhagen, April.

George, N., Evans, J., Fiori, N., Davidoff, J., & Renault, B. (1996). Brain events related to normal and moderately scrambled faces. *Cognitive Brain Research*, *4*, 65–76.

Greenhouse, S. W., & Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, *24*, 95–112.

Glushko, R. J. (1979). The organization and activation of orthographical knowledge in reading aloud. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *5*, 674–691.

Henderson, V. W. (1986). Anatomy of posterior pathways in reading: A reassessment. *Brain and Language*, *29*, 199–233.

Henik, A., Friedrich, F. J., & Kellogg, W. A. (1983). The dependence of semantic relatedness effects upon prime processing. *Memory and Cognition*, *11*, 366–373.

Henik, A., Friedrich, F. J., Tzelgov, J., & Tramer, S. (1994). Capacity demands of automatic processes in semantic priming. *Memory and Cognition*, *22*, 157–168.

Hillyard, S. A., & Kutas, M. (1983). Electrophysiology of cognitive processing. *Annual Review of Psychology*, *34*, 33–61.

Hinton, G. E., & Shallice, T. (1991). Lesioning an attractor network: Investigations of acquired dyslexia. *Psychological Review*, *98*, 74–95.

Holcomb, P. J. (1986). ERP correlates of semantic facilitation. In W. C. McCallum, R. Zappoli, & F. Denoth (Eds.), *Electroencephalography and clinical neurophysiology supplement 38. Cerebral psychophysiology: Studies in event-related potentials*. Amsterdam: Elsevier.

Holcomb, P. J. (1993). Semantic priming and stimulus degradation: Implications for the role of the N400 in language processing. *Psychophysiology*, *30*, 47–61.

Holcomb, P. J., & Neville, H. J. (1990). Auditory and visual semantic priming in lexical decision: A comparison using event-related brain potentials. *Language and Cognitive Processes*, *5*, 281–312.

Howard, D., Patterson, K., Wise, R., Brown, W. D., Friston, K., Weiller, C., & Frackowiak, R. (1992). The cortical localization of the lexicons. Positron emission tomography evidence. *Brain*, *115*, 1769–1782. Imbs, P. (1971). *Dictionnaire des fréquences: Vocabulaire littéraire des XIX^e et XX^e siècles*. Nancy, France: CNRS.

Jared, D., & Seidenberg, M. S. (1991). Does word identification proceed from spelling

to sound to meaning? *Journal of Experimental Psychology: General*, *120*, 358–394.

Kutas, M., & Hillyard, S. A. (1980). Event-brain potentials to semantically inappropriate and surprisingly large words. *Biological Psychology*, *11*, 99–116.

Kutas, M., & Hillyard, S. A. (1982). The lateral distribution of event-related potentials during sentence processing. *Neuropsychologia*, *20*, 579–590.

Kutas, M., & Hillyard, S. A. (1989). An electrophysiological probe of incidental semantic association. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *1*, 38–49.

Kutas, M., Hillyard, S. A., & Gazzaniga, M. S. (1988). Processing of semantic anomaly by right and left hemispheres of commissurotomy patients. *Brain*, *111*, 553–576.

Kutas, M., Lindamood, T. E., & Hillyard, S. A. (1984). Word expectancy and event-related potentials during sentence processing. In S. Kornblum & J. Requin (Eds.), *Preparatory states and processes* (pp. 217–234). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Kutas, M., McCarthy, G., & Donchin, E. (1977). Augmenting mental chronometry: The P300 as a measure of stimulus evaluation time. *Science*, *197*, 792–795.

Kutas, M., & Van Petten, C. (1988). Event-related brain potential studies of language. *Advances in Psychophysiology*, *3*, 139–187.

Lauter, J., Herscovitch, P., Formby, C., & Raichle, M. E. (1985). Tonotopic organization in human auditory cortex revealed by positron emission tomography. *Hearing Research*, *20*, 199–205.

Marshall, J. C. (1986). The description and interpretation of aphasic language disorder. *Neuropsychologia*, *24*, 5–24.

Munsell, J. H. R., & Newsome, W. T. (1987). Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annual Review of Neuroscience* *10*, 395–367.

Mazzotta, J. C., Phelps, M. E., Carson, R. E., & Kuhl, D. E. (1982). Tomographic mapping of human cerebral metabolism: Auditory stimulation. *Neurology*, *32*, 921–937.

McCallum, W. C., Farmer, S. F., & Pocock, P. V. (1984). The effects of physical and semantic incongruities on auditory event-related potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *59*, 477–488.

McCarthy, G., Blamire, A. M., Puce, A., Nobre, A. C., Bloch, G., Hyder, F., Goldman-Rakic, P., & Shulman, R. G. (1994). Functional magnetic resonance imaging of human prefrontal cortex activation during a spatial working memory task. *Proceedings of the National Academy of Science U. S. A.*, *91*, 8690–8694.

McCarthy, G., Blamire, A. M., Rothman, D. L., Gruetter, R., & Shulman, R. G. (1993). Echo-planar magnetic resonance imaging studies of frontal cortex activation during word generation in humans. *Proceedings of the National Academy of Science U. S. A.*, *90*, 4952–4956.

McCarthy, G., & Donchin, E. (1981). A metric of thought: A comparison of P300 latency and reaction time. *Science*, *211*, 77–80.

McCarthy, G., & Nobre, A. C. (1993). Modulation of semantic processing by spatial selective attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *88*, 210–219.

McCarthy, G., Nobre, A. C., Bentin, S., & Spencer, D. D. (1995). Language-related field potentials in the anterior-medial temporal lobe: 1. Intracranial distribution and neural generators. *Journal of Neuroscience*, *15*, 1080–1089.

McClelland, J. L. (1979). On the time-relations of mental processes: An examination of systems of processes in cascade. *Psychological Review*, *86*, 287–330.

McClelland, J. L., & Rumelhart, D. E. (1981). An interactive activation model of context effects in letter perception: 1 An account of basic findings. *Psychological Review*, *88*, 375–407.

Morton, J. (1969). Interaction of information in word recognition. *Psychological Review*, *88*, 375–407.

Nobre, A. C., Allison, T., & McCarthy, G. (1994). Word recognition in the human inferior temporal lobe. *Nature*, *372*, 260–263.

Nobre, A. C., & McCarthy, G. (1994). Language-related ERPs: Modulation by word type and semantic priming. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *6*, 233–255.

Nobre, A. C., & McCarthy, G. (1995). Language-related field potentials in the anterior-medial temporal lobe: 2. Effects of word type and semantic priming. *Journal of Neuroscience*, *15*, 1090–1098.

Patterson, K. E., & Kay, J. (1982). Letter-by-letter reading: Psychological descriptions of a neurological syndrome. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *34A*, 411–441.

Patterson, K. E., Marshall, J. C., & Coltheart, M. (1985). *Surface dyslexia*. London: Erlbaum.

Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *72*, 184–187.

Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Giard, M. H. (1987). Mapping of scalp potentials by surface plane interpolation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *66*, 75–81.

Petersen, S. E., & Fiez, J. A. (1993). The processing of single words studied with positron emission tomography. *Annual Review of Neuroscience*, *16*, 509–530.

Petersen, S. E., Fox, P. T., Posner, M. I., Mintun, M., & Raichle, M. E. (1989). Positron emission tomographic studies of the processing of single words. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *1*, 153–170.

Petersen, S. E., Fox, P. T., Snyder, A. Z., & Raichle, M. E. (1990). Activation of extrastriate and frontal cortical areas by visual words and word-like stimuli. *Science*, *249*, 1041–1044.

Posner, M. I., & Petersen, S. E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, *13*, 25–42.

Posner, M. I., Petersen, S. E., Fox, P. T., & Raichle, M. E. (1988). Localization of cognitive operations in the human brain. *Science*, *240*, 1627–1631.

Posner, M. I., & Raichle, M. E. (1994). *Images of mind*. New York: Freeman.

Praamstra, P., Meyer, A. S., & Levelt, W. J. M. (1994). Neurophysiological manifestations of phonological processing: Latency variations of a negative ERP component time-locked to phonological mismatch. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6, 204–219.

Price, C. J., Wise, R. J. S., Watson, J. D. G., Patterson, K., Howard, D., & Frackowiak, R. S. J. (1994). Brain activity during reading: The effects of exposure duration and task. *Brain*, 117, 1255–1269.

Pugh, K. R., Shaywitz, B. A., Constable, R. T., Shaywitz, S. E., Skudlarski, P., Fulbright, R. K., Bronen, R. A., Shankweiler, D. P., Katz, L., Fletcher, J. M., & Gore, J. C. (1996). Cerebral organization of component processes in reading. *Brain*, 119, 1221–1238.

Rugg, M. D. (1984). Event-related potentials and the phonological processing of words and nonwords. *Neuropsychologia*, 22, 435–443.

Rugg, M. D. (1985). The effects of handedness on event-related potentials in a rhyme-matching task. *Neuropsychologia*, 23, 765–775.

Rugg, M. D. (1990). Event-related potentials dissociate repetition effects of high- and low-frequency words. *Memory and Cognition*, 18, 367–379.

Rugg, M. D., & Barrett, S. E. (1987). Event-related potentials and the interaction between orthographic and phonological information in a rhyme-judgment task. *Brain and Language*, 32, 336–361.

Schwartz, M. F., Saffran, E. M., & Marin, O. S. M. (1980). Fractionating the reading process in dementia: Evidence for word-specific point-to-sound associations. In M. Coltheart, K. E. Patterson, & J. C. Marshall (Eds.), *Deep dyslexia* (pp. 259–269). London: Routledge and Kegan Paul.

Shallice, T., & Warrington, E. K. (1977). The possible role of selective attention in acquired dyslexia. *Neuropsychologia*, 15, 31–41.

Seidenberg, M. S., & McClelland, J. L. (1989). A distributed, developmental model of word and naming. *Psychological Review*, 96, 528–568.

Shaywitz, B. A., Shaywitz, S. E., Pugh, K. R., Constable, R. T., Shaywitz, S. E., Skudlarski, P., Fulbright, R. K., Bronen, R. A., Fletcher, J. M., Shankweiler, D. P., Katz, L., & Gore, J. C. (1995). Sex differences in the functional organization of the brain for language. *Nature*, 373, 607–609.

Smith, M. C., Bentin, S., & Spalek, T. (submitted). *On the automaticity of semantic priming at short SOAs*.

Smith, M. C., Theodor, L., & Franklin, P. E. (1983). The relationship between contextual facilitation and depth of processing. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 9, 697–712.

Van Essen, D. C., & DeYoe, E. A. (1995). Concurrent processing in the primate visual cortex. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 383–400). Cambridge, MA & London: MIT Press.

Verleger, R., Jaskowski, P., & Wauschkuhn, B. (1994). Suspense and surprise: On

the relationship between expectancies and P3. *Psychophysiology*, 31, 359–369.

Wise, R. J., Chollet, F., Hadar, U., Friston, K., Hoffner, E., & Frackowiak, R. (1991). Distribution of cortical neural networks involved in word comprehension and word retrieval. *Brain*, 114, 1803–1817.

Zatorre, R. J., Meyer, E., Gjedde, A., & Evans, A. C. (1996). PET studies of phonetic processing of speech: Review, replication, and reanalysis. *Cerebral Cortex*, 6, 21–30.

2. Deuxième étude : corrélats neurophysiologiques du traitement du genre sur les visages

2.1 Principaux objectifs, résultats et conclusions

La reconnaissance des visages chez l'Homme est probablement l'un des meilleurs exemples illustrant de la capacité du système visuel à discriminer rapidement et avec une grande précision de nombreux exemplaires au sein d'une même catégorie. En un seul coup d'oeil et sans apprentissage explicite, nous sommes capable de décider s'il s'agit d'un visage familier ou non, d'un homme ou d'une femme, et d'extraire un ensemble d'informations sur l'état émotionnel de la personne.

L'objectif de cette étude a principalement consisté à examiner les corrélats neurophysiologiques du traitement du genre sur les visages et de les discuter au regard du modèle cognitif de reconnaissance des visages élaboré par Bruce et Young (1986). Des données électrophysiologiques récentes ont associé une composante des potentiels évoqués, maximale vers 170 ms après le début de la stimulation sur les aires temporales postérieures (N170), aux mécanismes d'encodage structural des traits faciaux (Bentin et coll., 1996; George et coll., 1996). Nous avons donc cherché à savoir : (1) s'il est possible de dissocier les mécanismes de traitement du genre sur les visages des mécanismes d'encodage structural des traits faciaux, supposés être reflétés sur le scalp par la composante N170 ; (2) En supposant que les activités neuronales qui sous-tendent le traitement du genre soient différentes de celles qui sous-tendent l'encodage structural, nous avons examiné si ces activités sont mises en jeu automatiquement ; enfin, (3) Si ces activités existent, sont-elles spécifiques aux stimuli faciaux, comparativement à d'autres types de stimuli biologiques, tels que les mains ?

L'expérience a porté sur 16 sujets droitiers et mettait en jeu quatre types de stimuli : des visages humains sans lunettes, des visages humains avec lunettes, des mains, et des bustes. Les visages et les bustes étaient présentés en vue de face tandis que les mains étaient présentées en vue de dessus. Pour chaque catégorie, les stimuli étaient contrôlés en luminance, en contraste, et en taille (100 x 120 mm), et étaient présentés fovéalement pendant 300 ms à une fréquence de une stimulation toutes les 1400 ms au centre d'un écran d'ordinateur à l'intérieur d'une fenêtre rectangulaire délimitant un angle visuel horizontal de 5.7° et vertical de 6.9°. Un point de fixation était présenté au centre de

l'écran entre chaque image. Aucun stimulus n'était répété.

L'expérience était divisée en deux sessions consécutives, la première session manipulant des visages (session *Visage*) et la seconde des mains et des bustes (session *Contrôle*) ; chaque session incluait cinq conditions expérimentales. Dans une première condition (*Pas de discrimination*), les stimuli cibles et non-cibles étaient tous du même genre, empêchant toute discrimination selon le genre (Figure 44). Dans la session *Visage*, les stimuli cibles étaient des visages masculins (cond. 1-a) ou féminins (cond. 1-b) avec des lunettes présentés parmi des visages sans lunettes, alors que dans la session *Contrôle*, les cibles étaient des bustes masculins (cond. 1-a) ou féminins (cond. 1-b) présentés parmi des mains. L'ordre de présentation des conditions 1-a et 1-b était contrebalancé entre les sujets. La condition 2 (*Discrimination implicite*) était similaire aux conditions 1-a et 1-b, excepté que les visages (ou les mains) d'hommes et de femmes étaient équitablement mélangés. Dans ces deux conditions, la tâche des sujets était de compter mentalement le nombre de visages avec des lunettes (session *Visage*) ou de bustes (session *Contrôle*) présentés respectivement parmi des visages sans lunettes ou des mains. Les sujets étaient supposés, dans la condition 2, analyser les stimuli au même niveau que celui mis en jeu dans les deux conditions précédentes, mais ils pouvaient également traiter implicitement, ou non-intentionnellement, le genre des stimuli.

Enfin, dans une troisième condition (*Discrimination explicite*), les sujets devaient explicitement catégoriser les stimuli selon leur genre : les stimuli cibles étaient des visages masculins (cond. 3-a) ou féminins (cond. 3-b) présentés respectivement parmi des visages féminins ou masculins dans la session *Visage*, et des mains d'hommes ou de femmes présentés respectivement parmi des mains de femmes ou d'hommes dans la session *Contrôle*. Les conditions 3-a et 3-b suivaient la condition 2, et leur ordre de présentation était contrebalancé entre les sujets. Les analyses ont porté uniquement sur les réponses générées par les stimuli non-cibles.

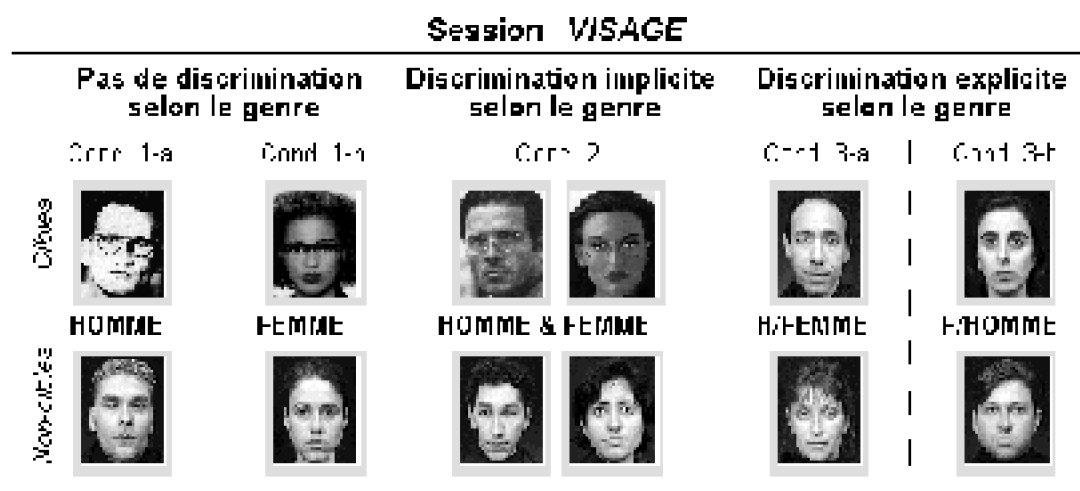


Figure 44. Description de la session expérimentale manipulant des stimuli faciaux (Session *Visage*), l'autre session (session *Contrôle*) manipulant des bustes (stimuli cibles) et des mains (stimuli non-cibles). Chaque session comportait cinq conditions expérimentales impliquant trois tâches de discrimination selon le genre (pas de

discrimination, discrimination implicite, et discrimination explicite). Dans toutes les conditions, la tâche des sujets était de compter mentalement le nombre de stimuli cibles présentés aléatoirement parmi des stimuli non-cibles.

Les résultats ont montré que la composante électrophysiologique occipito-temporale N170, supposée refléter sur le scalp l'encodage structural des traits faciaux, est insensible au traitement du genre, suggérant ainsi des mécanismes neuronaux distincts pour l'encodage structural des visages et l'extraction des traits physiognomiques liés au genre.

En revanche, le traitement du genre sur les visages (mais pas sur les mains), qu'il soit implicitement ou explicitement demandé, module les réponses électrophysiologiques entre 145 et 185 ms après le début de la stimulation sur des régions plus antérieures sur le scalp. Cet effet pourrait être associé au *module d'encodage des informations sémantiques visuellement dérivables* défini dans le modèle théorique de Bruce et Young. Des effets supplémentaires de discrimination selon le genre ont été observés pour les visages et pour les mains vers 45-85 ms sur les régions pariétales médianes, seulement dans la tâche de discrimination non-intentionnelle ou implicite. Ces effets pourraient refléter un mécanisme précoce de catégorisation visuelle de bas-niveau. Enfin, le traitement explicite du genre (mais pas le traitement implicite) module des composantes électrophysiologiques plus tardives, entre 200 et 250 ms pour les visages, et jusqu'à 350 ms pour les mains, sur les régions occipito-pariétales. Cet effet tardif pourrait refléter des mécanismes de catégorisation volontaire plus généraux (Figure 45).

En conclusion, cette étude a pu mettre en évidence des mécanismes neurophysiologiques différents pour l'encodage structural des traits faciaux et la perception du genre sur les visages, suggérant ainsi deux modules fonctionnels distincts comme le suppose le modèle cognitif de Bruce et Young. Par ailleurs, les effets similaires observés, entre 145 et 185 ms pour les visages au cours des tâches de discrimination implicite et explicite selon le genre, suggèrent que le traitement du genre sur les visages est automatique, et qu'à ce niveau d'analyse, les processus mis en jeu ne sont pas influencés par d'autres processus de type 'top-down'. Le fait que ces effets ne soient pas observés pour les mains pourrait refléter une certaine spécificité des processus cognitifs sous-tendant le traitement du genre sur les visages. Enfin, bien que la nature des effets très précoces observés de manière inattendue pour les visages et pour les mains entre 45 et 85 ms reste indéterminée, il est difficile, à des latences aussi précoces, de les associer directement à des mécanismes de traitement du genre.

Toutefois, une hypothèse alternative (que nous testerons ultérieurement) consiste à supposer que ces effets peuvent refléter l'existence de processus de catégorisation automatique et 'grossière' pour une distinction rapide, sur la base de caractéristiques visuelles saillantes, entre deux grandes classes de stimuli.

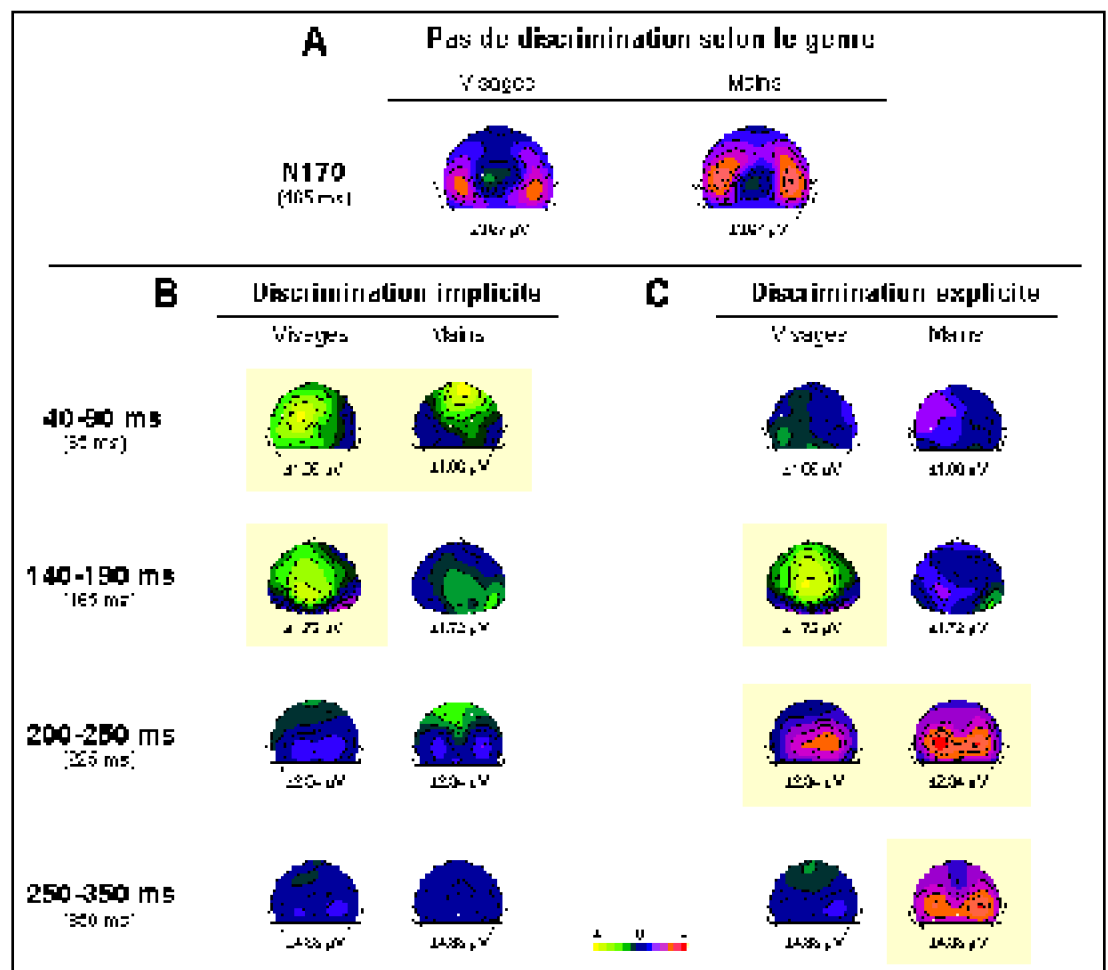


Figure 45. (A) Distribution sur le scalp de la composante N170 générée par les visages et les mains non-cibles, autour de la latence de son pic (165 ms). (B et C) Distribution sur le scalp des champs de potentiels correspondant aux effets différentiels obtenus en comparant les réponses générées par les stimuli non-cibles dans les conditions de discrimination implicite (B) et explicite (C) selon le genre à celles obtenues dans la condition d'absence de discrimination selon le genre, au cours de quatre périodes temporelles : 40-90 ms (effets maximum à 65 ms), 140-190 ms (effets maximum à 165 ms), 200-250 ms (effets maximum à 225 ms), et 250-350 ms (distribution des effets à 350ms).

3. Troisième étude : effets précoces de catégorisation visuelle rapide des stimuli biologiques (visages) et

non-biologiques (formes)

3.1 Principaux objectifs, résultats et conclusions

L'étude précédente a montré l'existence de différences précoces inattendues, vers 45-85 ms après le début de la stimulation, entre une condition dans laquelle les visages d'hommes et de femmes étaient présentés séparément et une condition dans laquelle les visages des deux genres étaient mélangés. Des effets similaires ont également été observés pour les mains. Bien que des signes précoces (entre 40 et 150 ms) de traitement d'objets ou de scènes visuelles complexes incluant des visages aient été rapportés chez l'animal (Nakamura et coll., 1992; Oram et Perrett, 1992; Tovée et coll., 1993; Rolls et Tovée, 1994; Fabre-Thorpe et coll., 1998; Miles, 1998) et chez l'Homme (Thorpe et coll., 1996; Seeck et coll., 1997; Linkenkaer-Hansen et coll., 1998; Schendan et coll., 1998), il est difficile d'associer spécifiquement ces différences très précoces à des processus de catégorisation implicite entre des stimuli masculins et féminins. Une hypothèse alternative est que ces différences précoces pourraient refléter des processus automatiques de catégorisation rapide mais 'grossière' entre deux grandes classes de stimuli, basée sur leurs caractéristiques visuelles. Quelque soit leur nature, ces effets remettent en question les modèles théoriques actuels sur la transmission des informations à l'intérieur de la voie visuelle ventrale.

Cette expérience a donc été élaborée pour examiner plus en détail ces effets précoces en cherchant à savoir : (1) s'ils sont robustes pour les visages, et donc reproductibles ; (2) s'ils sont spécifiques aux stimuli biologiques, tels que les visages et les mains, ou si des effets similaires peuvent également être générés entre deux classes de stimuli non-biologiques.

Pour atteindre ces objectifs, nous avons enregistré 18 sujets avec un paradigme expérimental similaire à celui utilisé dans l'expérience précédente. Ce paradigme comportait trois sessions distinctes : une session manipulant des visages et deux sessions manipulant des figures géométriques. Les formes géométriques bi-dimensionnelles ont été générées par ordinateur, et contrôlées, comme les stimuli faciaux, en luminance, en contraste, et en taille. Dans la session *Visage*, nous avons seulement gardé les conditions de *non-catégorisation* (cond. 1-a: les stimuli cibles à compter étaient des visages masculins avec des lunettes présentés parmi des visages masculins sans lunettes ; cond. 1-b: les stimuli cibles étaient des visages féminins avec des lunettes présentés parmi des visages féminins sans lunettes) et de *catégorisation implicite* selon le genre (cond. 2: les stimuli cibles étaient des visages masculins ou féminins avec des lunettes présentés parmi des visages masculins ou féminins sans lunettes) utilisées dans l'étude précédente. Dans les deux sessions *Figure géométrique*, la condition de *non-catégorisation* manipulait des formes d'un seul type, c'est-à-dire des formes grisées ou des formes hachurées, et la condition de *catégorisation implicite* utilisait

des formes grisées et hachurées, équitablement mélangées. Dans ces deux conditions, les sujets devaient compter mentalement les formes trouées (stimuli cibles: 20%), présentées aléatoirement parmi des formes non-trouées (stimuli non-cibles) (Figure 46).

La distinction entre les deux sessions manipulant des figures géométriques reposait sur l'utilisation de deux types de formes hachurées, définies par deux niveaux de saillance des traits, à savoir des formes avec des hachures larges et des formes avec des hachures plus fines. L'utilisation de ces deux types de stimuli (hachures larges, hachures fines) avait pour but de tester l'hypothèse selon laquelle si l'activation de processus de catégorisation rapide et grossière existait pour des stimuli non-biologiques, elle serait plus facilement observable avec des différences visuelles saillantes entre les classes de stimuli qu'avec des différences plus fines.

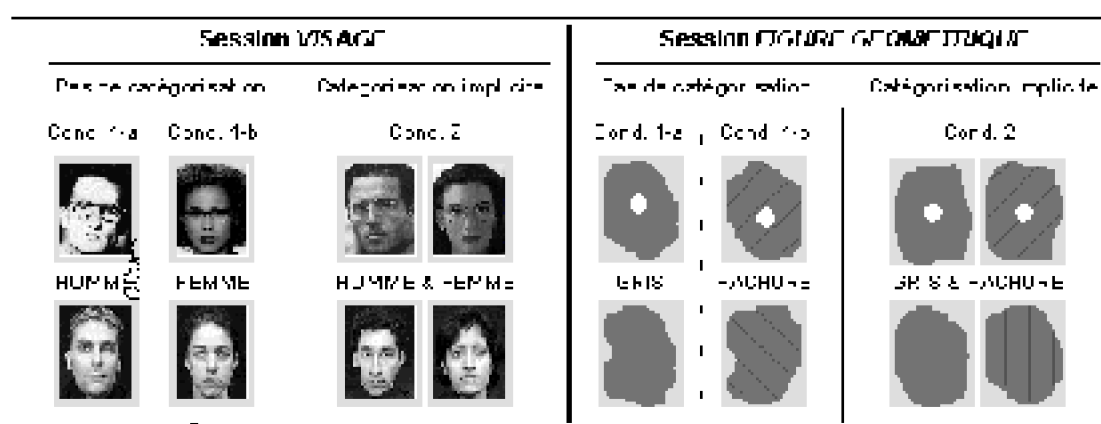


Figure 46. Description de deux sessions expérimentales manipulant des visages et des figures géométriques dans deux conditions distinctes (pas de catégorisation et catégorisation implicite, soit selon le genre dans la session Visage, soit entre des figures grisées et des figures hachurées dans la session Figure géométrique). La tâche explicite était de compter les visages à lunettes (session Visage) ou les formes trouées (session Figure géométrique). La troisième session expérimentale était identique à la seconde (Figure géométrique) mais manipulait des formes grisées et des formes à hachures larges.

Etant donné que le but de cette expérience était d'étudier plus précisément les effets précoces obtenus dans la première étude sur les visages, l'analyse des PE générés par les stimuli non-cibles a été limitée aux 100 premières millisecondes après le début de la stimulation.

Les résultats ont montré que les effets précoces, obtenus précédemment pour les visages et les mains, sont reproductibles pour les stimuli faciaux. Par ailleurs, des différences précoces similaires ont été enregistrées entre 40 et 70 ms pour les stimuli non-biologiques (formes géométriques), seulement cependant lorsque les deux catégories de formes (grisées, hachurées) sont séparées par des caractéristiques visuelles saillantes. En effet, ces effets précoces ont été observés dans la condition de *catégorisation implicite* comparée à la condition de *non-catégorisation* seulement lorsque les formes grisées étaient mélangées aux formes avec des hachures larges, de tels effets n'ayant pas été observés lorsque les formes grisées étaient mélangées aux formes avec des hachures fines (Figure 47).

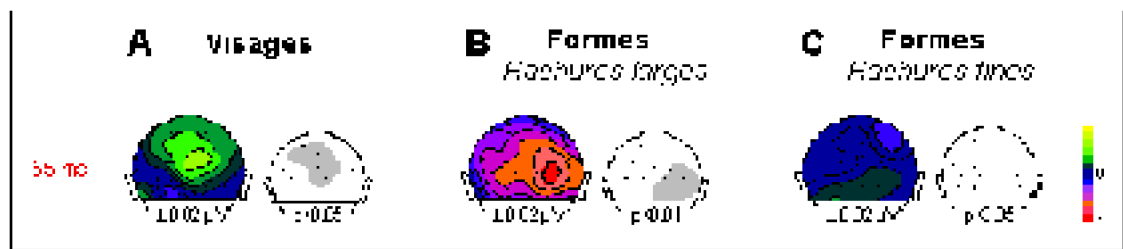


Figure 47. Distribution sur le scalp des champs de potentiels correspondants aux effets différentiels obtenus en comparant les réponses générées par les stimuli non-cibles dans la condition de catégorisation implicite à celles obtenues dans la condition de non-catégorisation pour (A) les visages (hommes vs femmes), (B) les formes géométriques séparées par des traits visuels saillants (formes avec des hachures larges vs formes grisées) et (C) les formes géométriques séparées par des caractéristiques visuelles plus fines (formes avec des hachures fines vs formes grisées), à la latence où les effets sont maximum (55 ms). Les cartes t de Student (en échelle de gris) indiquent les régions sur le scalp où la différence est significative ($p < 0.05$ ou 0.01).

En conclusion, cette expérience a permis de montrer que les effets de catégorisation implicite précoce obtenus pour les stimuli biologiques semblent robustes puisque, d'une part ils ont été observés à la fois pour les visages et les mains dans l'étude précédente, et d'autre part ils ont été répliqués pour les visages dans cette étude. Le fait que des effets semblables aient été observés pour des formes géométriques seulement lorsque les deux catégories de formes sont séparées par des traits visuels saillants, suggère que ces activités pourraient refléter des processus de catégorisation automatique et grossière pour une distinction rapide entre deux grandes classes de stimuli, non-spécifiques aux stimuli biologiques. Une hypothèse alternative est que les effets précoces observés pour les formes géométriques peuvent partiellement être expliqués par des phénomènes d'habituation neuronale dans le cortex visuel.

3.2 Article 3 Early signs of visual categorization for biological and non-biological stimuli in humans Yolande Mouchetant-Rostaing, CA Marie-HeÂle Âne Giard, Claude Delpuech, Jean-FrancÂois Echallier and Jacques Pernier INSERM-U280, 151, Cours Albert Thomas, 69424 Lyon Cedex 03, France Corresponding Author Received 26 April 2000, accepted 30 May 2000

In a previous experiment aimed at studying gender processing from faces, we had found unexpected early ERP differences (45 ± 85 ms) in task-irrelevant stimuli between a condition in which the stimuli of each gender were delivered in separate runs, and a condition in which the stimuli of both genders were mixed. Similar effects were observed with hand stimuli. These early ERP differences were tentatively related to incidental categorization processes between male and female stimuli. The present study was designed to test the robustness of these early effects for faces, and to examine whether similar effects can also be generated between two classes of non-biological stimuli. We

replicated the previous findings for faces, and found similar early differential effects (50 ± 65 ms) for non-biological stimuli (grey and hatched geometrical shapes) only, however, when the two shape categories were separated by conspicuous visual characteristics. While these results can partly be explained by phenomena related to neuronal habituation in the visual cortex, they may also suggest the existence of coarse and automatic categorization processes for rapid distinction between two wide classes of stimuli with strong psychosocial significance for humans. *NeuroReport* 11:2521-2525 © 2000 Lippincott Williams & Wilkins.

Key words: Biological stimuli; Event-related potential (ERP); Geometrical shapes; Human faces; Humans; Rapid visual categorization

INTRODUCTION

The capacity of the human visual system to process, very quickly, complex natural scenes and to extract relevant information extremely fast may be crucial in human social interactions. Recently, a number of electrophysiological studies in non-human primates and humans have reported evidence for such rapid visual analysis in face or object recognition, categorization of complex stimuli, and visuo-spatial perception.

In monkeys, it has been shown that neurons in high-level visual structures such as the superior temporal sulcus, the inferior temporal (IT) and the medial superior temporal (MST) areas could respond very quickly (40 ± 140 ms from stimulus onset) during discrimination tasks performed on complex stimuli, such as human or monkey faces, or food [1-5]. For example, the response latency of face-selective neurons in the macaque IT was as short as 20 ± 40 ms, indicating that sufficient visual information was processed to just allow identification in a 20 ± 40 ms period of the spike train [3,4]. Similarly, visual tracking tasks in monkeys induced neural responses in MST prior to 60 ms from stimulus onset [2].

In humans, ERP measurements during a go/no-go visual categorization task have shown that subjects can detect the presence of an animal (or food) in previously unseen photographs flashed for a very short period, within 150 ms [6]. In subsequent experiments, the same authors showed that monkeys could perform the task even faster [7]. Very early ERP effects also distinguished between linguistic and non-linguistic (face) stimuli [8], inverted and non-inverted faces [9], and between repeated and non-repeated faces [10] at latencies around 90, 120 and 50 ± 90 ms, respectively. These findings suggest that higher aspects of visual processing, particularly of biological stimuli, may be achieved very rapidly.

In a previous experiment primarily aimed at investigating the neural correlates of gender processing in human faces, we had found, unexpectedly, similar early ERP effects. Although gender categorization was not required, ERPs with a latency between 45 and 85 ms distinguished between a condition in which male and female faces were mixed (thus possibly inducing incidental categorization of gender) and a condition in which the gender was separated in different blocks (preventing any gender categorization); the results were replicated for hand stimuli [11]. These early ERP differences, found for both faces and hands, were interpreted as possibly reflecting a low-level, incidental

categorization process between two wide classes of stimuli (male, female). These results however challenge the current view on the transmission of the information flow through the visual neural pathways. The aim of the present study was therefore to test the robustness of these very early ERP effects in face processing, and to examine whether similar effects can also be elicited by non-biological geometrical shapes. To achieve our goals, we used a paradigm similar to that of our previous experiment [11], comparing the early ERP responses to task-irrelevant stimuli according to whether they include one class or two stimulus classes.

MATERIALS AND METHODS

Subjects: Eighteen right-handed subjects (nine males, 19 ± 33 years old) with normal or corrected-to-normal vision participated as paid volunteers. All gave their informed consent to participate in this study.

Stimuli and procedure: A total of 400 grey-scale digitally-scanned photographs of human faces, and 800 computer-generated two-dimensional shapes were used. Half of the faces were of men and the other half of women, and similarly half of the shapes were hatched and the other half were steadily grey. Among the 400 hatched shapes, 200 were wide-hatched and the other 200 were thin-hatched. All the stimuli were matched for luminance and contrast, and were presented foveally, subtending a visual angle of 6.98, for 300 ms at a rate of one every 1400 ms. A fixation cross was present at the center of the screen between each presentation. No stimulus was repeated.

The experiment consisted of three sessions of three runs each. In the first session, we presented male and female faces (face session); in the two other sessions (shape sessions), counterbalanced across subjects, we presented either grey shapes and wide-hatched shapes (wide-hatched session), or grey and thin-hatched shapes (thin-hatched session). In all the sessions and runs, the subjects performed an oddball detection task reporting verbally, at the end of each block of 50 stimuli, the correct number of target items (20%) delivered randomly among non-target items. In the face session, the targets were faces with eyeglasses delivered among faces without glasses, while in each of the shape sessions the targets were shapes with a hole delivered among shapes without holes. In the three sessions, runs 1 and 2, referred to as one-class runs, included 100 stimuli each of one category (male in one run and female in the other run in the face session; grey shapes in one run and hatched shapes in the other run in the shape sessions). The order of runs 1 and 2 was counter-balanced across subjects. Run 3 included 200 stimuli: in the face session, there were 100 male and 100 female faces randomly mixed, and in the shape sessions, 100 grey and 100 hatched shapes. The rationale was that the level of processing required in run 3 was the same as in runs 1 and 2 but, in addition, subjects could also incidentally categorize the stimuli according to their gender (male/female) in the face session, or according to their visual characteristics (grey/hatched) in the shape sessions. Run 3 was referred to as two-class run, and always followed runs 1 and 2. This order was designed to prevent any interference of a possible incidental categorization process in the one-class runs.

EEG recording: The EEG was recorded continuously via 32 electrodes mounted on a

custom-made cap with a nose reference, sampled at a rate of 1 kHz (0.10±200 Hz analog filter bandwidth), and stored for off-line analysis. Twenty electrodes were placed according to the international 10-20 system (Fz, Cz, Pz, Iz, Fp1, F7, F3, C3, P3, T3, T5, O1 and their counterpart on the right hemiscalp), and two at the left and right mastoids (Ma1 and Ma2). The remaining electrodes were placed midway between two standard positions: TP3 (between T3 and P3), CP1 (between C3 and Pz), P13 (between O1 and P3), POz (between Pz and Oz), IMA (between Iz and Ma1), and their counterpart on the right hemiscalp. The EOG was monitored from the outer canthus of the right eye and from Fp2. Electrode impedance was kept below 5 kΩ. ERPs were averaged separately for each stimulus type over a 500 ms period, including a 100 ms prestimulus baseline, and digitally filtered (0.10±20 Hz). Trials with EEG or EOG exceeding ± 150 μV were excluded from averaging.

Data analysis: Only the responses to non-target stimuli were analyzed. Within each session, the ERPs elicited in runs 1 and 2 were grouped (one-class condition, 160 stimuli) and compared with the ERPs elicited in run 3 (two-class condition, 160 stimuli). ERP analysis was restricted here within the first 100 ms post-stimulus. Student t-tests comparing the amplitude of the differences to zero were computed for each sample at each electrode. We considered as significant differences, the spatio-temporal patterns having a stable topography with a significant amplitude ($p < 0.05$) for ≥15 consecutive time samples [6,12]. Scalp potential maps were generated using a two-dimensional spherical spline interpolation [13] with color scaled normalized to the peak voltage value at the considered latency.

RESULTS

Figure 1 presents, at a subset of electrodes, the ERPs elicited by face (a), and by shape stimuli (b,c) within 100 ms post-stimulus in the one-class and the two-class conditions. ERPs to face stimuli differed significantly ($p < 0.05$) between the two conditions at Pz, POz, O2 and P24 between about 50 and 65 ms (mean amplitude of the difference within 50±65 ms over the 4 electrodes, 0.48 μV; peak amplitude, 0.57 μV at P24 and 55 ms). Figure 2a depicts the detailed statistical significance of the differences at posterior electrodes, and the occipito-parietal distribution of the effect with the corresponding Student t-map at 55 ms latency.

Significant differences between the one-class and the two-class conditions were also observed in ERPs to shape stimuli, but only when the stimuli were separated by salient visual features (wide-hatched session; Fig. 1b,c; Fig. 2b,c). The differences reached statistical significance ($p < 0.01$) at Iz, O2, IMb, Ma2, T6, and P24 between about 40 and 80 ms (Fig. 2b left; mean amplitude of the difference within 40±80 ms over the six electrodes, - 0.66 μV; peak amplitude, - 0.82 μV at T6 and 59 ms). No corresponding effect was found in the thin-hatched session (Fig. 2c, left).

Figure 2b,c (right) illustrate the topography of the differences at 55 ms latency in the two (wide- and thin-hatched) shape sessions, with the corresponding Student t-maps.

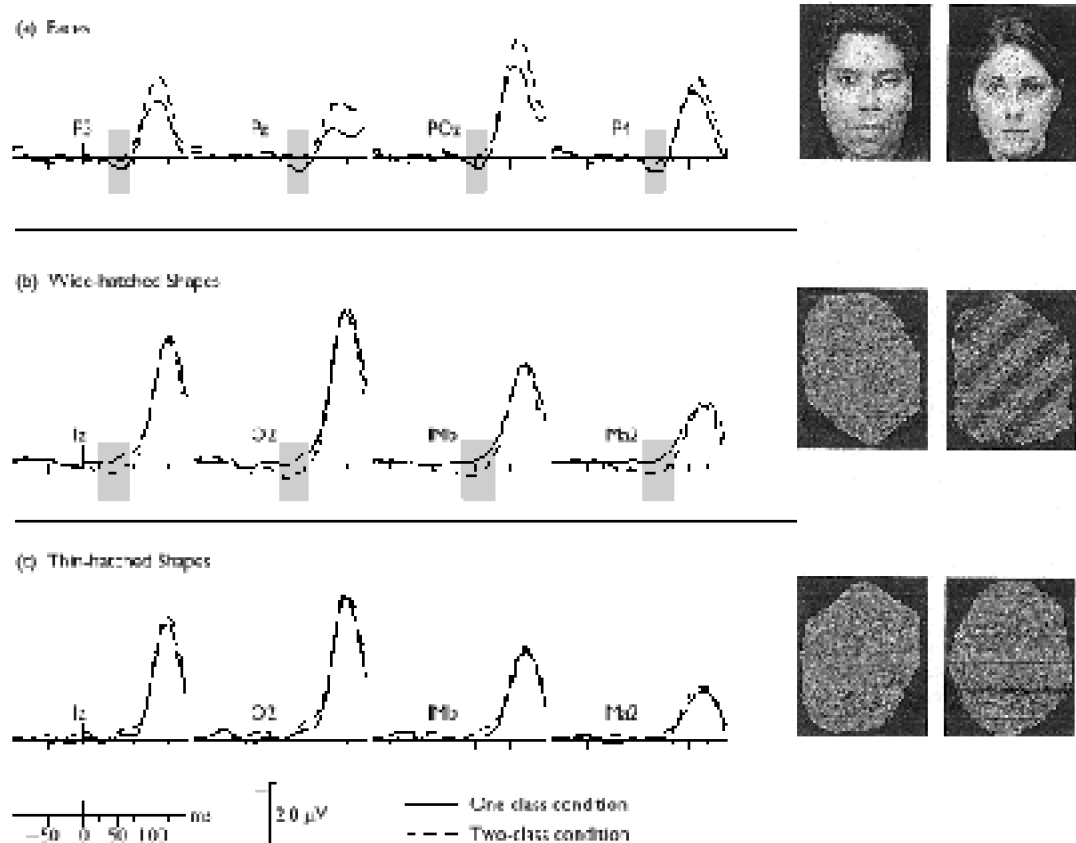


Fig. 1. Grand-average ERPs, at selective posterior electrodes, elicited by non-target faces (a) and geometrical shapes (b,c) according to whether, in each case, two categories of stimuli (male and female for faces; grey and hatched figures for shapes) are presented randomly mixed in the same run (two-class condition), or in separate runs (one-class condition; see Materials and Methods). The shaded rectangles indicate the first time period (between about 40 and 80 ms) when the responses differ between the two conditions.

DISCUSSION

In a previous study based on a similar paradigm, we had found that the ERPs elicited by task-irrelevant male and female stimuli differed during very early epochs (45 ± 85 ms) between a condition where the stimuli of both genders were presented randomly mixed in the same run, and a condition where they were delivered in separate runs. These ERP differences were observed for both faces and hands, and were tentatively interpreted as reflecting an early, automatic process of rapid but coarse categorization between two wide classes of stimuli (male and female) [11]. In the present experiment, we still found similar ERP differences between conditions where male and female face stimuli were randomly intermixed or presented separately, although the differences were of smaller amplitude and shorter duration than those previously described. The fact that these differences were observed for two types of biological stimuli in the previous study (faces and hands) and are replicated here for faces, emphasizes the robustness of the effect whatever its interpretation.

In addition, the present results show that early differences (40 ± 80 ms) can also be

observed in the ERPs evoked by geometrical figures of two categories (grey and hatched shapes), according to whether the stimuli of the two categories are presented randomly mixed in the same run, or in separate runs. The effect, however, was significant only when the two stimulus categories were separated by salient visual features (wide hatched vs grey shapes). Such findings would suggest that these early ERP effects are not specific for biological stimuli, and, in line with our initial interpretation, might reflect the existence of coarse and automatic categorization mechanisms for rapid distinction between two wide stimulus classes.

Other explanations can however be proposed to account for these early ERP effects. First, they could be due to different attentional expectancies from the subjects (and thus to different physiological responses) according to the mode of stimulus presentation, with the runs including two classes of task-irrelevant stimuli attracting more attention than those including only one stimulus class. This hypothesis, however, is not supported by the absence of effects for geometrical shapes separated by finer visual characteristics (thin-hatched session).

Another hypothesis is that these early ERP differences at posterior sites may be related to neuronal habituation or refractoriness effects in the visual cortex. Such effects would be more marked in the wide-hatched session than in the thin-hatched session because the physical differences between the grey shapes and the hatched shapes are more conspicuous in the former than in the latter case. While this interpretation may explain the results of the shape session, it seems less likely that they may account for the effects in the face session. This is because no stimulus was repeated, and the physical features separating male faces (or hands) from female faces (or hands) are probably as complex and varied as the physical features separating male or female faces within gender. Therefore, similar refractoriness effects, or similar absence of effects, should have been observed in the processing of the faces within and between the two gender categories.

We therefore suggest that the early ERP effects reported here and in our previous experiment possibly reflect the existence of a coarse, low-level categorization process between two wide classes of biological (face) stimuli. Such rapid visual processes could be related to previous findings on the organization of the visual system in both human [6,8±11] and monkey [5,7], suggesting the existence of feed-forward pathways reaching directly higher-order visual cortical areas and acting massively in parallel [6,7].

These observations may reflect the expertise that humans have developed to process, in far more detail and depth [14,15] and/or more globally and rapidly, stimuli with strong psychosocial or biological significance, as faces or hands, compared to other common object categories.

CONCLUSION

Early differences (50±65 ms) were observed between the ERPs elicited at posterior sites by task-irrelevant biological (male and female faces) and non-biological (hatched and grey shapes) stimuli in two conditions: in one, the stimuli from both categories were randomly presented in the same run, in the second, the stimuli from each category were separately

delivered in distinct runs. This effect replicates results observed in a previous experiment [1], enhancing its reliability. However, these early differences (40 ± 80 ms) were observed for geometrical figures only when the two shape categories were separated by salient visual characteristics. While these last findings can be explained by neuronal habituation and refractoriness-related phenomena in the visual cortex, the effects observed for face stimuli here (as well as for faces and hands in the previous experiment) may suggest the existence of coarse and automatic categorization processes for rapid distinction between two wide classes of stimuli with strong psychosocial or biological significance.

REFERENCES

1. Nakamura K, Mikami A and Kubota K. *J Neurophysiol* 67, 1447 (1992).
2. Miles FA. *Eur J Neurosci* 10, 811 (1998).
3. Rolls ET and Tovée MJ. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 257, 9 (1994).
4. Tovée MJ, Rolls ET, Treves A et al. *J Neurophysiol* 70, 640 (1993).
5. Oram MW and Perrett DI. *J Neurophysiol* 68, 70 (1992).
6. Thorpe S, Fize D and Marlot C. *Nature* 381, 520 (1996).
7. Fabre-Thorpe M, Richard G and Thorpe SJ. *Neuroreport* 9, 303 (1998).
8. Schendan HE, Ganis G and Kutas M. *Psychophysiology* 35, 240 (1998).
9. Linkenkaer-Hansen K, Palva JM, Sams M et al. *Neurosci Lett* 253, 147 (1998).
10. Seeck M, Michel CM, Mainwaring N et al. *Neuroreport* 8, 2749 (1997).
11. Mouchetant-Rostaing Y, Giard MH, Bentin S et al. *Eur J Neurosci* 12, 303 (2000).
12. Rugg MD, Doyle MC and Wells T. *J Cogn Neurosci* 7, 209 (1995).
13. Perrin F, Pernier J, Bertrand O et al. *EEG Clin Neurophysiol* 72, 184 (1989).
14. Tovée MJ. *Neuron* 21, 1239 (1998).
15. Tovée MJ. *Curr Biol* 8, 317 (1998).

Acknowledgements

We thank Professor S. Bentin for discussion of the manuscript and helpful comments on a previous version.

4. Quatrième étude : corrélats neurophysiologiques du traitement de l'âge et du genre sur les visages

4.1 Principaux objectifs, résultats et conclusions

Cette quatrième expérience avait pour but de poursuivre et d'affiner l'analyse des processus neurophysiologiques associés au traitement de l'âge et du genre sur les stimuli faciaux. Selon le modèle cognitif de Bruce et Young (1986), la perception du genre, de l'âge et de la race sur les visages impliquerait un seul module de traitement, le *module d'encodage des informations sémantiques visuellement dérivables*, ce dernier étant théoriquement activé après le *module d'encodage structural* des traits faciaux. S'il est bien admis qu'il existe des réponses neuronales spécifiques de l'encodage structural des visages (pour revue, Haxby et coll., 2000; Bentin et coll., 1996; George et coll., 1996; Jeffreys, 1996), l'existence d'un module de traitement distinct pour l'extraction des traits physiognomiques liés à l'âge, au genre ou à la race n'a pas reçue jusqu'à maintenant de confirmation neurophysiologique.

Les buts de cette étude ont consisté : (1) à tester si le traitement de l'âge met en jeu des mécanismes électrophysiologiques différents de ceux mis en jeu dans l'encodage structural des traits faciaux, supposés être reflétés sur le scalp par la composante N170 ; (2) à examiner si les mécanismes d'extraction des informations sur l'âge sont similaires aux mécanismes d'extraction des informations sur le genre des visages. Par ailleurs, au regard des résultats antérieurs montrant des signes précoces (40-90 ms) de catégorisation visuelle entre deux grandes classes de visages distinctes selon le genre (homme/femme), nous avons examiné si des effets similaires peuvent aussi être observés entre des classes de visages distinctes selon l'âge (jeune/âgé).

Dix-huit sujets droitiers ont été enregistrés au cours d'un paradigme expérimental similaire à celui des études précédentes, et manipulant le niveau de catégorisation des visages dans quatre conditions distinctes. Dans une première condition (*Pas de catégorisation*), les stimuli cibles et non-cibles étaient tous d'un seul genre et d'une seule classe d'âge, empêchant ainsi toute catégorisation selon le genre et selon l'âge (Figure 48). Dans la condition 1-a, les stimuli cibles étaient des visages de femmes jeunes (25-50 ans) avec des lunettes présentés parmi des visages de femmes jeunes sans lunettes, alors que dans la condition 1-b, les cibles étaient des visages de femmes âgées avec des lunettes (plus de 65 ans) présentés parmi des visages de femmes âgées sans lunettes. L'ordre de présentation des conditions 1-a et 1-b était contrebalancé entre les sujets. La condition 2 (*Catégorisation implicite selon l'âge*) était similaire aux conditions 1-a et 1-b, excepté que les visages de femmes jeunes et âgées étaient équitablement mélangés. Dans ces deux conditions, la tâche des sujets était de compter mentalement le nombre de visages avec des lunettes présentés parmi des visages sans lunettes. Une catégorisation implicite entre les classes d'âge (jeune/âgé) était possible dans la condition 2 bien qu'elle n'ait pas été explicitement demandée aux sujets. Enfin, dans les deux dernières conditions (*Catégorisation explicite selon l'âge*, *Catégorisation explicite selon le genre*), les sujets devaient explicitement catégoriser les visages selon l'âge (cond. 3) et le genre (cond. 4). Dans la condition 3, les stimuli cibles étaient des visages d'adolescentes (13-18 ans) présentés respectivement parmi des visages de femmes jeunes (cond. 3-a) ou âgées (cond. 3-b). Dans la condition 4, les stimuli cibles étaient des visages d'hommes jeunes (cond. 4-a) ou âgés (cond. 4-b) présentés respectivement parmi des visages de femmes jeunes ou âgées. Les conditions 3-a, 3-b, 4-a et 4-b suivaient la condition 2, et leur ordre de présentation était contrebalancé entre les sujets. Dans les quatre conditions,

la tâche des sujets était, comme dans les études précédentes, de compter mentalement des stimuli cibles (20%) présentés aléatoirement parmi des stimuli non-cibles.



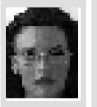







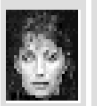





		Pas de Catégorisation		Implicite - Age	Catégorisation Explicite - Age		Explicite - Genre	
		Cond. 1-a Cond. 1-b	Cond. 2		Cond. 3-a Cond. 3-b	Cond. 4-a	Cond. 4-b	
Cibles								
	Homme jeune	Femme âgée	Femme jeune & âgée		Femme jeune	Femme âgée	Femme jeune	Femme âgée
Non-cibles								

Figure 48. Description du paradigme expérimental comportant quatre conditions de catégorisation des visages : (1) pas de catégorisation ni selon le genre, ni selon l'âge, (2) catégorisation implicite selon l'âge, (3) catégorisation explicite selon l'âge, et (4) catégorisation explicite selon le genre.

Comme dans les études précédentes, aucun stimulus n'était répété, excepté les visages non-cibles dans la condition de *catégorisation explicite selon l'âge* qui ont également été utilisés dans la condition de *catégorisation explicite selon le genre*. Cette précaution supplémentaire était supposée écarter tout biais expérimental éventuellement lié à une variation des caractéristiques physiques des stimuli. Seuls les PE générés par les visages non-cibles de chacune des quatre conditions ont été analysés.

Les analyses ont confirmé que le traitement (explicite) du genre n'avait pas d'effet sur l'onde N170 (encodage structural des traits faciaux), et ont montré un résultat similaire pour le traitement (implicite et explicite) de l'âge. Ces observations apportent ainsi un argument supplémentaire à l'existence de mécanismes neuronaux distincts pour l'encodage structural des visages et l'extraction des informations physiognomiques liées à l'âge et au genre (Figure 49).

Un résultat important de notre première étude sur les visages avait montré que le traitement du genre, qu'il soit implicitement ou explicitement demandé, modulait les réponses électrophysiologiques générées entre 145 et 185 ms après le début de la stimulation par les visages, mais pas par les mains.

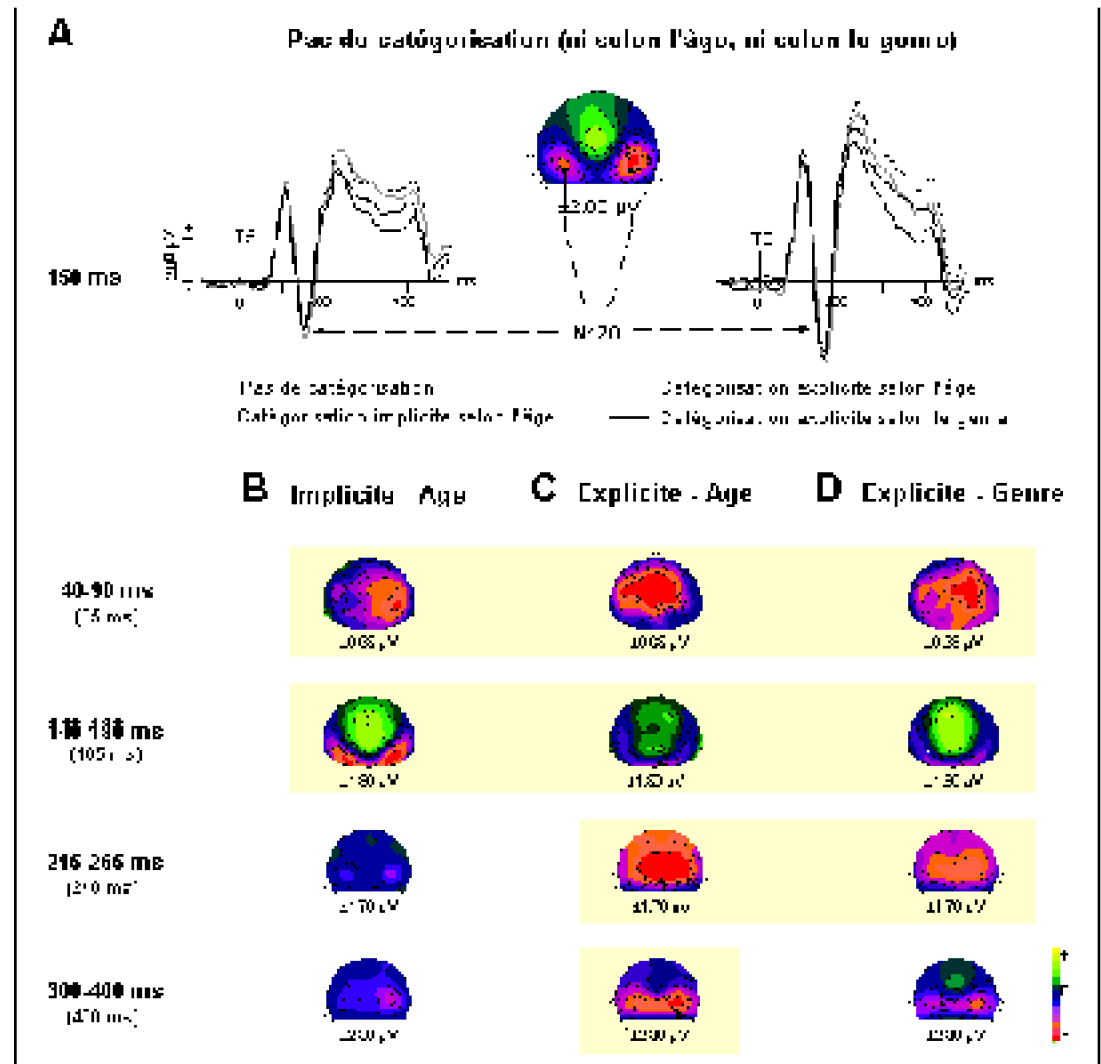


Figure 49. (A) Distribution sur le scalp de la composante N170 (dans la condition non-catégorisation selon l'âge ou le genre), à la latence de son pic (150 ms). **(B à D)** Distribution sur le scalp des champs de potentiels correspondant aux effets différentiels obtenus en comparant les réponses générées par les visages non-cibles dans les conditions de catégorisation implicite selon l'âge **(B)**, explicite selon l'âge **(C)**, et selon le genre **(D)**, à celles obtenues dans la condition d'absence de catégorisation, au cours de quatre périodes temporelles : 40-90 ms (effets maximum à 65 ms), 140-190 ms (effets maximum à 165 ms), 215-265 ms (effets maximum à 240 ms), et 300-400 ms (distribution des effets à 400 ms).

Dans cette étude, des effets similaires ont été observés entre 140 et 190 ms sur les régions fronto-centrales du scalp, au cours des discriminations implicite et explicite selon l'âge et de la discrimination explicite selon le genre. Ces effets pourraient donc être associés à des mécanismes d'extraction automatique des informations physiognomiques liées au genre et à l'âge des visages ; ces mécanismes étant probablement, à ce niveau d'analyse, indépendants des processus attentionnels et n'étant pas influencés par des

voies de traitement descendantes.

Des effets tardifs de la discrimination explicite (mais non implicite) de l'âge ou du genre ont été observés entre 215 et 265 ms sur les régions occipito-pariétales, ces effets durant plus longtemps, jusqu'à environ 400 ms, pour la catégorisation selon l'âge. Ces effets tardifs pourraient être le reflet de mécanismes de catégorisation volontaire en partie communs (étant donné la similarité des régions mises en jeu) pour les traitements explicites du genre et de l'âge sur les visages. Toutefois, le fait que tels effets aient été précédemment observés, dans notre première étude, pour des mains suggère qu'ils peuvent également refléter un processus plus général de catégorisation explicite.

Enfin, des effets précoces ont à nouveau été observés, entre 40 et 90 ms sur une large région centro-pariétale, dans les trois conditions de catégorisation des visages : implicite selon l'âge, explicite selon l'âge et explicite selon le genre. Ces effets très précoces confirment l'existence possible de processus automatiques de catégorisation visuelle rapide de bas niveau, comme nous l'avons vu précédemment.

En conclusion, cette dernière étude apporte des arguments neurophysiologiques très solides en faveur d'une dissociation fonctionnelle entre l'encodage structural des traits faciaux et l'extraction des informations liées à l'âge et au genre des visages, confortant ainsi l'existence de deux modules de traitement distincts comme stipulé dans le modèle de Bruce et Young (1986).

La similarité des effets observés vers 140-190 ms pour le traitement du genre, dans notre première étude, et le traitement de l'âge, dans cette étude, que ces traitements soient implicitement ou explicitement demandés, suppose l'existence de mécanismes cérébraux en partie communs pour l'extraction des informations liées à l'âge et au genre des visages. Le fait que de tels effets n'aient pas été observés pour des mains, dans notre précédente étude, suggère l'existence de traitements spécifiques et automatiques pour les stimuli faciaux, comparativement aux autres catégories de stimuli, et conforte également l'hypothèse de l'existence d'un module fonctionnel pour traiter les informations liées au genre et à l'âge ; ce module correspondant dans le modèle de Bruce et Young au *module d'encodage des informations sémantiques visuellement dérivables*. L'extraction de ces informations physiognomiques serait réalisée dès 140-190 ms, c'est-à-dire avant que l'encodage structural des traits faciaux ne soit achevé. De telles observations remettent en question l'organisation hiérarchique dans le modèle de Bruce et Young et l'activation strictement séquentielle des *modules d'encodage structural des traits faciaux* et *d'encodage des informations sémantiques visuellement dérivables*. De tels mécanismes de traitement automatique du genre et de l'âge des visages n'excluent pas l'existence d'opérations plus tardives (après 200 ms) et plus générales liées à des processus de discrimination volontaire demandée par la tâche. Le fait que ces effets tardifs aient également été observés, dans notre première étude, dans la condition de catégorisation explicite des mains selon le genre conforte cette hypothèse.

Enfin, à des latences encore plus précoces, vers 40-90 ms, il semblerait que des processus automatiques de catégorisation visuelle de bas niveau soient mis en jeu pour permettre une distinction rapide et grossière entre deux grandes classes de stimuli. Quelles que soient les explications attribuées à ces effets très précoces et les conditions

variées et complexes dans lesquelles ils ont été observés (voir l'étude très récente de VanRullen et Thorpe, 2001), les résultats ont montré que ces effets étaient robustes et pouvaient être associés à des mécanismes de catégorisation visuelle ultra-rapides (avant 100 ms).

Ces observations remettent en cause les théories sur le traitement des informations visuelles ainsi qu'une organisation hiérarchique des voies de traitement au sein du cortex.

4.2 Article 4 Neurophysiological bases of age and gender perception on human faces

Y. Mouchetant-Rostaing and M.H. Giard

Soumis à *Cerebral Cortex*

ABSTRACT

According to the Bruce and Young's model (B&Y, 1986), extraction of physiognomic (age, gender or race) information from faces is achieved through a functional mechanism (the *Directed Visual* encoding module) distinct from, and activated following, the *Structural* encoding module. To test this model, we used scalp event-related potentials (ERPs) to compare the neuroelectric activities associated with the structural encoding of facial features with those elicited by age and gender processing. In one session, the faces were of the same gender (female) and of one age range (young or old), preventing any gender or age discrimination. In a second session, faces of young and old women were randomly intermixed but the age was irrelevant for the task, hence age discrimination was assumed to be incidental. In the third and fourth sessions, faces had to be explicitly categorized according to their age or gender, respectively (intentional discrimination). Neither age nor gender processing had effect on the occipito-temporal N170 component assumed to be associated with facial structural encoding. Rather, the three age and gender discrimination conditions induced similar fronto-central activities around 145-185 msec. Altogether these results provide electrophysiological support for the B&Y hypothesis according to which age and gender from faces are processed through a common functional module different from the *Structural* encoding module. Against the predictions of this model, however, our findings indicate parallel, rather than sequential, activations of these modules. Additional ERP effects were found at early latencies (45-90 msec) in all three discrimination conditions, and around 200-400 msec during explicit age and gender discrimination. These effects, however, previously found in control conditions manipulating non-face stimuli, might be related to more general categorization processes.

INTRODUCTION

Despite the amount of experimental and theoretical contributions to the study of face recognition in recent years, the questions about the cognitive mechanisms and neural substrates subtending the perception of age and gender on human faces have remained little investigated. According to a most influential model of face processing (Bruce and

Young, 1986), age and gender discrimination judgements are mediated by one same system, referred to as the *Directed Visual* encoding module. This module would be activated following the *Structural* encoding module of facial features, and would act independently of the face systems supposed to process the movements of the mouth and tongue in speech (lipreading), the emotional expression of face, and/or the person's identity.

Existence of the *Structural* encoding module fits with the repeated findings of face-specific brain responses from neuropsychological (Benton and Van Allen, 1972; de Renzi et al., 1991), neuroimaging (review in Haxby et al., 2000) and electrophysiological studies in both humans (Allison et al., 1994a, 1999; McCarthy et al., 1999) and monkeys (Perrett et al., 1982, 1984; Desimone, 1991). Specifically, it has been assumed that the electrophysiological committant of structural facial encoding may be reflected, in scalp event-related potentials (ERPs), by the occipito-temporal N170 component recorded around 170 msec latency (Bentin et al., 1996; George et al., 1996; Jeffreys, 1996).

There are however little experimental data supporting the existence of the *Directed Visual* encoding module and/or its relationship to the *Structural* encoding module. While several studies have shown that prosopagnosic patients with a right posterior brain damage may be impaired in classifying faces according to age or sex (Newcombe and Russell, 1969; de Renzi et al., 1989; Bruyer and Schweich, 1991; Carlesimo and Caltagirone, 1995), the observations did not allow for dissociating the brain processes involved in age or gender detection from those supposed to be strictly associated with the structural encoding of facial features.

In a previous ERP study, we found that explicit as well as implicit processing of gender from faces was manifested by fronto-central scalp activities around 145-185 msec, well-delimited from the posterior N170 component (Mouchetant-Rostaing et al., 2000a). These effects, which were not found in control conditions requiring gender processing from hands, were interpreted as evidence for face-specific processes for gender perception, distinct from those involved in structural encoding of facial features. A primary goal of this study was therefore to extend the electrophysiological investigation of the Bruce and Young's model (1986) with the following predictions: if age and gender processing from faces are achieved through a same functional (*Directed Visual* encoding) module, then one should observe (1) no effect of age processing on the N170 ERP component, (2) similar ERP activities (140-190 msec based on our previous findings) for age and gender processing.

In addition, recent findings both in our group and in others have reported evidence for very early signs of visual categorization (around 100 msec) in experiments, manipulating complex visual stimuli (Thorpe et al., 1996; Fabre-Thorpe et al., 2001; Keysers et al., 2001; VanRullen and Thorpe, 2001) including facial features (George et al., 1997; Seeck et al., 1997; Debruille et al., 1998; Linkenkaer-Hansen et al., 1998; Pizzagalli et al., 1999; Halgren et al., 2000; Mouchetant-Rostaing et al., 2000a, 2000b). Such early categorization effects based on low-level visual processes would challenge the current view not only on the cognitive models of face recognition, but more generally on the theories of visual information processing. A second issue addressed here was therefore to test whether such early categorization processes could be observed between two wide

classes of age on faces.

MATERIALS AND METHODS

- **Subjects** : Eighteen right-handed subjects (nine males, 19-34 years old), with normal or corrected-to-normal vision and without any neurological or neuropsychological disorder, were paid for their participation. All were informed of the noninvasive recording technique and gave their written consent according to the Code of Ethics established by the World Medical Association (Declaration of Helsinki).
- **Stimuli** : All the stimuli (800) were grey-scale digitally scanned photographs of human faces, and were presented in a roughly front view. They included faces with glasses and faces without glasses. All the faces were of women, except the 40 target stimuli delivered in the gender discrimination task, which were male. Two wide age ranges were used: half of the faces were of young women (between about 25-50 years), and the other half of older women (over 65 years). A third age range was used for the 40 target faces in the intentional-age discrimination task and was of adolescent girls (between about 13-18 years). All the stimuli were matched for luminance and contrast, and were of equal size (100 x 120 mm). They were presented foveally, subtending a visual angle of 6.9°, for 300 msec at a rate of one every 1400 msec. A fixation cross was present at the center of the screen between each presentation. No stimulus was repeated except the 160 non-target faces delivered in the intentional-age discrimination task, which served also in the intentional-gender discrimination task.
- **Experimental procedure** : The experiment included 7 runs, in each of which the stimuli were delivered in blocks of 50. In each run, the subjects performed a mental oddball detection task and reported verbally, at the end of each block, the correct number of target stimuli counted; the target faces (20%) were delivered randomly among non-target faces (see Table 1). In runs 1 and 2, referred to as *No-discrimination* condition, target items were faces with eyeglasses and non-targets were faces without glasses. All faces were of young women in run 1 and of older women in run 2. The order of presentation of runs 1 and 2 was counterbalanced across subjects. Run 3, referred to as *Incidental-age* discrimination condition, was similar to runs 1 and 2, except that the faces of young and older women were equally mixed.
- The rationale was that the level of processing required in run 3 was the same as in the two previous runs but, in addition, the stimuli could also be incidentally categorized according to their age (young/old). To prevent any interference of a possible (incidental) categorization process in the two previous 'one-class' runs, run 3 always followed runs 1 and 2. In runs 4 to 7, the subjects had to process explicitly the faces according to their age or their gender: the targets were adolescent girls among either young women (run 4) or older women (run 5) in the *Intentional-age* discrimination condition, and either young men (run 6) or older men (run 7) among young or older women, respectively, in the *Intentional-gender* discrimination condition. Runs 4 to 7 followed run 3, and their order of presentation was counterbalanced between subjects.

Table 1. Summary of the Experimental Design. The experiment was divided into seven runs, inducing four different discrimination tasks on human face stimuli (No-discrimination, Incidental-age, Intentional-age and Intentional-gender discrimination). In all conditions, the subjects performed an oddball detection task counting mentally the number of target stimuli delivered randomly among non-target stimuli.

Run	Discrimination task	Non-Target face stimuli (Total number)	Target face stimuli (Total number)
1	No-discrimination	Young women without glasses (80)	Young women with glasses (20)
2		Old women without glasses (80)	Old women with glasses (20)
3	Incidental-age	Young and old women without glasses (160)	Young and old women with glasses (40)
4		Young women (80)	Adolescent girls (20)
5	Intentional-age	Old women (80)	Adolescent girls (20)
6		Young women (80)	Young men (20)
7	Intentional-gender	Old women (80)	Old men (20)

- ERP recording** : The EEG was continuously recorded at a sampling rate of 1000 Hz (0.10-200 Hz analogue bandwidth) from 32 Ag/AgCl scalp electrodes referred to the nose and placed according to the International 10-20 System (Fig. 1). Electrode impedance was kept below 5 k-Ohms. Eye movement artifacts were controlled via the two prefrontal electrodes (Fp1 and Fp2) and an electrode placed at the outer canthus of the right eye (YH). Trials in which the potential measured in any of those channels exceeded 100 μ V were rejected. The ERPs were averaged separately for each stimulus type in each run over a 600-msec period including a 100-msec prestimulus baseline, and were digitally filtered with a bandpass of 0.1 to 20 Hz. located on the forehead, and the nose was used as the reference.

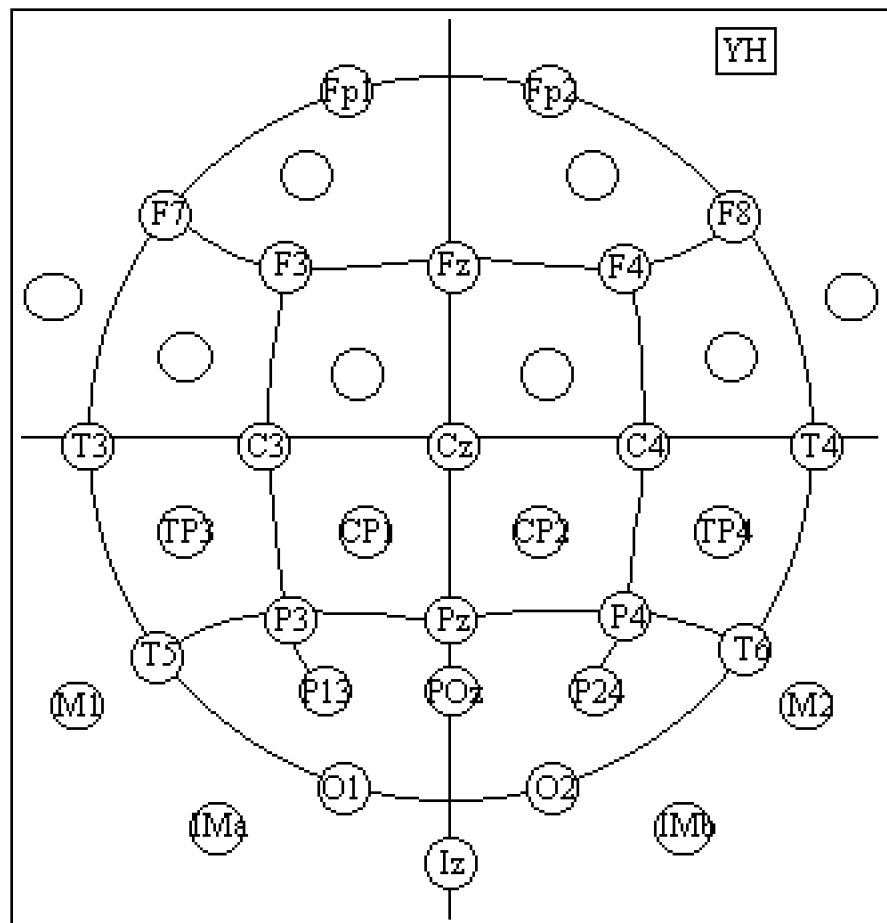


Figure 1. Distribution of the 32-channel electrode montage on the scalp. The ground was

- **Data analysis** : Only the responses to non-target stimuli were analyzed. The ERPs elicited by young and older women faces in, respectively, runs 1 and 2, runs 4 and 5, and runs 6 and 7 were grouped, so that the average response from an equal number of stimuli (160 including 80 young and 80 older women faces) could be compared across the four discrimination conditions (*No-discrimination*, *Incidental-age*, *Intentional-age* and *Intentional-gender* discrimination).

First, the effect of age or gender processing on the latency and mean amplitude of the N170 ERP component was tested using two-way within-subjects analyses of variance (ANOVAs) with the factors: Type of task (*No-discrimination*, *Incidental-age*, *Intentional-age*, and *Intentional-gender* discrimination), and Hemisphere (left, right). The latency of the N170 component was measured at the electrodes of its peak value in the grand-average (T5/T6), and its amplitude was estimated as the mean potential value over ± 20 -msec time window around its peak latency (130-170 msec) at IMA, M1, T5 and their homologous sites on the right hemiscalp. The significance levels of the *F*-values were adjusted with Greenhouse-Geisser correction when necessary.

Second, we compared the responses elicited in the *Incidental-age*, *Intentional-age* and the *Intentional-gender* discrimination conditions, respectively, with the responses

elicited in the *No-discrimination* condition. For each time sample and at each electrode, Student's *t*-tests were performed comparing the responses between the *No-discrimination* condition and each of the three other conditions. On the basis of previous criteria (Rugg et al., 1995; Thorpe et al., 1996), effects were considered as significant when the differences had a significant amplitude ($p < 0.05$) at at least two adjacent electrodes for at least 15 consecutive time samples. The significant differential effects were illustrated in Student's *t*-maps.

Topographic maps were generated using a two-dimensional spherical spline interpolation (Perrin et al., 1989). The color codes of the potential maps were normalized to the peak voltage value (positive or negative) at the considered latencies.

RESULTS

Figure 2 shows, at a subset of anterior and posterior electrodes, the grand mean ERPs elicited by non-target faces averaged across the age ranges for all discrimination tasks (*No-discrimination*, *Incidental-age*, *Intentional-age* and *Intentional-gender* discrimination). At posterior electrode sites, the responses are characterized by the positive 'P100 component' peaking around 100 msec at O1-O2, and the negative 'N170 component' maximum around 150 msec at T5-T6. These deflections are followed by a positive peak around 240 msec, and a sustained positivity lasting up to the stimulus offset deflection around 400 msec at posterior sites (P13-P24 and T5-T6). The shaded rectangles indicate the time periods when the ERP responses elicited in the *No-discrimination* task differ from those elicited in age or gender discrimination tasks.

Effects of the age and gender discrimination tasks on the N170 component

The bilateral occipito-temporal distribution of the N170 component elicited by non-target faces in the *No-discrimination* condition is illustrated in Figure 3A at its peak latency (150 msec). Although the peak amplitude of N170 tended to be larger on the right (T6) than on the left (T5) hemiscalp in all conditions (on average $-4.39 \mu\text{V}$ vs $-3.16 \mu\text{V}$), the differences did not reach statistical significance when contrasting the mean potential value over ± 20 msec around the peak at IMA, M1, T5 and IMb, M2, T6 (on average $-1.69 \mu\text{V}$ and $-1.14 \mu\text{V}$, respectively, $F_{2, 40} = 1.79$, GG epsilon = 0.78, $p < 0.17$; see Methods and Figure 2).

A two-way ANOVA performed on the N170 peak latency showed no effect of hemisphere but revealed a significant effect of the type of task ($F_{3, 45} = 15.68$, GG epsilon = 0.88, $p < 0.001$) that was due to a slightly later peak latency in the *Incidental-age* discrimination task (155 msec) than in the three other tasks (152 msec in each of them).

No significant interaction was found between the type of task and hemisphere factors on N170 amplitude or latency.

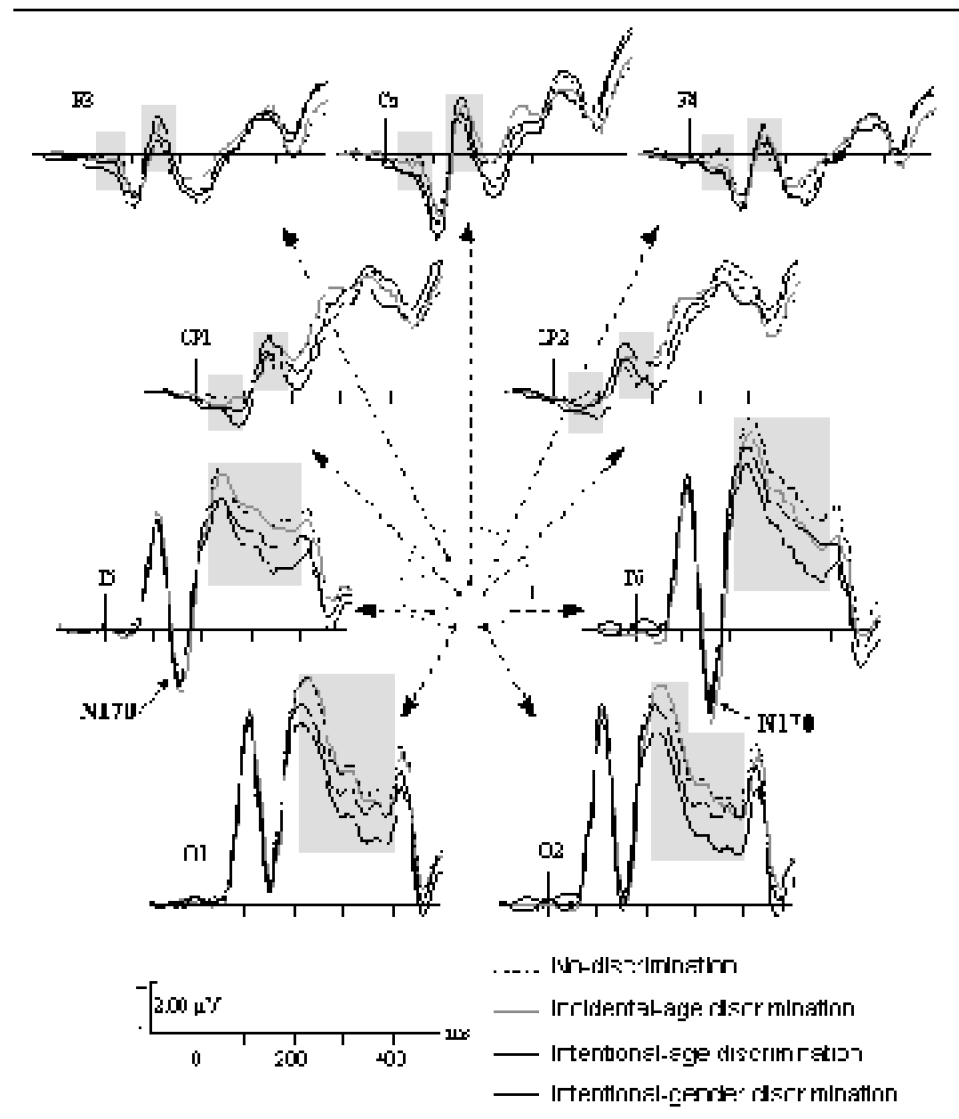


Figure 2. Grand average ERPs elicited by non-target face stimuli at selective anterior and posterior electrodes in the four visual discrimination tasks (*No-discrimination, Incidental-age, Intentional-age and Intentional-gender discrimination*). The shaded rectangles indicate the time periods when the responses in either age or gender discrimination task differ from that observed in the *No-discrimination* task. The N170 component is indicated at T5/T6 electrodes where it is maximum.

ERP effects of the age and gender discrimination tasks

The ERP correlates of age or gender processing on faces were analyzed in Student's *t*-maps comparing the responses elicited in each of the discrimination tasks (*Incidental-age, Intentional-age and Intentional-gender discrimination*) with those elicited in the *No-discrimination* task. Significant effects were found in three latency ranges (45-90 msec, 145-185 msec and 200-400 msec) with differences depending on the nature of the task. The detailed statistical significances of the effects in each condition and each latency range are depicted in Figure 4 and quantified in Table 2; their scalp potential distributions

and the corresponding *t*-maps are displayed at illustrative latencies in Figures 3B, 3C and 3D.

45-90 msec

Figure 4A shows that, in all the discrimination conditions, the ERPs elicited between about 45 and 90 msec post-stimulus significantly differ from those evoked in the *No-discrimination* condition at a number of central electrodes. In both the *Intentional-age* and *-gender* conditions, the differences began around 40 msec and were highly significant ($p < 0.01$ or $p < 0.001$) from about 45 to 90 msec latency over a wide central region (Fig. 4A, 2nd and 3rd blocks; mean amplitudes of the effects over 45-90 msec: $-0.52 \mu\text{V}$ and $-0.49 \mu\text{V}$, respectively; see Table 2). In the *Incidental-age* condition, the differences were more restricted in space and time (Fig. 4A, 1st block), but their mean amplitude over 45-90 msec ($-0.35 \mu\text{V}$) was still significant (see Table 2). The topographies of the differences in the three conditions are depicted in Figure 3B-D, line a, at an illustrative (65 msec) latency.

145-185 msec

In all the discrimination conditions, the responses elicited between about 145 and 185 msec significantly differ from those recorded in the *No-discrimination* condition at a number of fronto-central electrodes.

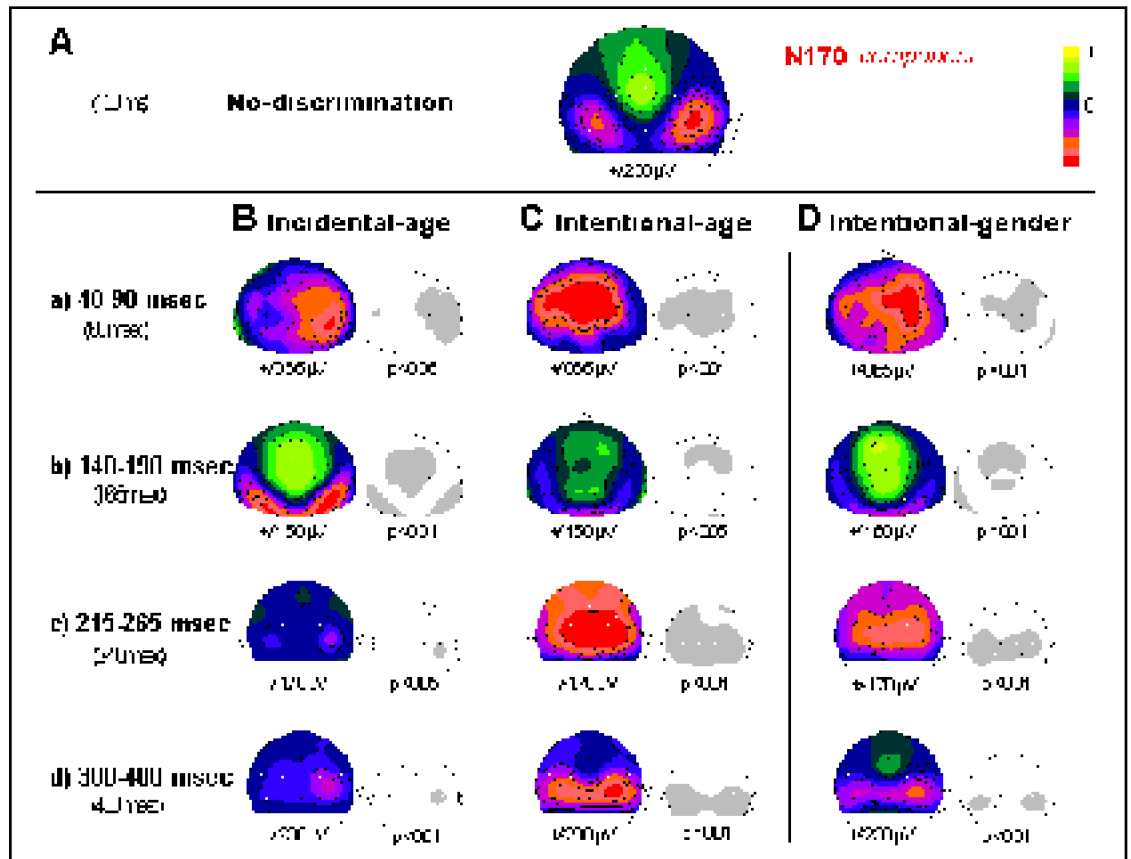


Figure 3. A. Scalp potential distribution of the N170 component around its peak latency (150 msec) elicited by non-target face stimuli in the No-discrimination condition.

B, C, D. Scalp potential distributions and corresponding Student t-maps of the differential effects of age or gender discrimination (**B**: Incidental-age, **C**: Intentional-age, and **D**: Intentional-gender) compared with the No-discrimination condition in four time windows (**lines a-d**). The maps are drawn at an illustrative latency indicated below each time window. The Student's t-maps, in grey scale, display the scalp regions where the amplitude of the effect differs significantly from zero at the probability level indicated below each map. The difference patterns between the responses to age or gender discrimination tasks and the responses to the No-discrimination task reveal: (a) a negative potential field at early latencies (45-90 msec) over the central sites in the three age and gender discrimination tasks; (b) a positive pattern of activation around 145-185 msec latency over the fronto-central areas in the three age and gender discrimination tasks, with, however, smaller amplitudes in the Intentional-age condition; (c) a negative pattern of activation around 215-265 msec over the occipito-parietal regions in the Intentional-age and -gender

discrimination tasks, but not in the *Incidental-age* discrimination task; (d) this last pattern of activation lasts up to around 400 msec with higher amplitudes in the *Intentional-age* discrimination task than in the *Intentional-gender* task.

In both the *Incidental-age* and the *Intentional-gender* conditions, the differences were highly significant ($p < 0.01$ or $p < 0.001$) from 145-150 msec to 180 msec over a wide fronto-central region (Fig. 4B, 1st and 3rd blocks; mean amplitudes over 145-185 msec: 0.81 μV and 0.87 μV , respectively; see Table 2). In the *Intentional-age* condition, the mean amplitude of the differences did not reach statistical significance when averaged over the whole 145-185 msec range and across all the selected electrodes (see Table 2), but significant effects were observed during a shorter period, from about 150 to 175 msec latency, at frontal electrode sites (Fig. 4B, 2nd block; mean amplitude over 145-185 msec at F3-Fz-F4: 0.50 μV , $p < 0.05$). Figure 3B-D, line b, illustrates the topography of the effects at 165 msec latency showing, in the three conditions, a wide positive potential field over the fronto-central sites, spreading to the parietal sites with smaller amplitudes. A negative potential pattern can also be observed in the *Incidental-age* condition over the bilateral occipito-temporal sites, resulting from the slightly later peak latency of the N170 component in this condition.

200-400 msec

Later significant effects of the *Intentional-age* and *Intentional-gender* discrimination tasks were found between about 200 and 400 msec latency at occipito-parietal electrode sites (Fig. 4C). In these two conditions, the amplitude of the effects were highly significant ($p < 0.01$ or $p < 0.001$) from about 200 to 265 msec (Fig. 4C, 2nd and 3rd blocks; mean amplitudes over 215-265 msec: -1.78 μV and -1.20 μV , respectively; see Table 2). The amplitude of the differences remained highly significant up to about 400 msec in the *Intentional-age* condition (mean over 265-400 msec: -1.85 μV ; see Table 2) but was reduced ($p < 0.05$ or $p < 0.01$) in the *Intentional-gender* condition (mean over 265-400 msec: -0.84 μV). In the *Incidental-age* condition, the amplitude of the effects did not reach statistical significance at most of the selected posterior electrodes (see Fig. 4C, 1st block; mean amplitude over 215-265 msec: -0.15 μV and over 265-400 msec: -0.38 μV ; see Table 2).

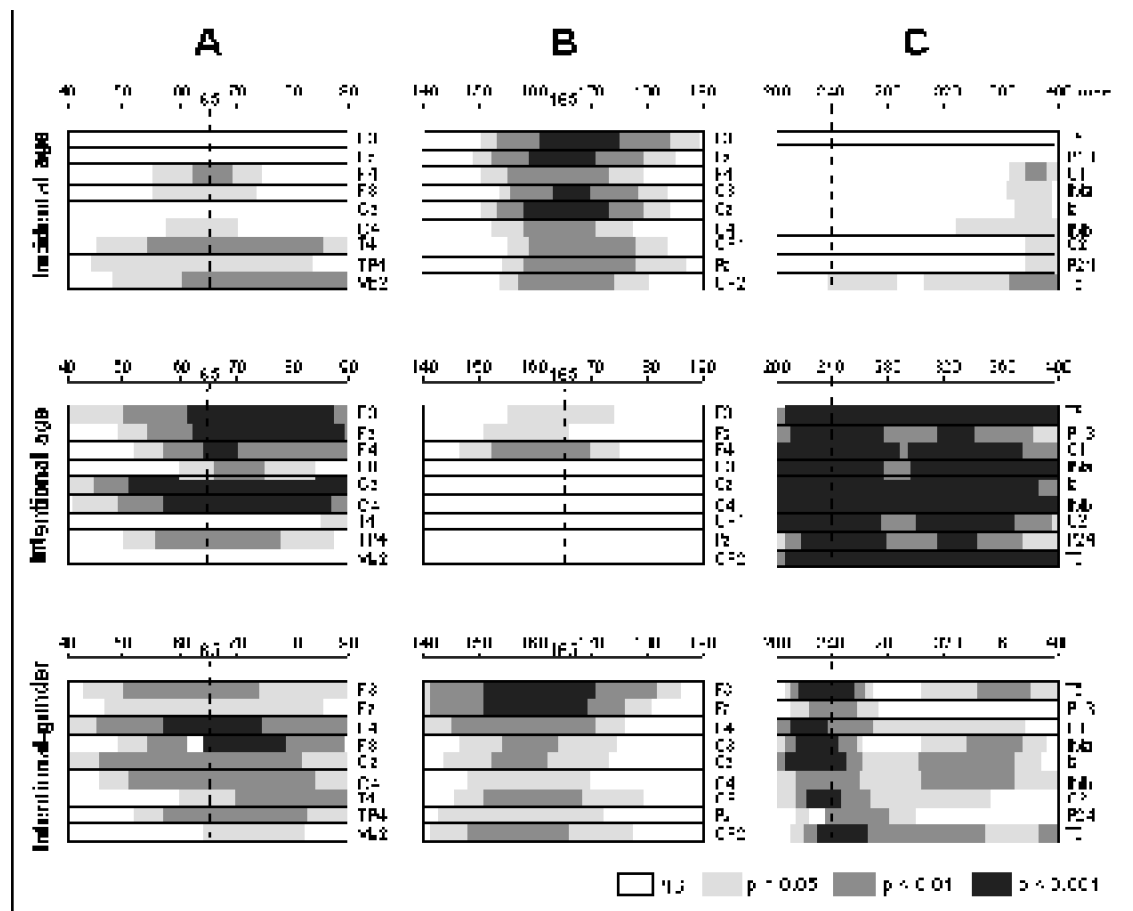


Figure 4. *A. Significant differences were found between about 45 and 90 msec in the three age and gender discrimination conditions. B. A second significant pattern was observed from about 145 to 185 msec with, however, a more restricted effect (in space and time) in the Incidental-age condition. C. A later effect was highly significant from about 200 to 265 msec when age or gender discrimination was explicitly required (Intentional-age and -gender discrimination conditions), this effect lasting up to about 400 msec with the highest amplitudes for age discrimination.*

The topography and significance of the effects are displayed at 240 and 400 msec latencies in Figure 3B-D, lines c and d, respectively.

Table 2. Differences between the responses in the *No-discrimination* condition and the responses in the *Incidental-age*, *Intentional-age* and the *Intentional-gender* discrimination conditions, respectively. Mean amplitude \pm SEM (Standard Error of the Mean, in μ V) of the differences between the responses in the *Incidental-age*, *Intentional-age* and the *Intentional-gender* discrimination tasks, respectively, and the responses in the *No-discrimination* task, averaged in time and in space over the periods and the electrode

sites as indicated at the top of each column, and compared against zero (Student's t-tests). *** p<0.001, ** p<0.01, (**) p<0.02, and * p<0.05.

	ERP time periods analyzed			
	45-90 msec	145-185 msec	215-265 msec	265-400 msec
Electrode sites	F3-Fz-F4-F8-Cz-C4	F3-Fz-F4-F8-Cz-C4	T5-CP13-P2-CM1A-Iz-IMb-O2-P24-T6	T5-CP13-P2-CM1A-Iz-IMb-O2-P24-T6
Amplitude of the effects (µV)	-0.35 ± 0.16 *	0.81 ± 0.26 **	-0.15 ± 0.24 -1.78	-0.38 ± 0.26 -1.85
Incidental-age	-0.52 ± 0.13 ***	0.43 ± 0.29 0.87	± 0.28 *** -1.20 ±	± 0.31 *** -0.84 ±
Intentional-age	-0.49 ± 0.13 **	± 0.31 **	0.29 ***	0.30 (**)
Intentional-gender				

The topographies of the *Intentional-age* and *-gender* discrimination effects between 215 and 265 msec latency were further analyzed with two objectives: firstly, since the effects were the largest at posterior scalp sites, they were compared with the topography of the N170 component in the *No-discrimination* condition to test whether they could be generated within the same brain structures; secondly, they were compared between each others to test whether they could result from the same brain processes. To this end, we computed the interactions between the factors electrode (M1, M2, IMA, IMb, O1, O2, T5, T6) and type of task in a series of two-way ANOVAs on normalized data (McCarthy and Wood, 1985). In two first analyses, we contrasted the mean amplitude of the discrimination effects (*Intentional-age* and *Intentional-gender*, respectively) within 215-265 msec with the mean amplitude of the N170 component in the *No-discrimination* condition (130-170 msec).

In both cases, significant interactions between the two factors were found (age discrimination: $F_{4, 66} = 14.53$, $p < 0.001$, GG epsilon = 0.55; gender discrimination: $F_{4, 72} = 8.51$, $p < 0.001$, GG epsilon = 0.60), indicating that the topographies of both age and gender discrimination effects differed from that of the N170. In a subsequent ANOVA, we found no significant interaction between the electrode and type of task factors comparing the effects of the *Intentional-age* task with the effects of the *Intentional-gender* task, suggesting that the scalp topographies of the *Intentional-age* and *-gender* discrimination effects did not differ.

DISCUSSION

The results can be summarized in the following way: firstly, neither age nor gender processing had an effect on the amplitude of the occipito-temporal N170 ERP component. Secondly, ERPs between 145 and 185 msec were similarly affected at fronto-central sites in the three age or gender processing conditions compared to the *No-discrimination* condition. Thirdly, longer-latency effects (215-400 msec) were found on the occipito-parietal regions when the subjects had to explicitly process the faces according to their age or their gender. Finally, early differential ERP effects (around 45-90 msec) were still observed in all three discrimination conditions compared to the *No-discrimination* condition. These various results will be discussed separately below.

Separate mechanisms for the structural encoding of faces and the processing of age or gender

In our previous study based on a similar paradigm (Mouchetant-Rostaing et al., 2000a), we had found that gender processing of faces had no effect on the occipito-temporal N170 ERP component, assumed to be associated with the neurophysiological mechanisms subtending the structural encoding of facial features (Bentin et al., 1996; George et al., 1996; Jeffreys, 1996).

The present experiment replicates this finding for gender and reveals similar results for age processing (the only effect being a slight delay of 3 msec on the N170 peak latency when age could be incidentally processed). The major results therefore indicate that the perceptual analysis of faces and the processing of physiognomic features related to age or gender are mostly performed by different brain mechanisms. This conclusion supports the Bruce and Young's model (1986), which assumes the existence of two functionally distinct modules for the structural encoding of facial features and the age or gender extraction, referred to as the *Structural* and the *Directed Visual* encoding modules, respectively.

A specialized perceptual mechanism for processing information related to age or gender from faces

An important result of our previous study (Mouchetant-Rostaing et al., 2000a) was the observation, around 145-185 msec, of ERP activities associated with the processing of gender from faces, but not from hand stimuli - irrespective of whether gender extraction was task-relevant ('intentional') or -irrelevant ('incidental'). In the present experiment, we found ERP effects in the same latency range with a similar fronto-central topography during explicit (intentional) discrimination of gender and age, and during implicit (incidental) discrimination of age.

These results have several implications: they replicate our previous findings for gender perception, they show that similar brain mechanisms can be engaged in age perception, and they indicate that age - like gender - may be implicitly processed irrespective of its relevance to the task. This set of observations supports the idea that age and gender of faces are analyzed by specific brain mechanisms, and is in accordance with Bruce and Young's hypothesis according to which these physiognomic features are processed through a common module.

The Bruce and Young model, however, stipulates a strict sequential organization between the structural analysis of facial features and the processing of physiognomic information, an hypothesis that does not fit with our observations. Indeed, the time-course of ERP activities associated with age and gender processing (145-185 msec) indicates that physiognomic judgments can begin before the structural encoding of faces is completed, and suggests parallel, rather than sequential, activations of the *Structural* and the *Directed Visual* encoding modules.

The neuroanatomical localization of the neural systems that mediate face perception has been largely examined in previous neuroimaging (review in Haxby et al., 2000;

Kanwisher, 2000) and electrophysiological (Allison et al., 1999; McCarthy et al., 1999; Puce et al., 1999) studies which have identified discrete regions in the occipito-temporal visual extrastriate cortex, namely the lateral fusiform gyrus, the superior temporal sulcus and the inferior occipital gyri. In addition, these studies have generally shown that cognitively distinct aspects of face perception are mediated by distinct neural representations (review in Haxby et al., 2000). However, while PET experiments have shown the involvement of extrastriate visual regions including the lingual/fusiform gyri during the processing of gender (Sergent et al., 1992; Kapur et al., 1995; Andreasen et al., 1996), gender categorization in these experiments was considered either as a matched control condition or as an experimental condition contrasted with non-facial stimuli (e.g. gratings in Sergent et al., 1992), thereby not allowing for dissociating gender processing from basic visual analysis of faces ("structural encoding").

On the other hand, neuropsychological studies on prosopagnosic patients with uni- or bilateral posterior temporo-occipital lesions have reported contradictory observations: some patients showed a preserved ability to process physiognomic information (Tranel et al., 1988; Sergent and Villemure, 1989), while others were found to be moderately impaired in judging the age or gender of faces (de Renzi et al., 1989; Bruyer et Schweich, 1991; Carlesimo and Caltagirone, 1995).

It is therefore difficult to know from neuroimaging and neuropsychological literature whether and to which extent age and gender are processed through neural systems separate from those involved in visual analysis of faces.

While the 145-185 msec ERP effect found in the present study for age and gender processing clearly differs from N170, it has been shown that activation of face-specific regions in extrastriate cortex may be manifested by several ERP components at the scalp surface (Bötzel and Grüsser, 1989; Jeffreys, 1989; Bentin et al., 1996; George et al., 1996). Particularly, the "Vertex Positive Potential" (VPP, Jeffreys, 1989) may represent the positive counterpart of a dipolar source located in the fusiform gyrus, the infero-temporal cortex or in deep limbic structures, such as the hippocampus (Allison, et al., 1994b; Bötzel et al., 1995; George et al., 1996; Jeffreys, 1996). It is therefore possible that our age/gender effects similarly represent volume-conducted potentials from these face-responsive regions, with a resulting dipolar source configuration globally different from that involved in the analysis of facial features (N170).

An alternative, although not exclusive, hypothesis refers to recent neuroimaging and neuropsychological findings that have shown the involvement of the amygdala and the ventro-medial prefrontal cortex in processing aspects of social knowledge (Chee et al., 2000; Phelps et al., 2000; Milne and Grafman, 2001; review in Allison et al., 2000). It is possible that the age/gender effects reflect activities from these cortical or subcortical structures. Indeed, facial age and gender information may be considered as relevant visual cues of social stimuli, and may therefore involve brain regions known to play an important role in automatic processing and evaluation of psychosocial perception. These regions are included in the physiological model of the distributed human neural system for face perception recently proposed by Haxby et al. (2000).

Later age or gender categorization processes

Longer-latency ERP effects were observed between about 215 and 265 msec poststimulation on the bilateral occipito-parietal regions when categorization according to age or gender was explicitly required. The patterns of effects showed large similarities for age and gender judgements, with highly significant values lasting up to about 400 msec for age processing. These effects are compatible with previous ERP results reporting enhanced activities beyond 200 msec post-stimulus at lateral posterior sites during explicit judgements of face gender (Eimer, 2000; Mouchetant-Rostaing et al., 2000a).

The fact that these effects were of larger amplitudes for age than for gender judgements may be explained by the 'higher difficulty' of classifying faces according to age than gender, since the visual clues on which are based gender judgements are more isolated (eye and eyebrow regions) and more prominent than those (skin texture and colour) required for age judgements (Roberts and Bruce, 1988; Brown and Perrett, 1993; Burt and Perrett, 1995). This may be also due to the fact that age classification requires a distinction between two not well-delimited classes (young/old), whereas gender judgement is based on a qualitative distinction between two well-defined categories (male/female). In any case, these last effects were similar to those found in a control condition of hand classification (Mouchetant-Rostaing et al., 2000a). It seems therefore unlikely that these late activities are associated with any face-specific processing module, but rather with more general attention-based categorization processes.

Rapid processes (45-90 msec) for low-level visual categorization

Using a similar experimental paradigm, we had unexpectedly observed early differences over mid-parietal sites between a condition in which male and female stimuli were randomly intermixed (possibly inducing incidental categorization of gender) and a condition in which the stimuli of different gender were presented in separate blocks (preventing any gender categorization).

These early effects were found for faces and for hand stimuli (Mouchetant-Rostaing et al, 2000a), and were also observed for non-biological, geometrical figures of two categories separated by salient visual characteristics (Mouchetant-Rostaing et al, 2000b). In the present experiment, we found again very early differential ERP effects (45-90 msec) on a wide centro-parietal region in the three age or gender categorization conditions relative to the *No-discrimination* condition.

Similar early neural activities have been recently reported in human ERPs during visual categorization of complex natural images including human faces (George et al., 1997; Seeck et al., 1997; Debruille et al., 1998; VanRullen and Thorpe, 2001). While in some cases these early activities might have been explained by a repetition factor due to the fact that the same stimuli were used between different experimental conditions (George et al., 1997; Debruille et al., 1998), they were also interpreted as possibly reflecting early perceptual, task-independent processes for global extraction of basic visual differences (VanRullen and Thorpe, 2001). As suggested previously (Mouchetant-Rostaing et al, 2000a, 2000b), these very early effects might similarly reflect the existence of coarse and automatic, low-level categorization processes for rapid distinction between two wide stimulus categories, which are probably based, at this stage

of sensory analysis, on feed-forward mechanisms.

REFERENCES

Allison T, Ginter H, McCarthy G, Nobre AC, Puce A, Luby M, Spencer DD (1994a) Face recognition in human extrastriate cortex. *J Neurophysiol* 71:821-825.

Allison T, McCarthy G, Nobre A, Puce A, Belger A (1994b) Human extrastriate visual cortex and the perception of faces, words, numbers, and colors. *Cereb Cortex* 4:544-554.

Allison T, Puce A, Spencer DD, McCarthy G (1999) Electrophysiological studies of human face perception. I: Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cereb Cortex* 9:415-430.

Allison T, Puce A, McCarthy G (2000) Social perception from visual cues: Role of the STS region. *Trends Cogn Sci* 4(7):267-278.

Andreasen NC, O'Leary DS, Arndt S, Cizadlo T, Hurtig R, Rezai K, Watkins GL (1996) Neural substrates of facial recognition. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci* 8:139-146.

Bentin S, Allison T, Puce A, Perez A, McCarthy G (1996) Electrophysiological studies of face perception in humans. *J Cognit Neurosci* 8:551-565.

Benton AL, Van Allen MW (1972) Prosopagnosia and facial discrimination. *J Neurol Sci* 15:167-172.

Bötzel K, Grüsser OJ (1989) Electric brain potentials evoked by pictures of faces and non-faces: a search for "face-specific" EEG-potentials. *Exp Brain Res* 77:349-360.

Bötzel K, Schulze S, Stodieck SRG (1995) Scalp topography and analysis of intracranial sources of face-evoked potentials. *Exp Brain Res* 104:135-143.

Brown E, Perrett, DI (1993) What gives a face its gender ? *Perception* 22:829-840.

Bruce V, Young A (1986) Understanding face recognition. *Br J Psychol* 77:305-327.

Bruyer R, Schweich M (1991) A clinical test battery of face processing. *Int J Neurosci* 61:19-30.

Burt DM, Perrett DI (1995) Perception of faces in adult Caucasian male faces: Computer graphic manipulation of shape and colour information. *Proc R Soc Lond [Biol]* 259:137-143.

Carlesimo GA, Caltagirone C (1995) Components in the visual processing of known and unknown faces. *J Clin Exp Neuropsychol* 17:691-705.

Chee MW, Sriram N, Soon CS, Lee KM (2000) Dorsolateral prefrontal cortex and the implicit association of concepts and attributes. *NeuroReport* 11:135-140.

De Renzi E, Bonacini MG, Faglioni P (1989) Right posterior brain-damaged patients are poor at assessing the age of a face. *Neuropsychologia* 27:839-848.

De Renzi E, Faglioni P, Grossi D, Nichelli P (1991) Apperceptive and associative forms of prosopagnosia. *Cortex* 27:213-221.

Debruille JB, Guillem F, Renault B (1998) ERPs and chronometry of face recognition: following-up Seeck et al. and George et al. *NeuroReport* 9:3349-3353.

Desimone R (1991) Face-selective cells in the temporal cortex of monkeys. *J Cognit Neurosci* 3:1-8.

Eimer M (2000) Attentional modulations of event-related brain potentials sensitive to faces. *Cognit Neuropsychol* 17:103-116.

Fabre-Thorpe M, Delorme A, MARlot C, Thorpe S (2001) A limit to the speed of processing in ultra-rapid visual categorization of novel natural scenes. *J Cogn Neurosci* 13:171-180.

George N, Evans J, Fiori N, Davidoff J, Renault B (1996) Brain events related to normal and moderately scrambled faces. *Cognit Brain Res* 4:65-76.

George N, Jemel B, Fiori N, Renault B (1997) Face and shape repetition effects in humans: A spatio-temporal ERP study. *NeuroReport* 8:1417-1423.

Halgren E, Raji T, MARinkovic K, Jousmäki V, Hari R (2000) Cognitive responses profile of the human fusiform face area as determined by MEG. *Cereb Cortex* 10:69-81.

Haxby JV, Hoffman EA, Gobbini MI (2000) The distributed human neural system for face perception. *Trends Cognit Sci* 4(6):223-233.

Jeffreys DA (1989) A face-responsive potential recorded from the human scalp. *Exp Brain Res* 78:193-202.

Jeffreys DA (1996) Evoked potential studies of face and object processing. *Visual Cogn* 3:1-38.

Kanwisher N (2000) Domain specificity in face perception. *Nature Neurosci* 3:759-763.

Kapur N, Friston KJ, Young A, Frith CD, Frackowiak, RSJ (1995) Activation of human hippocampal formation during memory for faces: A PET study. *Cortex* 31:99-108.

Keysers C, Xiao DK, Földiak P, Perrett DI (2001) The speed of sight. *J Cogn Neurosci* 13:90-101.

Linkenkaer-Hansen K, Palva JM, Samsec M, Hietanen JK, Aronen HJ, Ilmoniemi RJ (1998) Face-selective processing in human extrastriate cortex around 120 msec after stimulus onset revealed by magneto- and electroencephalography. *Neurosci Lett* 253:147-150.

McCarthy G, Puce A, Belger A, Allison T (1999) Electrophysiological studies of human face perception. II: Response properties of face-specific potentials generated in occipitotemporal cortex. *Cereb Cortex* 9:431-444.

McCarthy G, Wood CC (1985) Scalp distributions of event-related-potentials: An ambiguity associated with analysis of variance models. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 62:203-208.

Milne E, Grafman J (2001) Ventromedial prefrontal cortex lesions in humans eliminate implicit gender stereotyping. *J Neurosci* 21RC150:1-6.

Mouchetant-Rostaing Y, Giard MH, Bentin S, Aguera PE, Pernier J (2000a) Neurophysiological correlates of face gender processing in humans. *Eur J Neurosci* 12:303-310.

Mouchetant-Rostaing Y, Giard MH, Delpuech C, Echallier JF, Pernier J (2000b) Early signs of visual categorization for biological and non-biological stimuli in humans. *NeuroReport* 11:2521-2525.

Newcombe F, Russell WR (1969) Dissociated visual perceptual and spatial deficits in focal lesions on the right hemisphere. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 32:73-81.

Phelps EA, O'Connor KJ, Cunningham WA, Funayama ES, Gatenby JC, Gore JC, Banaji MR (2000) Performance on indirect measures of race evaluation predicts amygdala activation. *J Cogn Neurosci* 12: 729-738.

Perrett DI, Rolls ET, Caan W (1982) Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Exp Brain Res* 47:329-342.

Perrett DI, Smith PA, Potter DD, Mistlin AJ, Head AS, Milner AD, Jeeves MA (1984) Neurones responsive to faces in the temporal cortex: Studies of functional organisation, sensitivity to identity, and relation to perception. *Hum Neurobiol* 3:197-208.

Perrin F, Pernier J, Bertrand O, Echallier JF (1989) Spherical splines for scalp potential and current source density mapping. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 72:184-187.

Pizzagalli D, Regard M, Lehmann D (1999) Rapid emotional face processing in the human right and left brain hemispheres: An ERP study. *NeuroReport* 10:2691-2698.

Puce A, Allison T, McCarthy G (1999) Electrophysiological studies of human face perception. III: Effects of top-down processing on face-specific potentials. *Cereb Cortex* 9:445-458.

Roberts T, Bruce V (1988) Feature saliency in judging the sex and familiarity of faces. *Perception* 17:475-481.

Rugg MD, Doyle MC, Wells T (1995) Word and nonword repetition within- and across-modality: An event-related potential study. *J Cognit Neurosci* 7:209-227.

Seeck M, Michel CM, Mainwaring N, Cosgrove R, Blume H, Ives J, Landis T, Schomer DL (1997) Evidence for rapid face recognition from human scalp and intracranial electrodes. *NeuroReport* 8:2749-2754.

Sergent J, Villemure JG (1989) Prosopagnosia in a right hemispherectomized patient. *Brain* 112:975-995.

Sergent J, Ohta S, McDonald B (1992) Functional neuroanatomy of face and object processing. *Brain* 115:15-36.

Thorpe S, Fize D, Marlot C (1996) Speed of processing in the human visual system. *Nature* 381:520-522.

Tranel D, Damasio AR, Damasio H (1988) Intact recognition of facial expression, gender, and age in patients with impaired recognition of face identity. *Neurology* 38: 690-696.

VanRullen R, Thorpe SJ (2001) The time course of visual processing: From early perception to decision-making. *J Cogn Neurosci* 13:454-461.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank C. Delpuech and J.F. Echallier for their technical assistance.

Chapitre 4 - Discussion générale et Conclusion

Les expériences présentées dans le chapitre précédent ont permis d'apporter des informations sur l'organisation spatio-temporelle des processus neurophysiologiques impliqués dans le traitement visuel de deux classes de stimuli à forte connotation psychosociale pour l'Homme, les mots et les visages. Les enregistrements électrophysiologiques de surface, effectués chez des sujets normaux, associés à des analyses cartographiques des champs de potentiels et des densités de courant du scalp, ont permis, de part leur grande précision temporelle, une analyse détaillée de la chronométrie des activations cérébrales associées aux différentes opérations cognitives impliquées dans le traitement perceptif des stimuli langagiers et faciaux.

L'étude sur le traitement des mots a permis d'isoler quatre composantes électrophysiologiques, temporellement et topographiquement distinctes, chacune étant associée à un niveau d'analyse psycholinguistique : visuel/orthographique, phonético-phonologique, lexico-phonologique, ou lexico-sémantique. Les études sur la perception des visages suggèrent fortement l'existence de mécanismes neurophysiologiques distincts pour l'encodage structural des traits faciaux et le traitement des informations physiognomiques relatives au genre et à l'âge.

Les résultats obtenus et les interprétations proposées seront discutés successivement pour le traitement perceptif des mots et des visages. Ces deux catégories de stimuli seront ensuite replacées dans un contexte davantage psychosocial, et la

discussion sera élargie au double problème de l'existence (1) d'une spécificité de traitement, (2) de stratégies d'analyse automatique dans le système visuel pour ces types d'objets particuliers pour l'Homme. Enfin, nous discuterons l'hypothèse de l'existence de processus de catégorisation visuelle très rapide, pouvant être reflétés sur le scalp par des activités précoces observées avant 100 ms après l'apparition du stimulus.

1. Traitement visuel des mots et des visages : des processus neurophysiologiques distincts

La première étude de cette thèse a permis de montrer qu'une même catégorie de stimuli, en l'occurrence des stimuli langagiers, tous constitués de lettres, pouvait mettre en jeu différentes structures cérébrales à des latences variables selon le niveau de traitement. Les trois études suivantes ont contribué à mettre en évidence l'implication de structures cérébrales distinctes selon qu'un visage est analysé à un niveau d'encodage structural élémentaire ou à un niveau plus élaboré impliquant des jugements selon le genre ou l'âge.

1.1 Niveaux de traitement des mots écrits et corrélats électrophysiologiques

Le premier niveau de traitement reposait sur une analyse visuelle de bas niveau pouvant être réalisée aussi bien sur des stimuli orthographiques que sur des stimuli non-orthographiques : il était en effet demandé aux sujets de juger de la taille des stimuli. Les PE induits par les différents types de stimuli orthographiques (mots, pseudo-mots, non-mots) et non-orthographiques (séquences de symboles alphanumériques, séquences de formes) ont révélé des différences significatives dès 170 ms après le début de la stimulation. Ces résultats sont compatibles avec ceux obtenus en enregistrements intracrâniens (Allison et coll., 1994b; Nobre et coll., 1994), et suggèrent l'existence d'une analyse visuelle précoce commençant bien avant l'analyse phonologique des stimuli langagiers. Cependant, contrairement aux données intracrâniennes qui montrent que les différences de traitement entre les patterns orthographiques et non-orthographiques sont limitées à une fenêtre temporelle autour de 200 ms (N200), les enregistrements sur le scalp révèlent des différences qui sont maximales vers 170 ms et se poursuivent jusqu'à la disparition du stimulus (vers 600 ms).

Les analyses cartographiques des champs de potentiels et des densités de courant sur le scalp ont montré que la composante négative N170 était bilatéralement distribuée sur les régions occipito-temporales, avec toutefois des amplitudes plus grandes sur l'hémisphère gauche pour les stimuli orthographiques et sur l'hémisphère droit pour les stimuli non-orthographiques. Ces différences feront l'objet d'une plus ample discussion dans un paragraphe ultérieur consacré au problème de la sélectivité de traitement. Les premières étapes de perception d'un mot en tant que pattern orthographique semblent

donc débiter avant 170 ms dans les régions du cortex extrastrié. Ces mécanismes cérébraux ne permettent toutefois pas de distinguer les patterns orthographiques légaux (mots et pseudo-mots) de ceux ne respectant pas les règles phonologiques de la langue (non-mots). Pour cette raison, ils ne sont probablement pas les seuls mécanismes impliqués dans les représentations orthographiques des mots stockés dans le lexique mental.

La distinction entre les stimuli verbaux prononçables et non-prononçables ne semble avoir lieu qu'une centaine de millisecondes plus tard. En effet, les PE générés par des mots et des pseudo-mots traités à un niveau phonético-phonologique, induit par une tâche de décision de rime, diffèrent vers 320 ms après le début de la stimulation de ceux générés par des non-mots, ne pouvant pas, par nature, être transformés en patterns phonologiques cohérents. La distribution sur le scalp de la composante négative N320 est très différente de celle relative à l'onde N170 : elle est en effet prédominante sur les sites temporo-pariétaux médians gauches. Cette distribution est compatible avec des données précédemment recueillies en neuroimagerie et en neuropsychologie clinique suggérant respectivement des activations temporo-pariétales lorsque les sujets effectuent une tâche de détection de rime sur des mots présentés en modalité visuelle ou auditive (Petersen et coll., 1989; Petersen et Fiez, 1993), et une incapacité à intégrer des sons en un discours cohérent chez des patients atteints de lésions dans la scissure sylvienne gauche englobant l'aire de Wernicke, le cortex insulaire et le gyrus supramarginal (MARshall, 1986).

Ces régions temporo-pariétales n'étant pas activées par des stimuli sonores élémentaires, tels que des sons purs (MAzziotta et coll., 1982; Lauter et coll., 1985), il est possible d'associer la composante N320 à des mécanismes de translation graphèmes/phonèmes même s'il est difficile de restreindre les tâches de jugement de rime à des processus pré-lexicaux excluant toute analyse lexicale. La comparaison des activations cérébrales obtenues au cours d'une tâche de décision de rime à celles obtenues au cours d'une tâche de décision lexicale permettra d'affiner nos hypothèses interprétatives.

Lors de la tâche de décision lexicale, les PE générés par les mots et les pseudo-mots diffèrent de ceux générés par les non-mots à des latences un peu plus tardives, autour de 350 ms après l'apparition du stimulus. Les distributions sur le scalp des composantes N320 et N350, bien que très proches, ne se recouvrent pas complètement : la distribution de la composante N350 est légèrement plus antérieure que celle de l'onde N320, incluant des régions pariétales et fronto-pariétales sur le scalp qui n'étaient pas activées lors de l'analyse phonético-phonologique. Ces différences temporelles et spatiales entre les ondes N320 et N350 suggèrent que les processus cognitifs impliqués dans les niveaux d'analyse phonético-phonologique et lexico-phonologique ne sont pas tout à fait identiques. Ces observations confortent l'hypothèse selon laquelle les unités phonologiques seraient activées au cours de ces deux niveaux d'analyse, avec toutefois une antériorité des processus de formation des codes phonétiques sur les processus lexicaux (ou post-lexicaux) nécessaires à toute décision lexicale.

En raison d'informations temporelles insuffisamment précises, beaucoup de modèles de lecture ont tendance à sous-évaluer le rôle des traitements lexicaux dans la

reconnaissance des mots, et à suggérer que l'étape directe après l'analyse orthographique est l'activation de la signification du mot. La précision temporelle qu'offre la technique des PE permet de montrer qu'un stimulus langagier peut être correctement catégorisé comme appartenant à la classe des mots sans pour autant qu'il y ait accès à sa signification.

Les différences neuroanatomiques fonctionnelles entre les niveaux de traitement lexico-phonologique, induit par la tâche de décision lexicale, et lexico-sémantique, induit par la tâche de décision sémantique, sont reflétées sur le scalp par une composante négative tardive, apparaissant vers 450 ms après le début de la stimulation. Alors que la composante N350 est maximale sur les régions temporales médianes et supra-temporales gauches, la composante N450 implique des aires supplémentaires dans des régions plus antérieures du scalp, pouvant inclure la portion supérieure du lobe temporal gauche et/ou le lobe frontal adjacent gauche. Ces observations confortent l'hypothèse selon laquelle, bien que l'accès au sens d'un mot puisse avoir lieu parallèlement à son analyse lexicale, voire dans certains cas puisse faciliter les processus de décision lexicale, les décisions de nature sémantique entraînent des activations cérébrales généralement plus tardives. Ces données confortent des résultats précédemment obtenus en TEP (Démonet et coll., 1992) et en IRMf (McCarthy et coll., 1994), ainsi que l'observation d'une double dissociation entre des patients dyslexiques capables de lire des mots sans accéder à leur signification (Schwartz et coll., 1980) et des patients accédant au sens des mots sans pour autant être capables de les lire (pour revue, Ellis et Young, 1996). Dans la tâche de décision sémantique, des différences de traitement ont pu être observées entre les mots et les pseudo-mots (sans signification). Alors que vers 350 ms, les composantes négatives N350 ne diffèrent pas significativement entre ces deux types de stimuli, des différences de traitement apparaissent entre les mots et les pseudo-mots 100 ms plus tard, vers 450 ms après le début de la stimulation. Étonnamment, la composante N450 générée par les pseudo-mots est significativement plus ample que celle générée par les mots. Ces résultats plaident en faveur d'une dissociation fonctionnelle entre les processus de décision lexicale (N350), permettant l'accès aux patterns orthographiques respectant les règles de construction phonologique dans le lexique mental, et les processus ultérieurs de recherche de sens des mots (N450).

Cette composante négative tardive fronto-centrale ayant également été observée pour des stimuli non-langagiers, tels que des objets ou des visages familiers (Barrett et Rugg, 1989; Bentin et McCarthy, 1994), il semble probable qu'elle soit le reflet sur le scalp d'un réseau sémantique conceptuel, qui correspondrait partiellement au moins au réseau sémantique des mots.

Les corrélats électrophysiologiques associés aux différents niveaux de traitement psycholinguistique ne confortent ni l'idée d'un système d'analyse unifié pour les stimuli langagiers, ni celle d'une organisation séquentielle des étapes d'analyse linguistique. Les distributions sur le scalp des composantes propres à chaque niveau de traitement, bien que présentant parfois des recouvrements temporels et topographiques, sont suffisamment distinctes pour supposer l'existence de réseaux neuronaux interconnectés, chacun étant préférentiellement impliqué dans un niveau d'analyse psycholinguistique. Il

semblerait par ailleurs que la profondeur de traitement des mots soit associée à un gradient postéro-antérieur des activations, les traitements superficiels impliquant des régions postérieures du scalp et les traitements plus élaborés des régions plus antérieures. La chronométrie des activations cérébrales associées aux différents niveaux d'analyse des stimuli langagiers plaide davantage en faveur d'un modèle de reconnaissance des mots organisé en cascade (McClelland, 1979), dans lequel un traitement de plus haut niveau pourrait commencer avant que le traitement précédent ne soit achevé, qu'en faveur d'un modèle strictement séquentiel.

1.2 Niveaux d'analyse perceptuelle des visages et corrélats électrophysiologiques

Un résultat important de nos études sur les niveaux d'analyse perceptuelle des visages a été de montrer que le traitement du genre ou de l'âge n'influait pas la composante N170, supposée être associée à des mécanismes d'encodage structural (Bentin et coll., 1996; George et coll., 1996; Jeffreys, 1996).

Ces données indiquent donc que l'analyse perceptuelle élémentaire des visages, correspondant dans le modèle de Bruce et Young (1986) à un encodage structural des traits faciaux, et le traitement des informations physiognomiques relatives au genre ou à l'âge sont principalement sous-tendus par des mécanismes cérébraux distincts. La chronométrie des activations cérébrales indiquant des effets liés au traitement du genre et de l'âge à des latences similaires (145-185 ms) mais en des sites distincts de ceux mis en jeu dans les processus d'encodage structural (N170), nous pouvons en déduire que les opérations cognitives associées à la perception du genre ou de l'âge des visages peuvent débiter avant même que l'étape d'encodage structural ne soit complètement achevée. Ces observations vont à l'encontre du modèle théorique de Bruce et Young qui suggère une organisation strictement séquentielle entre les modules d'analyse structural et de traitement des informations physiognomiques.

Les données antérieurement recueillies en neuroimagerie fonctionnelle (pour revue, Haxby et coll., 2000; Kanwisher, 2000) et en électrophysiologie intracrânienne (Allison et coll., 1999; McCarthy et coll., 1999; Puce et coll., 1999) ont mis en évidence l'implication de régions discrètes du cortex extrastré, précisément le gyrus fusiforme latéral, la scissure temporale supérieure et les gyri occipitaux inférieurs, dans la perception des visages. Même s'il est généralement admis que le traitement des visages est un processus complexe décomposable en plusieurs sous-opérations cognitives, chacune mettant en jeu des substrats neuroanatomiques distincts, aucune étude n'a encore clairement montré que le genre et l'âge des visages étaient traités par des systèmes neurophysiologiques distincts de ceux impliqués dans l'analyse perceptuelle des traits faciaux. Bien que des résultats en TEP aient suggéré l'implication des gyri lingual et fusiforme dans l'extraction des informations physiognomiques relatives au genre (Sergent et coll., 1992; Kapur et coll., 1995; Andreasen et coll., 1996), les conditions expérimentales des études ne permettaient pas de comparer directement le traitement du genre à un traitement visuel (de plus bas niveau) impliquant un encodage structural des traits faciaux.

De même, les observations en neuropsychologie de patients prosopagnosiques avec des lésions uni- ou bilatérales temporo-occipitales postérieures sont contradictoires : certains patients ont conservé une capacité à traiter les informations physiognomiques (Tranel et coll., 1988; Sergent et Villemure, 1989) alors que d'autres montrent certaines difficultés à exprimer des jugements sur l'âge ou le genre des visages (de Renzi et coll., 1989; Bruyer et Schweich, 1991; Carlesimo et Caltagirone, 1995).

Un second aspect important de nos données a été la mise en évidence des patterns d'activation spécifiquement observés pour des traitements du genre et de l'âge sur des visages. Des activités positives, vers 145-185 ms, ont en effet été enregistrées sur une large région fronto-centrale alors que les sujets devaient explicitement ou implicitement catégoriser des visages inconnus en fonction de leur genre ou de leur âge. Ces données confortent l'hypothèse de Bruce et Young selon laquelle l'extraction des traits physiognomiques (genre, âge, race) serait sous-tendue par un même module de traitement, le module d'encodage des informations sémantiques visuellement dérivables.

Si la topographie de ces activités fronto-centrales, associées à un traitement du genre et de l'âge sur les visages, diffère nettement de celle de l'onde N170, elle est, en revanche, proche de la topographie de l'onde VPP (Vertex Positive Potential), ou "P2 vertex", initialement considérée comme le reflet sur le scalp des mécanismes cérébraux impliqués dans la détection des patterns faciaux (Bötzel et Grüsser, 1989; Jeffreys, 1989; pour revue Jeffreys, 1996). Cette composante n'ayant pas été exclusivement enregistrée pour des configurations faciales, mais également pour d'autres patterns figuratifs, avec toutefois des amplitudes moins grandes (Jeffreys et Tukmachi, 1992), elle a été par la suite considérée comme une contrepartie positive des négativités bitemporales (onde N170) (Bötzel et coll., 1995; Bentin et coll., 1996; George et coll. 1996; pour revue, Bötzel et coll., 1989; Jeffreys, 1996).

La résolution spatiale des PE étant faible et les modélisations dipolaires ne permettant pas encore d'obtenir des résultats univoques sur la localisation des générateurs intracérébraux, il est difficile de savoir si la distribution des activités fronto-centrales vers 145-185 ms associées au traitement du genre et de l'âge sur des visages correspond à celle de l'onde VPP, et est liée à des générateurs cérébraux situés dans la même région que ceux à l'origine de la composante N170. Il se pourrait en effet que les négativités temporales (onde N170) et la large positivité fronto-centrale soient la résultante sur le scalp d'activités liées à des populations neuronales différentes, bien que situées au sein d'une même région corticale inféro-temporale bilatérale, incluant les gyri fusiformes mais également des structures limbiques profondes telles que l'hippocampe et l'amygdale (Allison et coll., 1994b; Bötzel, et coll., 1995; George et coll., 1996; Jeffreys, 1996). Cette hypothèse conforterait l'idée selon laquelle la voie visuelle ventrale est constituée d'une mosaïque de régions corticales, chacune étant fonctionnellement spécialisée, d'une part dans le traitement de catégories d'objets, d'autre part à différents niveaux d'analyse perceptuelle.

2. Peut-on parler d'une sélectivité du système visuel

pour les mots et pour les visages ?

Les recherches en neuroimagerie fonctionnelle cérébrale ont largement documenté l'existence d'une spécificité de traitement en fonction des classes d'objets dans la voie d'analyse visuelle inféro-temporale. Il a par exemple été montré que la perception des visages implique sélectivement une aire corticale située dans les gyri fusiformes bilatéraux, cette aire baptisée "*Fusiform Face Area*" (FFA) par certains auteurs (Kanwisher et coll., 1997; McCarthy et coll., 1997) répondrait préférentiellement à des stimuli faciaux comparativement à d'autres catégories d'objets significatifs ou non. Elle serait située à proximité d'autres aires anatomiquement distinctes, chacune étant fonctionnellement spécialisée dans le traitement visuel de différentes catégories d'objets, tels que des maisons (Aguirre et coll., 1998; Haxby et coll., 1999; Ishai et coll., 1999), des chaises (Ishai et coll., 1999), des outils (Chao et coll. 1999a), ou encore des paysages (Epstein et Kanwisher, 1998). Ces observations ont été confortées par des enregistrements électrophysiologiques intracrâniens et de surface qui ont suggéré l'existence de réponses électrophysiologiques spécifiques à l'encodage structural des patterns faciaux, respectivement la composante N200 recueillie à partir d'électrodes placées à la surface du cortex occipito-temporal ventral, au niveau du gyrus fusiforme latéral (Allison et coll., 1999; McCarthy et coll., 1999; Puce et coll., 1999), et la composante N170 recueillie bilatéralement à la surface du scalp au niveau des régions occipito-temporales (Bentin et coll., 1996; George et coll., 1996).

Contrairement aux résultats obtenus dans certaines de ces études (Bentin et coll., 1996; Liu et coll., 2000), nos données n'indiquent pas de différences d'amplitude significatives entre la composante N170 générée par des visages et celle générée par des mains. Seule, une différence de latence a été observée, l'onde N170 étant légèrement plus précoce pour les visages que pour les mains.

Cette différence, ajoutée à la distribution plus antérieure sur le scalp de la composante N170 pour la classe des mains que pour celle des visages, pourrait toutefois laisser supposer l'activation de populations neuronales distinctes, situées dans une même région corticale inféro-temporale (Figure 50).

Traitement visuel : Visages / Mains

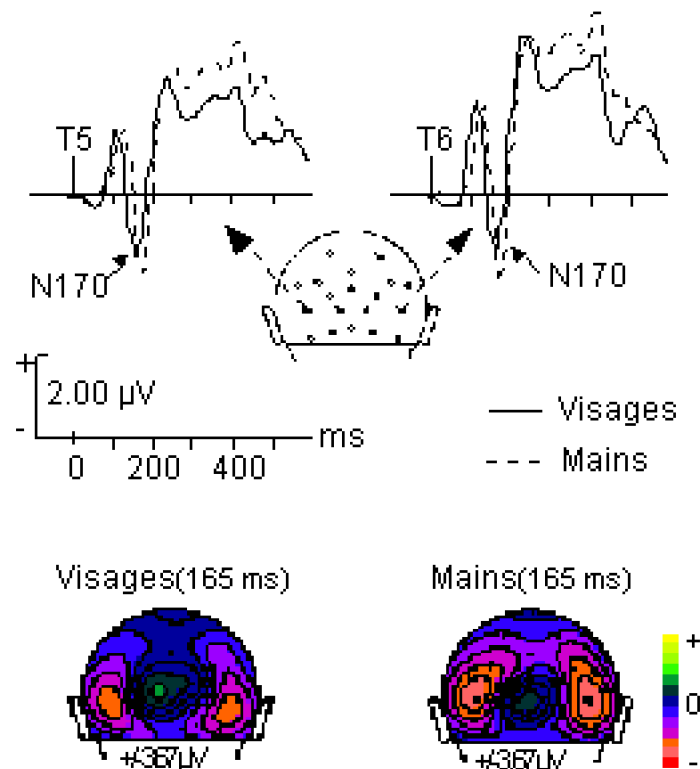


Figure 50. Réponses évoquées moyennées aux électrodes T5 et T6 pour la classe des visages et celle des mains dans la tâche contrôlée d'encodage structural. Distributions des composantes N170 correspondantes.

Les amplitudes similaires de l'onde N170 générée par la classe des visages et celle des mains confortent par ailleurs l'hypothèse proposée par Gauthier et collaborateurs (1997, 1999a,b, 2000a,b,c) d'une spécificité anatomo-fonctionnelle liée à un niveau d'expertise. En effet, contrairement aux protocoles expérimentaux ayant examiné les propriétés fonctionnelles de l'onde N170 (ou M170) en fonction des différentes catégories de stimuli, notre protocole ne permettait pas des comparaisons inter-catégorielles. Pour les deux catégories de stimuli biologiques utilisés, visages et mains, les sujets ne pouvaient effectuer que des comparaisons intra-catégorielles situées à un niveau d'analyse subordonnée. Nous pouvons ainsi supposer que les sujets présentaient un niveau d'expertise équivalent pour effectuer les discriminations demandées.

Par ailleurs, les activations fronto-centrales enregistrées vers 145-185 ms pour des traitements du genre ou de l'âge sur des visages n'ont pas été enregistrées pour des traitements similaires sur des mains (Figure 51). Ces résultats indiquent l'existence de mécanismes neurophysiologiques spécifiques du traitement de ces informations sur les visages.

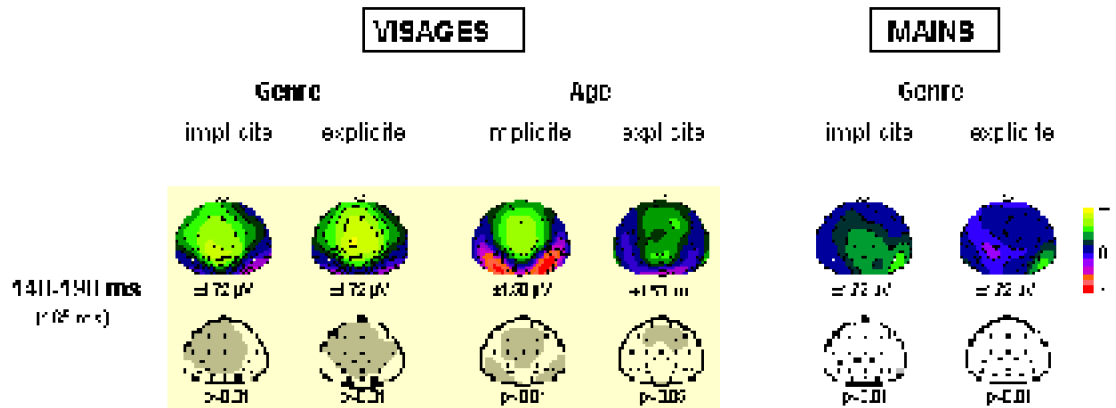


Figure 51. Activités fronto-centrales enregistrées vers 145-185 ms sur le scalp pour les traitements implicite et explicite du genre et de l'âge sur des visages. Le traitement du genre sur des mains ne génère pas d'activités similaires.

Si les visages et les mains correspondent tous deux à des stimuli biologiques, ils ne sont toutefois pas porteurs de la même information psychosociale. Il est donc possible que les activités fronto-centrales vers 145-185 ms soient le reflet de traitements cognitifs 'sociaux', le genre et l'âge des visages constituant des indices visuels importants dans la communication psychosociale. Dans cette hypothèse, ces patterns d'activités fronto-centrales pourraient être générés dans l'amygdale et/ou des régions du cortex préfrontal, ces structures ayant très récemment été associées à un rôle important dans la perception et la cognition sociales (Phelps et coll., 2000; Milne et Grafman, 2001; pour revue, Allison et coll., 2000; Keenan et coll., 2000).

N'ayant pas directement comparé au sein d'un même protocole expérimental, l'onde N170 associée aux stimuli faciaux et celle associée aux stimuli langagiers, il est difficile de discuter l'origine de ces deux composantes à la simple vue des cartes de champs de potentiels sur le scalp.

En revanche, le protocole d'étude sur les niveaux de traitement psycholinguistique a permis de comparer les ondes N170 générées par des stimuli verbaux (mots, pseudo-mots, non-mots) et non-verbaux (séquences de symboles alphanumériques, séquences de formes). Les résultats indiquent une onde N170 significativement plus ample sur les régions occipito-temporales gauches pour les stimuli orthographiques et droites pour les stimuli non-orthographiques (Figure 52).

Traitement visuel : Orthographique / Non-Orthographique

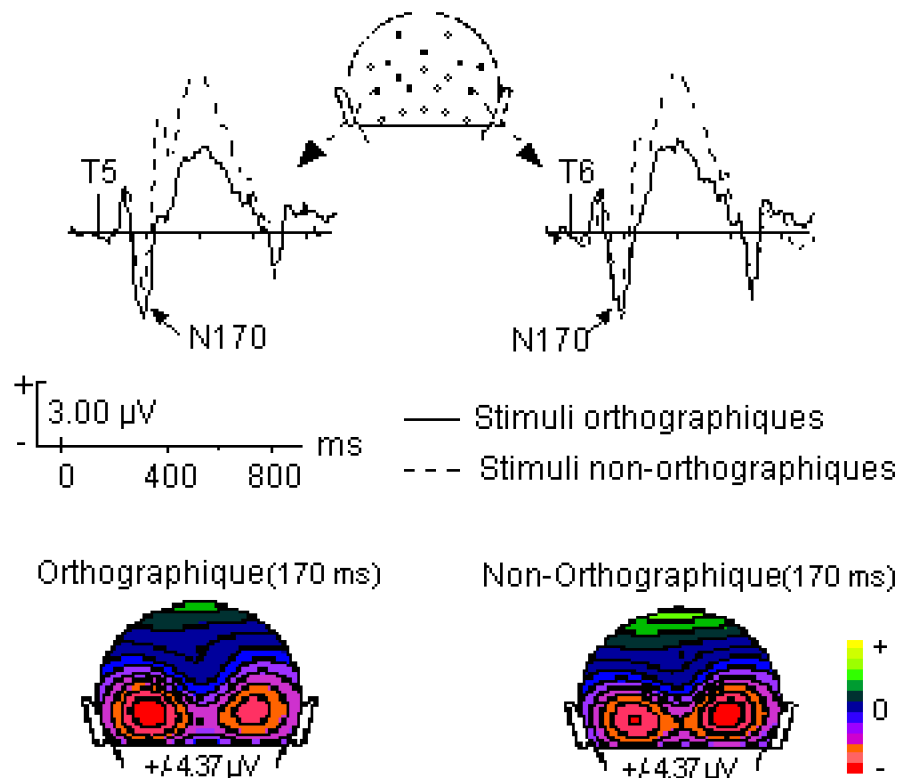


Figure 52. Réponses évoquées moyennées aux électrodes T5 et T6 pour les stimuli orthographiques (mots, pseudo-mots, non-mots) et non-orthographiques (séquences de symboles alphanumériques, séquences de formes). Distributions des composantes N170 correspondantes.

De plus, les différences observées entre ces deux catégories de stimuli commencent considérablement plus tôt sous l'électrode T5, située sur l'hémiscalp gauche (140 ms) que sous l'électrode T6 (210 ms). Ces observations suggèrent une implication des deux hémisphères dans le traitement visuel des stimuli orthographiques et non-orthographiques, avec, cependant, une nette supériorité hémisphérique gauche pour le traitement perceptif des patterns langagiers.

Ces données confortent des résultats antérieurs issus d'enregistrements électrophysiologiques intracrâniens indiquant que les stimuli orthographiques et non-orthographiques entraînent des composantes N200 dans des régions adjacentes, mais anatomiquement distinctes, situées au niveau des gyri fusiformes médians (Allison, 1994b; Nobre et coll., 1994; McCarthy et coll., 1995). Elles vont dans le sens d'un traitement sélectif visuel précoce du matériel langagier mettant prioritairement en jeu des régions occipito-temporales gauches.

3. Stimuli à forte connotation psychosociale et stratégies de traitement automatique ?

Les activités exclusivement observées pour les visages entre 145 et 185 ms lors de jugements implicite et explicite selon le genre ou l'âge ont deux implications majeures. Tout d'abord, ainsi que nous l'avons vu, elles confortent l'hypothèse de l'existence de mécanismes neurophysiologiques spécialisés dans les traitements faciaux. Par ailleurs, la similarité des effets observés dans le traitement implicite, ne requérant pas ouvertement l'attention du sujet, et le traitement explicite, consciemment réalisé, suggère l'existence de processus d'extraction automatique des informations physiognomiques. Autrement dit, il existerait des stratégies de traitement automatique mises en place pour l'analyse de stimuli à forte connotation psychosociale pour l'Homme, tels que les visages.

Nos études ont également permis d'observer, de manière fortuite, des effets très précoces, entre 45 et 90 ms après le début de la stimulation, sur une large région centro-pariétale. Contrairement aux activités fronto-centrales recueillies entre 145 et 185 ms, ces effets précoces ne semblent pas spécifiques au traitement de stimuli porteurs d'informations sociales puisqu'ils ont été enregistrés pour différentes classes de stimuli biologiques, visages et mains, mais également pour des formes géométriques caractérisées par des différences visuelles saillantes. Ces activités très précoces semblent robustes puisqu'elles ont été plusieurs fois répliquées. Cependant, l'interprétation de leur rôle fonctionnel est rendue difficile par des conditions d'observation complexes et variées (Figure 53). Dans les études 1 et 2, des effets précoces ont été enregistrés dans les conditions de catégorisation implicite selon le genre sur des visages et sur des mains, les conditions de catégorisation explicite n'ayant pas induit de telles activités. Dans l'étude 3, ces effets précoces ont été retrouvés dans les conditions de catégorisation aussi bien implicite qu'explicite selon le genre et/ou l'âge sur des visages.

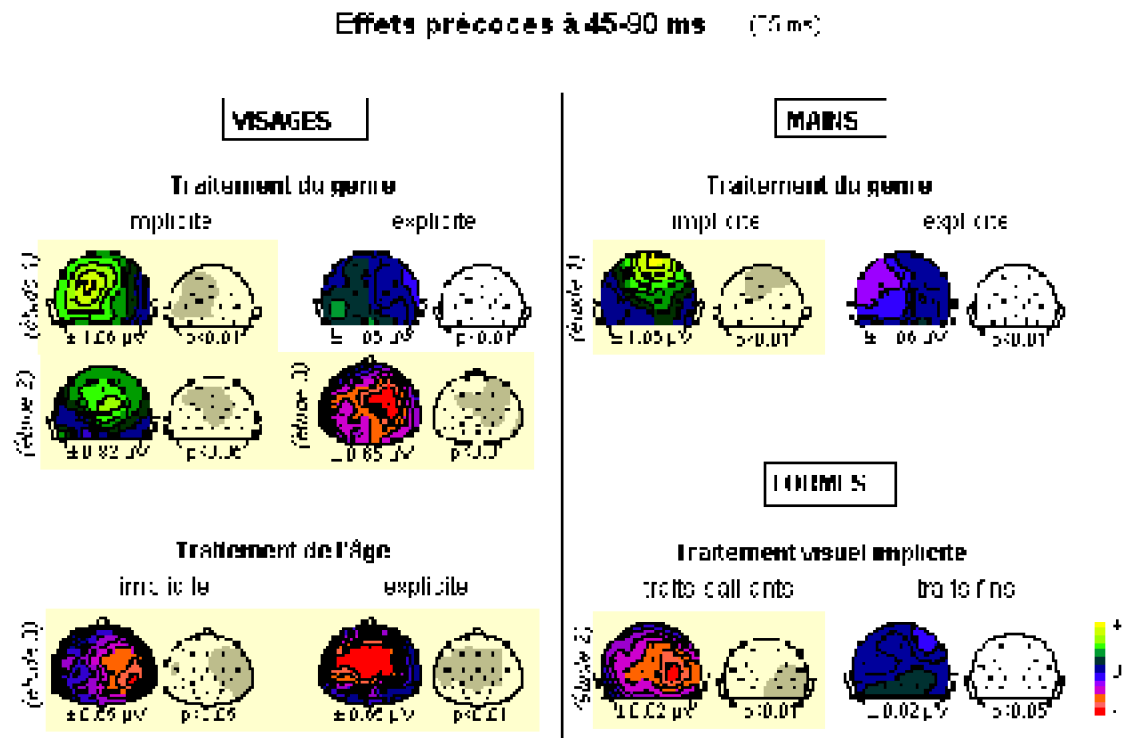


Figure 53. Effets précoces enregistrés dans les différentes conditions expérimentales entre 45 et 90 ms sur une large région centro-pariétale.

Enfin, dans l'étude 2, des effets précoces ont été enregistrés lors de catégorisation implicite entre deux types de formes géométriques, seulement toutefois lorsque les deux catégories de formes présentaient des différences visuelles saillantes (formes avec des hachures larges vs formes grisées).

Malgré leur hétérogénéité, ces résultats ne peuvent être occultés d'autant plus que des activités précoces à des latences similaires (inférieures à 100 ms après l'apparition du stimulus) et sur des régions semblables du scalp (centro-pariéto-occipitales) ont été rapportées dans d'autres études magnéto- et électroencéphalographiques chez l'Homme dans des conditions de catégorisation visuelle sur des images naturelles complexes incluant des visages humains (George et coll., 1997; Seeck et coll., 1997; Debruille et coll., 1998; Braeutigam et coll., 2001; VanRullen et Thorpe, 2001).

Contrairement à certaines études dans lesquelles ces activités précoces ont été associées à des phénomènes de répétition en raison de l'utilisation de mêmes stimuli dans des conditions expérimentales différentes (George et coll., 1997; Debruille et coll., 1998), les résultats issus de nos études ne peuvent être totalement expliqués par un tel phénomène puisqu'aucun stimulus n'était répété, excepté dans l'étude du traitement du genre et de l'âge sur des visages (étude 3), dans laquelle les mêmes visages ont été présentés pour être catégorisés explicitement selon le genre et selon l'âge. Dans ce cas seulement, la différence des patterns d'activités obtenus, d'une part dans l'étude sur la perception du genre des visages et des mains (étude 1: effets précoces pour le traitement implicite seulement), d'autre part dans celle sur la perception du genre et de l'âge des visages (étude 3: effets précoces pour les traitements implicite et explicite), pourrait en

partie être liée à un facteur de répétition.

Une seconde hypothèse explicative serait d'associer ces effets précoces à des phénomènes d'habituation neuronale au sein du cortex visuel primaire. Une telle hypothèse pourrait expliquer les effets obtenus pour les stimuli non-biologiques, ces effets étant plus marqués pour les formes géométriques caractérisées par des différences visuelles saillantes (formes avec des hachures larges vs formes grisées) que pour celles séparées par des caractéristiques physiques plus fines (formes avec des hachures fines vs formes grisées). Cependant, elle expliquerait beaucoup plus difficilement ces mêmes effets pour les visages ou pour les mains, les visages (ou mains) d'hommes et de femmes, ou les visages jeunes et âgés n'étant pas séparés par des différences physiques saillantes. De plus, il est probable que les différences physiques permettant de distinguer les visages (ou les mains) d'hommes des visages (ou des mains) de femmes sont aussi complexes et variées que celles permettant de différencier les visages d'hommes ou de femmes (ou les mains d'hommes ou de femmes) au sein d'une même catégorie (masculin ou féminin).

Une dernière hypothèse est donc d'associer ces activités précoces à des processus de catégorisation visuelle automatique de bas niveau permettant une distinction rapide et grossière entre différentes classes de stimuli. L'existence de telles contraintes temporelles de traitement remettrait fortement en question l'organisation hiérarchique du système visuel, et plaiderait davantage en faveur d'une organisation en réseau avec un codage distribué de l'information reposant sur le niveau de synchronisation des populations neuronales activées le long de la voie visuelle ventrale et/ou sur des voies d'analyse visuelle extrastrées directes (de type *feed-forward*) permettant d'accéder très rapidement aux aires visuelles associatives impliquées dans des traitements de plus haut-niveau (Thorpe et coll., 1996; Fabre-Thorpe et coll., 1998, 2001; pour revue Thorpe, 1995). La distribution étendue de ces activités précoces à la surface du scalp pourrait refléter l'activation de générateurs situés dans les aires visuelles primaire (cortex strié) et/ou associative (gyrus fusiforme), ou dans des structures sous-corticales plus profondes, comme le thalamus ou le pulvinar (Clark et coll., 1995; Yoneda et coll., 1995; Clarke et coll., 1999; Grieve et coll., 2000).

Ces activités, a priori indépendantes de la nature de la tâche, pourraient refléter l'existence de processus de catégorisation facilitant la distinction entre des classes d'objets signifiants séparées par des indices visuels saillants (Posner et Petersen, 1990; Braeutigam et coll., 2001; VanRullen et Thorpe, 2001), ou bien l'existence de mécanismes de traitement automatique développés pour certaines classes de stimuli présentant un intérêt psychosocial particulier. Nous pouvons en effet supposer que l'Homme ait développé une expertise d'analyse pour traiter plus en détails et plus en profondeur (Tovée, 1998a, 1998b) et/ou plus globalement et plus rapidement les indices visuels clés permettant d'évaluer en un seul coup d'oeil le genre (Nakdimen, 1984; Brown et Perrett, 1993; Bruce et coll., 1993; Burton et coll., 1993; Hill et coll., 1995; Campbell et coll., 1996; O'Toole et coll., 1998; Perrett et coll., 1998), ou l'âge (Burt et al., 1998; Perrett, 1995) d'un visage, et ainsi d'adapter au mieux son comportement social.

4. Conclusion et perspectives

Le rôle fonctionnel des effets robustes observés, d'une part entre 145 et 185 ms, d'autre part à des latences extrêmement précoces, inférieures à 100 ms, mériterait d'être précisé. Il pourrait être intéressant d'étudier l'influence d'un autre type d'évaluation faciale requérant des jugements selon l'appartenance ethnique, généralement à forte connotation sociale et parfois également associés à une charge émotionnelle, sur ces deux types d'activités. Une telle orientation des travaux permettrait non seulement de continuer à explorer la chronométrie des activations cérébrales associées aux différents aspects du traitement des visages et à tester l'existence neurophysiologique des différents modules de traitement faciaux du modèle théorique de Bruce et Young (1986), mais également d'élargir la problématique de recherche à l'étude des mécanismes cérébraux plus largement impliqués dans la perception "sociale" du monde environnant, les recherches fascinantes sur le fonctionnement du cerveau "social" n'en étant qu'à leur début...

Références bibliographiques

1. Abdullaev, Y.G., & Posner, M.I. (1998). Event-related brain potential imaging of semantic encoding during processing single words. *NeuroImage*, 7(1), 1-13.
2. Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., & Damasio, A. (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature*, 372(6507), 669-672.
3. Adolphs, R., Damasio, H., Tranel, D., & Damasio, A.R. (1996). Cortical systems for the recognition of emotion in facial expressions. *The Journal of Neuroscience*, 16(23), 7678-7687.
4. Aguirre, G.K., Zarahn, E., & D'Esposito, M. (1998). An area within human ventral cortex sensitive to 'building' stimuli: Evidence and implications. *Neuron*, 21, 373-383.
5. Albert, M. (1975). Cerebral dominance and reading habits. *Nature*, 256(5516), 403-404.
6. Alexander, G.E., Mentis, M.J., Van Horn, J.D., Grady, C.L., Berman, K.F., Furey, M.L., Pietrini, P., Rapoport, S.I., Schapiro, M.B., & Moeller, J.R. (1999). Individual differences in PET activation of object perception and attention systems predict face matching accuracy. *NeuroReport*, 10, 1965-1971.
7. Alexander, M.P., Benson, D.F., & Stuss, D.T. (1989). Frontal lobes and language. *Brain and language*, 37, 656-691.
8. Allison, T., Begleiter, A., McCarthy, G., Roessler, E., Nobre, A.C., & Spencer, D.D. (1993). Electrophysiological studies of color processing in human visual cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 88, 343-355.
9. Allison, T., Ginter, H., McCarthy, G., Nobre, A.C., Puce, A., Luby, M., & Spencer, D.D. (1994a). Face recognition in human extrastriate cortex. *Journal of Neurophysiology*, 71, 821-825.
10. Allison, T., McCarthy, G., Nobre, A.C., Puce, A., & Belger, A. (1994b). Human extrastriate visual cortex and the perception of faces, words, numbers and colors. *Cerebral Cortex*, 5, 544-554.
11. Allison, T., Puce, A., Nobre, A.C., Spencer, D.D., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological evidence for anatomical segregation of regions of extrastriate visual cortex responsive to faces, letterstrings, and colors. *NeuroImage*, 3(3), S263.
12. Allison, T., Puce, A., Spencer, D.D., & McCarthy, G. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. I: Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cerebral Cortex*, 9(5), 415-430.
13. Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(7), 267-278.
14. Allman, J., & Brothers, L. (1994). Faces, fear and the amygdala. *Nature*, 372(6507), 613-614.
15. Anderson, E., & Parkin, A.J. (1985). On the nature of the left visual field advantage for faces. *Cortex*, 21, 453-459.
16. Andreasen, N.C., O'Leary, D.S., Arndt, S., Cizadlo, T., Hurtig, R., Rezai, K., Watkins, G.L., Boles Ponto, L., & Hichwa, R.D. (1996). Neural substrates of facial recognition. *Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neurosciences*, 8(2), 139-146.

Références bibliographiques

17. Ashbridge, E., Perrett, D.I., Oram, M.W., & Jellema, T. (2000). Effect of image orientation and size on object recognition: Responses of single units in the macaque monkey temporal cortex. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 13-34.
18. Ashford, J.W., & Fuster, J.M. (1985). Occipital and inferotemporal responses to visual signals in the monkey. *Experimental Neurology*, 90, 444-466.
19. Assal, G., Favre, C., & Anderes, J.P. (1984). Non-reconnaissance d'animaux familiers chez un paysan: Zooagnosie ou prosopagnosie pour les animaux. *Revue Neurologique*, 140, 580-584.
20. Atkinson, R.C., & Shiffrin, R.M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In K.W. Spence & J.T. Spence (Eds.). *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory* (pp. 89-195). New York: Academic Press.
21. Awh, E., Jonides, J., Smith, E.E., Schumacker, E.H., Koeppel, R., & Katz, S. (1996). Dissociation of storage and rehearsal in verbal working memory: Evidence from PET. *Psychological Science*, 7, 25-31.
22. Babur, J.L., Watson, J.D.G., Frackowiak, R.S.J., & Zeki, S. (1993). Conscious visual perception without V1. *Brain*, 116, 1293-1302.
23. Backer Cave, C., & Kosslyn, S.M. (1993). The role of parts and spatial relations in object identification. *Perception*, 22, 229-248.
24. Baddeley, A.D., & Hitch, G. (1974). Working memory. In G.A. Bower (Ed.). *The psychology of learning and motivation*. New York: Academic Press.
25. Baddeley, A.D. (1978). The trouble with levels: A re-examination of Craik and Lockhart's framework for memory research. *Psychological Review*, 85, 139-152.
26. Baddeley, A.D., & Woodhead, M. (1982). Depth of processing, context, and face recognition. *Canadian Journal of Psychology*, 36, 148-164.
27. Baddeley, A.D. (1992). *La mémoire humaine - Théorie et pratique*. Grenoble: Presse Universitaire de Grenoble.
28. Barcelo, F., Suwazono, S., & Knight, R.T. (2000). Prefrontal modulation of visual processing in humans. *Nature Neuroscience*, 3(4), 399-403.
29. Baron, J.C. (1995). Neuro-anatomie fonctionnelle de la perception : Etudes par la tomographie à positons. In M. Jeziarski (Ed.). *Perception et agnosies* (pp. 119-133). Louvain-la-Neuve: DeBoeck-Université.
30. Barrett, S.E., & Rugg, M.D. (1990). Event-related potentials and the phonological matching of pictures. *Brain and Cognition*, 14, 201-212.
31. Barrett, S.E., & Rugg, M.D. (1989). Event-related potentials and the semantic matching of faces. *Neuropsychologia*, 27(7), 913-922.
32. Bartlett, J.C., Hurry, S., & Thorley, W. (1984). Typicality and familiarity for faces. *Memory and Cognition*, 12, 219-228.
33. Bates, J.F., Wilson, F.A.W., O Scalaidhe, S.P., & Goldman-Rakic, P.S. (1994). Area TE connections with inferior prefrontal regions responsive to complex objects and faces. *Society of Neuroscience Abstracts*, 20, 434.

34. Bauer, R.M. (1984). Autonomic recognition of names and faces in prosopagnosia: A neuropsychological application of the guilty knowledge test. *Neuropsychologia*, 22(4), 457-469.
35. Bauer, R.M. (1986). The cognitive psychophysiology of prosopagnosia. In H. Ellis, M. Jeeves, F. Newcombe & A. Young (Eds.). *Aspects of face processing* (pp. 253-267). Dordrecht: Nijhoff.
36. Bauer, R.M., & Verfaellie, M. (1986). Electrodermal discrimination of familiar but not unfamiliar faces in prosopagnosia. *Brain and Cognition*, 8, 240-252.
37. Baylis, G.C., Rolls, E.T., & Leonard, C.M. (1985). Selectivity between faces in the response of a population of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Brain Research*, 342, 91-102.
38. Baylis, G.C., Rolls, E.T., & Leonard, C.M. (1987). Functional subdivisions of the temporal lobe neocortex. *Journal of Neuroscience*, 7, 330-342.
39. Baynes, K., & Gazzaniga, M.S. (1988). Right hemisphere language: Insights into normal language mechanisms? In F. Plum (Ed.). *Language, Communication, and the brain* (pp. 117-126). New York: Raven Press.
40. Baynes, K. (1990). Language and reading in the right hemisphere: Highways or byways of the brain? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2, 159-179.
41. Baynes, K., Tramo, M.J., & Gazzaniga, M.S. (1992). Reading with a limited lexicon in the right hemisphere of a callosotomy patient. *Neuropsychologia*, 30(2), 187-200.
42. Beauregard, M., Chertkow, H., Bub, D., Murtha, S., Dixon, R., & Evans, A. (1997). The neural substrate for concrete, abstract, and emotional word lexica: A positron emission tomography study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(4), 441-461.
43. Beauvois, M.F., & Derouesné, J. (1979). Phonological alexia : Three dissociations. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 42, 1115-1124.
44. Beck, J. (1982). *Organization and representation in perception*. Hillsdale, N.J.: L. Erlbaum.
45. Begleiter, H., Porjesz, B., & Wang, W. (1993). A neurophysiologic correlate of visual short-term memory in humans. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 87, 46-53.
46. Begleiter, H., Porjesz, B., & Wang, W. (1995). Event-related brain potentials differentiate priming and recognition to familiar and unfamiliar faces. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 94(1), 41-49.
47. Benson, D.F., Sheremata, W.A., Bouchard, R., Segarra, J.M., Price, D., & Geschwind, N. (1973). Conduction aphasia: A clinicopathological study. *Archives of Neurology*, Chicago, 28, 339-346.
48. Benson, D.F., Segarra, J., & Albert, M.L. (1974). Visual agnosia-prosopagnosia. *Neurology*, 30, 307-310.
49. Benson, P.J., & Perrett, D.I. (1993). Extracting prototypical facial images from exemplars. *Perception*, 22, 257-262.
50. Benson, R.R., Kwong, K.K., Buchbinder, B.R., Jiang, H.J., Belliveau, M.S., & Cohen, M.S. (1994). Noninvasive evaluation of language dominance using functional MRI. *Proceedings of the Society of Magnetic Resonance Second Meeting*, 671, 84.

-
51. Benson, R.R., Fitzgerald, D.B., LeSueur, L.L., Kennedy, D.N., Kwong, K.K., Buchbinder, B.R., Davis, T.L., Weisskoff, R.M., Talavage, T.M., Logan, W.J., Cosgrove, G.R., Belliveau, J.W., & Rosen, B.R. (1999). Language dominance determined by whole brain functional MRI in patients with brain lesions. *Neurology*, 52, 798-809.
52. Bentin, S., McCarthy, G., & Wood, C.C. (1985). Event-related potentials, lexical decision and semantic priming. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 60, 343-355.
53. Bentin, S. (1987a). Event-related potentials, semantic processes, and expectancy factors in word recognition. *Brain and language*, 31, 308-327.
54. Bentin, S. (1987b). Visual word perception and semantic processing: An electrophysiological perspective. *Israel Journal of Medical Sciences*, 23, 138-144.
55. Bentin, S. (1989). Electrophysiological studies of visual word perception, lexical organization, and semantic processing: A tutorial review. *Language and Speech*, 32, 205-220.
56. Bentin, S., Kutas, M., & Hillyard, S.A. (1993). Electrophysiological evidence for task effects on semantic priming in auditory word processing. *Psychophysiology*, 30, 161-169.
57. Bentin, S., & McCarthy, G. (1994). The effect of immediate stimulus repetition on reaction time and event-related potentials in tasks of different complexity. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 20(1), 130-149.
58. Bentin, S., Kutas, M., & Hillyard, S.A. (1995). Semantic processing and memory for attended and unattended words in dichotic listening: Behavioral and electrophysiological evidence. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 54-67.
59. Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, A., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8(6), 551-565.
60. Bentin, S., Deouell, L., & Soroker, N. (1999b). Selective visual streaming in face recognition: Evidence from developmental prosopagnosia. *NeuroReport*, 10, 823-827.
61. Bentin, S., Mouchetant-Rostaing, Y., Giard, M.H., Echallier, J.F., & Pernier, J. (1999a). ERP manifestations of processing printed words at different psycholinguistic levels: Time course and scalp distribution. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(3), 235-260.
62. Bentin, S., & Deouell, L.Y. (2000). Structural encoding and identification in face processing: ERP evidence for separate mechanisms. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 35-54.
63. Benton, A. (1979). Visuo-perceptive, visuo-spatial, and visuo-constructive disorders in clinical neuropsychology. In K. Heilman & E. Valenstein (Eds.). *Clinical neuropsychology*. New York: Oxford University Press.
64. Benton, A.L., & Van Allen, M.W. (1968). Impairment in facial recognition in patients with cerebral disease. *Cortex*, 4, 344-358.
65. Benton, A.L. (1980). The neuropsychology of facial recognition. *American*

- Psychologist*, 35, 176-186.
66. Benton, A.L. (1990). Facial recognition. *Cortex*, 26, 491-499.
67. Benton, A.L., & Van Allen, M.W. (1972). Prosopagnosia and facial discrimination. *Journal of the Neurological Sciences*, 15, 167-172.
68. Berger, H. (1929). Über das elektrekephalogramm des meschen. *Archiv fur Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 87, 527-570.
69. Berthoz, A., & Petit, L. (1996). Les mouvements du regard : une affaire de saccades. *La Recherche*, 289, 58-65.
70. Biederman, I. (1972). Perceiving real-world scenes. *Science*, 177, 77-80.
71. Biederman, I., Glass, A.L., & Stacy, E.W. (1973). Searching for objects in real-world scenes. *Journal of Experimental Psychology*, 97, 22-27.
72. Biederman, I., Rabinowitz, J.C., Glass, A.L., & Stacy, E.W. (1974). On the information extracted from a glance at a scene. *Journal of Experimental Psychology*, 103, 597-600.
73. Biederman, I. (1981). Do background depth gradients facilitate object identification? *Perception*, 10, 573-578.
74. Biederman, I., Teitelbaum, R.C., & Mezzanotte, R.J. (1983). Scene perception: A failure to find a benefit from prior expectancy or familiarity. *Journal of Experimental Psychology*, 9, 411-429.
75. Biederman, I. (1987). Recognition-by-components : A theory of human image understanding. *Psychological Review*, 94, 115-145.
76. Biederman, I., & Kalocsai, P. (1997). Neurocomputational bases of object and face recognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 352, 1203-1219.
77. Binder, J.R., Rao, S.M., Hammeke, T.A., Yetkin, F.Z., Jesmanowicz, A., Bandettini, P.A., Wong, E.C., Estkowski, L.D., Goldstein, M.D., & Houghton, V.M. (1994). Functional magnetic resonance imaging of human auditory cortex. *Annals of Neurology*, 35(6), 662-672.
78. Binder, J.R., Rao, S.M., Hammeke, T.A., Frost, J.A., Bandettini, P.A., Jesmanowicz, A., & Hyde, J.S. (1995). Lateralized human brain systems demonstrated by task subtraction functional magnetic resonance imaging. *Archives of Neurology*, 52, 593-601.
79. Binder, J.R., Frost, J.A., Hammeke, T.A., Rao, S.M., & Cox, R.W. (1996a). Function of the left planum temporale in auditory and linguistic processing. *Brain*, 119, 1239-1247.
80. Binder, J.R., Swanson, S.J., Hammeke, T.A., Morris, G.L., Mueller, W.M., Fischer, M., Benbadis, S., Frost, J.A., Rao, S.M., & Houghton, V.M. (1996b). Determination of language dominance using functional MRI: A comparison with the Wada test. *Neurology*, 46, 978-984.
81. Binder, J.R., Swanson, S.J., Hammeke, T.A., Morris, G.L., Mueller, W.M., Fisher, M., Benbadis, S., Frost, J.A., Rao, S.M., & Houghton, V.M. (1996b). Determination of language dominance using functional MRI. *Neurology*, 46, 978-984.
82. Binder, J.R. (1997). Neuroanatomy of language processing studied with functional

- MRI. *Clinical Neuroscience*, 4, 87-94.
83. Binder, J.R., Frost, J.A., Hammeke, T.A., Cox, R.W., Rao, S., & Prieto, T. (1997). Human brain language areas identified by functional MRI. *Journal of Neuroscience*, 1, 353-362.
84. Blanc-Garin, J. (1984). Perception des visages et reconnaissance de la physionomie dans l'agnosie des visages. *L'Année Psychologique*, 84, 573-598.
85. Bobes, M.A., Valdes-Sosa, M., & Olivares, E. (1994). An ERP study of expectancy violation in face perception. *Brain and Cognition*, 26(1), 1-22.
86. Bodamer, J. (1947). Die Prosop-Agnosie. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 179(6), 6-53.
87. Boller, F. (1968). Latent aphasia : Right and left 'non aphasic' brain-damaged patients compared. *Cortex*, 4, 245-256.
88. Bonnet, C. (1995). Processus cognitifs de la perception. In M. Jeziarski (Ed.). *Perception et agnosies* (pp. 31-54). Louvain-la-Neuve: DeBoeck-Université.
89. Bookheimer, S.Y., Zeffiro, T.A., Blaxton, T., Gaillard, W., & Theodore, W. (1995). Regional cerebral blood flow during object naming and word reading. *Human Brain Mapping*, 3, 93-106.
90. Borstein, B. (1963). Prosopagnosia. In L. Halpern (Ed.). *Problems of dynamic neurology* Jerusalem: Hadassah Medical School
91. Borstein, B., Sroka, H., & Munitz, H. (1969). Prosopagnosia with animal face agnosia. *Cortex*, 5, 164-169.
92. Bottini, G., Corcoran, R., Sterzi, R., Paulesu, E., Schenone, P., Shenone, P., Frackowiak, R.S.J., & Frith, C.D. (1994). The role of the right hemisphere in the interpretation of figurative aspects of language: A positron emission tomography activation study. *Brain*, 117, 1241-1253.
93. Bouchard, R., Lecours, A.R., & Lhermitte, F. (1979). Physiopathologie et localisation des lésions cérébrales responsables de l'aphasie. In A.R. Lecours & F. Lhermitte (Eds.). *L'aphasie* (pp. 266-276). Paris: Flammarion Médecine-Sciences.
94. Bower, G.H., Karlin, M.B., & Dueck, A. (1975). Comprehension and memory for pictures. *Memory and Cognition*, 3, 216-220.
95. Bower, G.H., & Karlin, M.B. (1974). Depth of processing pictures of faces and recognition memory. *Journal of Experimental Psychology*, 103, 751-757.
96. Bowers, J.S., Arguin, M., & Bub, D. (1996a). Fast and specific access to orthographic knowledge in a pure alexic patient. *Cognitive Neuropsychology*, 13, 525-569.
97. Bowers, J.S., Bub, D., & Arguin, M. (1996b). A characterization of the word superiority effect in pure alexia. *Cognitive Neuropsychology*, 13, 415-441.
98. Bradshaw, J.L., & Wallace, G. (1971). Models for the processing and identification of faces. *Perception and Psychophysics*, 9, 443-448.
99. Bradshaw, J.L., & Sherlock, D. (1982). Bugs and faces in the two visual fields: The analytic/holistic processing dichotomy and task sequencing. *Cortex*, 18, 211-225.
100. Bradshaw, J.L., & Nettleton, N.C. (1990). *Human cerebral asymmetry*. Englewood

Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.

101. Braeutigam, S., Bailey, A.J., & Swithenby, S.J. (2001). Task-dependent early latency (30-60 ms) visual processing of human faces and other objects. *NeuroReport*, 12(7), 1531-1536.
102. Bransford, J.D., Franks, J.J., Morris, C.D., & Stein, B.S. (1979). Some general constraints on learning and memory research. In L.S. Cermak & F.I.M. Craik (Eds.). *Levels of processing in human memory* (pp. 331-354). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
103. Breier, J.I., Simos, P.G., Zouridakis, G., & Papanicolaou, A.C. (1998). Relative timing of neuronal activity in distinct temporal lobe areas during a recognition memory task for words. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 20, 782-790.
104. Breiter, H.C., Etcoff, N.L., Whalen, P.J., Kennedy, W.A., Rauch, S.L., Buckner, R.L., Strauss, M.M., Hyman, S.E., & Rosen, B.R. (1996). Response and habituation of the human amygdala during visual processing of facial expression. *Neuron*, 17, 875-887.
105. Brigham, J.C., & Malpass, R.S. (1985). The role of experience and contact in the recognition of faces of own- and other-race. *Journal of Social Issues*, 41, 139-155.
106. Brigham, J.C. (1986). The influence of race on face recognition. In H.D. Ellis, M.A. Jeeves, F. Newcombe & A. Young (Eds.). *Aspects of face processing*. Dordrecht: Nijhoff.
107. Broad, K.D., Mimmack, M.L., & Kendrick, K.M. (2000). Is right hemisphere specialization for face discrimination specific to humans? *European Journal of Neuroscience*, 12(2), 731-741.
108. Broadbent, D.E. (1958). *Perception and communication*. London: Bergamon Press.
109. Brown, C., & Hagoort, P. (1993). The processing nature of the N400: Evidence from masked priming. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 34-44.
110. Brown, E., & Perrett, D.I. (1993). What gives a face its gender? *Perception*, 22, 829-840.
111. Bruce, C.J., Desimone, R., & Gross, C.G. (1981). Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 46, 369-384.
112. Bruce, C.J. (1982a). Face recognition by monkeys: Absence of an inversion effect. *Neuropsychologia*, 20, 515-521.
113. Bruce, V. (1982b). Changing faces: Visual and non-visual coding processes in face recognition. *British Journal of Psychology*, 73, 105-116.
114. Bruce, V. (1988). *Recognizing faces*. London: Lawrence Erlbaum.
115. Bruce, V., Burton, A.M., Coombes, A. Fright, R., & Linney, A. (1993). Sex discrimination: How do we tell the difference between male and female faces? *Perception*, 22, 131-152.
116. Bruce, V., Doyle, T., Dench, N., & Burton, M. (1991). Remembering facial configurations. *Cognition*, 38, 109-144.
117. Bruce, V., & Young, A. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305-327.

-
118. Bruce, V., & Green, P. (1993). *La perception visuelle. Physiologie, psychologie et écologie*. Grenoble: P. U. G.
 119. Bruyer, R., Laterre, C., Seron, X., Feyereisen, P., Strypstein, E., Pierrard, E., & Rectem, D. (1983). A case of prosopagnosia with some preserved covert remembrance of familiar faces. *Brain and Cognition*, 2, 257-284.
 120. Bruyer, R. (1987). *Les mécanismes de reconnaissance des visages*. Grenoble: P.U.G.
 121. Bruyer, R., & Coget, M.C. (1987). Features of laterally displaced faces: Saliency or top-down processing? *Acta Psychologica*, 66, 103-114.
 122. Bruyer, R. (1988). Brain asymmetries in face processing: A critical review of electrophysiological studies from a psychological point of view. *Journal of Physiology*, 83(1), 3-10.
 123. Bruyer, R. (1990). *La reconnaissance des visages*. Paris: Delachaux et Niestlé.
 124. Bruyer, R. (1991). Covert face recognition in prosopagnosia: A review. *Brain and Cognition*, 15, 223-235.
 125. Bruyer, R., & Schweich, M. (1991). A clinical test battery of face processing. *Internal Journal of Neuroscience*, 61, 19-30.
 126. Bruyer, R., & Crispeels, G. (1992). Expertise in person recognition. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 30, 501-504.
 127. Bruyer, R. (1994). Les agnosies visuelles. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.). *Neuropsychologie humaine* (pp. 179-204). Liège: Mardaga.
 128. Bruyer, R., & van der Linden, M. (1995). Face processing in Alzheimer's disease. *Facts and Research in Gerontology, Supplement*, 105-118.
 129. Bruyer, R. (2000). *Le cerveau qui voit*. Paris: Odile Jacob.
 130. Bub, D., Black, S.E., & Howell, J. (1989). Word recognition and orthographic context effects in a letter-by-letter reader. *Brain and language*, 36, 357-376.
 131. Bub, D., & Arguin, M. (1995). Visual word activation in pure alexia. *Brain and language*, 49, 77-103.
 132. Buchner, H., Gobbelé, R., Wagner, M., Fuchs, M., Waberski, T.D., & Beckmann, R. (1997). Fast visual evoked potential input into human area V5. *NeuroReport*, 8(11), 2419-2422.
 133. Buchsbaum, M.S., Rigal, F., Coppola, R., Cappelletti, J., King, C., & Johnson, J. (1982). A new system for gray-level surface distribution maps of electrical activity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 53, 237-242.
 134. Buckhout, R., & Regan, S. (1988). Explorations in research on the other-race effect in face recognition. In M.M. Gruneberg, P.E. Morris & R.N. Sykes (Eds.). *Practical aspects of memory: Current research and issues* (pp. 40-46). Chichester: Wiley
 135. Buckner, R.L., Petersen, S.E., Ojemann, J.G., Miezin, F.M., Squire, L.R., & Raichle, M.E. (1995a). Functional anatomical studies of explicit and implicit memory retrieval tasks. *Journal of Neuroscience*, 15, 12-29.
 136. Buckner, R.L., Raichle, M.E., & Petersen, S.E. (1995b). Dissociation of human prefrontal cortical areas across different speech production tasks and gender groups.

- Journal of Neurophysiology*, 74, 2163-2173.
137. Buckner, R.L., Raichle, M.E., Miezin, F.M., & Petersen, S.E. (1996). Functional anatomic studies of memory retrieval for auditory words and visual pictures. *Journal of Neuroscience*, 16(19), 6219-6235.
138. Buckner, R.L., & Koustaal, W. (1998). Functional neuroimaging studies of encoding, priming, and explicit-memory retrieval. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95(3), 891-898.
139. Buckner, R.L., Koustaal, W., Schacter, D.L., Dale, A.M., Rotte, M., & Rosen, B.R. (1998a). Functional-anatomic study of episodic retrieval: II. Selective averaging of event-related fMRI trials to test the retrieval-success hypothesis. *NeuroImage*, 7, 163-175.
140. Buckner, R.L., Koustaal, W., Schacter, D.L., Wagner, A.D., & Rosen, B.R. (1998b). Functional-anatomic study of episodic retrieval using fMRI: I. Retrieval effort vs. retrieval success. *NeuroImage*, 7, 151-162.
141. Burgess, A.P., & Gruzelier, J.H. (1997). Localization of word and face recognition memory using topographical EEG. *Psychophysiology*, 34, 7-16.
142. Burt, D.M., & Perrett, D.I. (1995). Perception of age in adult Caucasian male faces: Computer graphic manipulation of shape and colour information. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B*, 259, 137-143.
143. Burton, A.M., Bruce, V., & Dench, N. (1993). What's the difference between men and women? Evidence from facial measurement. *Perception*, 22, 153-176.
144. Buser, P., & Imbert, M. (1987). *Neurophysiologie fonctionnelle, volume IV: Vision*. Paris: Hermann.
145. Bushnell, I.W.R., Sai, J., & Mullin, J.T. (1989). Neonatal recognition of mother's photographed face by the 3-month-old infant. *Child Development*, 52, 203-206.
146. Bötzel, K., & Grüsser, O.J. (1987). Potentials evoked by face and nonface stimuli in the human electroencephalogram. *Perception*, 16, 239.
147. Bötzel, K., Grüsser, O.J., Häussler, B., & Naumann, A. (1989). The search for face-specific evoked potentials. In E. Basar & T.H. Bullock (Eds.). *Brain dynamics: Progress and perspectives, Springer series in brain dynamics*, vol 2 (pp. 449-466). Berlin: Heidelberg.
148. 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.
149. Bötzel, K., & Grüsser, O.J. (1989). Electric brain potentials evoked by pictures of faces and non-faces: A search for "face-specific" EEG-potentials. *Experimental Brain Research*, 77, 349-360.
150. Cabeza, R., Kapur, S., Craik, F.I.M., McIntosh, A.R., Houle, S., & Tulving, E. (1997). Functional neuroanatomy of recall and recognition: A PET study of episodic memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(2), 254-265.
151. Cabeza, R., & Nyberg, L. (2000). Imaging cognition II: An empirical review of 275 PET and fMRI studies. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(1), 1-47.
152. Cabeza, R., & Nyberg, L. (1997). Imaging cognition: An empirical review of PET

- studies with normal subjects. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(1), 1-26.
153. Calvert, G.A., Bullmore, E.T., Brammer, M.J., Campbell, R., Williams, S.C.R., McGuire, P.K., Woodruff, P.W.R., Iversen, S.D., & David, A.S. (1997). Activation of auditory cortex during silent lipreading. *Science*, 276(5312), 593-596.
154. Cambier, J., MAsson, M., Elghozi, D., Henin, D., & Viader, F. (1980). Agnosie visuelle sans hémianopsie droite chez un sujet droitier. *Revue Neurologique*, 136, 727-740.
155. Cambier, J. (1995). L'agnosie visuelle. In M. Jeziński (Ed.). *Perception et agnosies* (pp. 183-197). Louvain-la-Neuve: DeBoeck-Université.
156. Campanella, S., Hanoteau, C., Dépy, D., Rossion, B., Bruyer, R., Crommelinck, M., & Guérit, J.M. (2000). Right N170 modulation in a face discrimination task: An account for categorical perception of familiar faces. *Psychophysiology*, 37, 796-806.
157. Campbell, K.B., Karam, A.M., & Noldy-Cullum, N.E. (2001). Event-related potentials in a lexical and object decision task. *Current Trends in Event-related Potential Research*, EEG Supplement 40, 383-387.
158. Campbell, R. (1986). The lateralisation of lipread sounds; a first look. *Brain and Cognition*, 5, 1-21.
159. Campbell, R., Landis, T., & Regard, M. (1986). Face recognition and lipreading: A neurological dissociation. *Brain*, 109, 509-521.
160. Campbell, R., Heywood, C.A., Cowey, A., Regard, M., & Landis, T. (1990a). Sensitivity to eye gaze in prosopagnosic patients and monkeys with superior temporal sulcus ablation. *Neuropsychologia*, 28(11), 1123-1142.
161. Campbell, R., Heywood, C.A., Cowey, M., Regard, M., & Landis, T. (1990b). Sensitivity to eye gaze in prosopagnosic patients and monkeys with superior temporal sulcus ablation. *Neuropsychologia*, 28(11), 1123-1142.
162. Campbell, R. (1992). The neuropsychology of lipreading. *Philosophical Transactions of the Royal Society London: Series B*, 335, 39-45.
163. Campbell, R., De Gelder, B., & De Haan, E. (1996). The lateralization of lip-reading: A second look. *Neuropsychologia*, 34(12), 1235-1240.
164. Campbell, R., Wallace, S., & Benson, P.J. (1996). Real men don't look down: Direction of gaze affects sex decisions on faces. *Visual Cognition*, 3(4), 393-412.
165. Campion, J., & Latto, R. (1985). Apperceptive agnosia due to carbon monoxide poisoning: An interpretation based on critical band masking from disseminated lesions. *Behavioural Brain Research*, 15, 227-240.
166. Caplan, D., Alpert, N., & Waters, G. (1998). Effects of syntactic structure and propositional number on patterns of regional cerebral blood flow. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(4), 541-542.
167. Cappa, S.F., Cavalotti, G., & Vignolo, L.A. (1981). Phonemic and lexical errors in fluent aphasia : Correlation with lesion site. *Neuropsychologia*, 19, 171-177.
168. Cappa, S.F., Papagno, C., & Vallar, G. (1987). Language and verbal memory in right-brain-damaged patients (RBD): A comparison with left-brain-damaged (LBD) with aphasia. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 9, 263.

169. Caramazza, A. (1996a). The brain's dictionary. *Nature*, 380, 485-486.
170. Caramazza, A. (1996b). Pictures, words and the brain. *Nature*, 383, 216-217.
171. Carey, S., Diamond, R., & Woods, B. (1980). Development of face recognition - A maturational component? *Developmental Psychology*, 16, 257-269.
172. Carey, S. (1981). The development of face perception. In G. Davies, H.D. Ellis & J. Shepherd (Eds.). *Perceiving and remembering faces*. London: Academic Press.
173. Carey, S. (1982). Face perception: Anomalies of development. In S. Strauss & R. Stavy (Eds.). *U-Shaped behavioral growth*. London: Academic Press.
174. Carey, S. (1992). Becoming a face expert. *Philosophical Transactions Royal Society of London, Series B*, 335, 95-103.
175. Carey, S., & Diamond, R. (1994). Are faces perceived as configurations more by adults than by children? *Visual Cognition*, 1(2), 253-274.
176. Carey, S., & Diamond, R. (1977). From piecemeal to configurational representation of faces. *Science*, 195, 312-314.
177. Carlesimo, G.A., & Caltagirone, C. (1995). Components in the visual processing of known and unknown faces. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 17(5), 691-705.
178. Caron, J. (1989). *Précis de psycholinguistique*. Paris: PUF.
179. Carr, T.H. (1992). Automaticity and cognitive anatomy: Is word recognition "automatic" ? *American Journal of Psychology*, 105(2), 201-237.
180. Carroo, A.W. (1986). Other race recognition: A comparison of Black Americans and Africans subjects. *Perceptual and Motor Skills*, 62, 135-138.
181. Chaby, L., Jemel, B., George, N., Renault, N., & Fiori, N. (2001). An ERP study of famous face incongruity detection in middle age. *Brain and Cognition*, 45(3), 357-377.
182. Chance, J.E., Turner, A.L., & Goldstein, A.G. (1982). Development of differential recognition for own and other-race faces. *Journal of Psychology*, 112, 29-37.
183. Chao, L.L., Nielsen-Bohlman, L., & Knight, R.T. (1995). Auditory event-related potentials dissociate early and late memory processes. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 96(2), 157-168.
184. Chao, L.L., Haxby, J.V., & Martin, A. (1999a). Attribute-based neural substrates in temporal cortex for perceiving and knowing about objects. *Nature Neuroscience*, 2, 913-919.
185. Chao, L.L., Martin, A., & Haxby, J.V. (1999b). Are face-responsive regions selective only for faces ? *NeuroReport*, 10, 2945-2950.
186. Chee, M.W., Sriram, N., Soon, C.S., & Lee, K.M. (2000). Dorsolateral prefrontal cortex and the implicit association of concepts and attributes. *NeuroReport*, 11, 135-140.
187. Chiarello, C., & Church, K.L. (1986). Lexical judgements after right- or left-hemisphere injury. *Neuropsychologia*, 24, 623-630.
188. Chiarello, C. (1991). Interpretation of word meanings by the cerebral hemispheres: One is not enough. In P.J. Schwanenflugel (Ed.). *The psychology of word meanings*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.

-
189. Chiroro, P., & Valentine, T. (1995). An investigation of the contact hypothesis of the own-race bias in face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 48A(4), 879-894.
190. Chung, M.S., & Thomson, D.M. (1995). Development of face recognition. *British Journal of Psychology*, 86, 55-87.
191. Chwilla, D.J., Brown, C.M., & Hagoort, P. (1995). The N400 as a function of the level of processing. *Psychophysiology*, 32, 274-285.
192. Clark, V.P., Keil, K., Lalonda, F., MAisog, J.M., Courtney, S.M., Karni, A., Ungerleider, L., & Haxby, J.V. (1994). Identification of cortical processing areas for the perception of faces and locations using fMRI. *Society of Neuroscience Abstract*, 20, 839.
193. Clark, V.P., Fan, S., & Hillyard, S.A. (1995). Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. *Human Brain Mapping*, 2, 170-187.
194. Clark, V.P., Keil, K., MAisog, J.M., Courtney, S., Ungerleider, L.G., & Haxby, J.V. (1996). Functional magnetic resonance imaging of human visual cortex during face matching: A comparison with positron emission tomography. *NeuroImage*, 4, 1-15.
195. Clark, V.P., Parasuraman, R., Keil, K., Kulansky, R., Fannon, S., MAisog, J.M., Ungerleider, L.G., & Haxby, J.V. (1997). Selective attention to face identity and color studied with fMRI. *Human Brain Mapping*, 5, 293-297.
196. Clarke, S., Riahi-Arya, S., Tardif, E., Eskenasy, A.C., & Probst, A. (1999). Thalamic projections of the fusiform gyrus in man. *European Journal of Neuroscience*, 11(5), 1835-1838.
197. Collishaw, S.M., & Hole, G.J. (2000). Featural and configurational processes in the recognition of faces of different familiarity. *Perception*, 29(8), 893-909.
198. Coltheart, M. (1978). Lexical access in simple reading tasks. In G. Underwood (Ed.). *Strategies of information processing* (pp. 112-174). New York: Academic Press.
199. Coltheart, M. (1980). Deep dyslexia: A right-hemisphere hypothesis. In M. Coltheart, K.E. Patterson & J.C. Marshall (Eds.). *Deep dyslexia* (pp. 327-406). London: Routledge.
200. Coltheart, M., Patterson, K.E., & Marshall, J.C. (1980). *Deep dyslexia: A review of the syndrome*. London: Routledge.
201. Coltheart, M., Masterson, J., Byng, S., Prior, M., & Riddoch, M.J. (1983). Surface dyslexia. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 35A, 469-495.
202. Coltheart, M. (1986). Functional architecture of the language-processing system. In M. Coltheart, G. Sartori & R. Job (Eds.). *Cognitive neuropsychology of language* (pp. 1-25). London: Erlbaum.
203. Coslett, B., & Saffran, E.M. (1989a). Evidence from preserved reading in 'pure alexia'. *Brain*, 112, 327-359.
204. Coslett, H.B., & Saffran, E.M. (1989b). Preserved object recognition and reading comprehension in optic aphasia. *Brain*, 112, 1091-1110.
205. Courtney, S.M., Ungerleider, L.G., Keil, K., & Haxby, J.V. (1996). Object and spatial visual working memory activate separate neural systems in human cortex.

Cerebral Cortex, 6(1), 39-49.

206. Courtney, S.M., Ungerleider, L.G., Keil, K., & Haxby, J.V. (1997). Transient and sustained activity in a distributed neural system for human working memory. *Nature*, 386, 608-611.
207. Courtney, S.M., Petit, L., Haxby, J.V., & Ungerleider, L.G. (1998). The role of prefrontal cortex in working memory: Examining the contents of consciousness. *Philosophical Transactions of the Royal Society London: Series B*, 353, 1819-1828.
208. Cowey, A., & Stoerig, P. (1991). The neurobiology of blindsight. *Trends in Neuroscience*, 14, 140-145.
209. Cowey, A., Stoerig, P., & Bannister, M. (1994). Retinal ganglion cells labelled from the pulvinar nucleus in macaque monkeys. *Neuroscience*, 61, 691-705.
210. Craik, F.I.M., & Lockhart, R.S. (1972). Levels of processing: A framework for memory research. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 11, 671-684.
211. Craik, F.I.M., & Tulving, E. (1975). Depth of processing and the retention of words in episodic memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, 104, 268-294.
212. Critchley, H., Daly, E., Phillips, M., Brammer, M., Bullmore, E., Williams, S., Van Amelsvoort, T., Robertson, D., David, A., & Murphy, D. (2000). Explicit and implicit neural mechanisms for processing of social information from facial expressions: A functional magnetic resonance imaging study. *Human Brain Mapping*, 9, 93-105.
213. Curran, T., Tucker, D.M., Kutas, M., & Posner, M.I. (1993). Topography of the N400: Brain electrical activity reflecting semantic expectancy. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 88, 188-209.
214. Dale, A.M., & Sereno, M.I. (1993). Improved localization of cortical activity by combining EEG and MEG with MRI cortical surface reconstruction. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 162-176.
215. Damasio, A.R., Damasio, H., & Van Hoesen, G.W. (1982). Prosopagnosia: Anatomic basic and behavioral mechanisms. *Neurology*, 32, 331-341.
216. Damasio, A.R., & Damasio, H. (1983). The anatomic basis of pure alexia. *Neurology*, 33, 1573-1583.
217. Damasio, A.R. (1985). Prosopagnosia. *Trends in Neurosciences*, 8(3), 132-135.
218. Damasio, A.R. (1990). Category-related recognition defects as a clue to the neural substrates of knowledge. *Trends in Neurosciences*, 13(3), 95-98.
219. Damasio, A.R., Tranel, D., & Damasio, H. (1990). Face agnosia and the neural substrates of memory. *Annual Review of Neuroscience*, 13, 89-109.
220. Damasio, H., & Damasio, A.R. (1983). Localization of lesions in conduction aphasia. In A. Kertesz (Ed.). *Localization in neuropsychology* (pp. 231-243). New York: Academic Press.
221. Damasio, H., Grabowski, T., Tranel, D., Hichwa, R.D., & Damasio, A.R. (1996). A neural basis for lexical retrieval. *Nature*, 380, 499-505.
222. Davidoff, J. (1986). The mental representation of faces: Spatial and temporal factors. *Perception and Psychophysics*, 40, 391-400.
223. Davidoff, J., & Donnelly, N. (1990). Object superiority: A comparison of complete

- and part probes. *Acta Psychology*, 73, 225-243.
224. Davidoff, J., & Landis, T. (1990). Recognition of unfamiliar faces in prosopagnosia. *Neuropsychologia*, 28(11), 1143-1161.
225. Davies, G.M., Ellis, H.D., & Shepherd, J. (1977). Cue saliency in faces as assessed by the Photofit technique. *Perception*, 6, 263-269.
226. De Gelder, B., Bachoud-Lévi, A.C., & Degos, J.D. (1998). Inversion superiority in visual agnosia may be common to a variety of orientation polarised objects besides faces. *Vision Research*, 38, 2855-2861.
227. De Gelder, B., & Rouw, R. (2000). Structural encoding precludes recognition of face parts in prosopagnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1/2/3), 89-102.
228. De Haan, E.H.F., Young, A., & Newcombe, F. (1987). Face recognition without awareness. *Cognitive Neuropsychology*, 4, 385-415.
229. De Haan, E.H.F., Bauer, R.M., & Greve, K.W. (1992). Behavioural and physiological evidence for covert face recognition in a prosopagnosic patient. *Cortex*, 28, 77-95.
230. De La Sayette, V. (1995). Organisation anatomique de la perception visuelle. In M. Jeziński (Ed.). *Perception et agnosies* (pp. 15-29). Louvain-la-Neuve: DeBoeck-Université.
231. De Renzi, E., & Spinnler, H. (1966). Facial recognition in brain-damaged patients : An experimental approach. *Neurology*, 16(2), 145-152.
232. De Renzi, E. (1986). Current issues in prosopagnosia. In H.D. Ellis, M.A. Jeeves, F. Newcombe & A.W. Young (Eds.). *Aspects of face processing* (pp. 243-252). Dordrecht: Martinus Nijhoff.
233. De Renzi, E., Zambolin, A., & Crisi, G. (1987). The pattern of neuropsychological impairment associated with left posterior cerebral artery infarcts. *Brain*, 110, 1099-1116.
234. De Renzi, E., Bonacini, M.G., & Faglioni, P. (1989a). Right posterior brain-damaged patients are poor at assessing the age of a face. *Neuropsychologia*, 27, 839-848.
235. De Renzi, E., Bonacini, M.G., & Faglioni, P. (1989b). Right posterior brain-damaged patients are poor at assessing the age of a face. *Neuropsychologia*, 27(6), 839-848.
236. De Renzi, E., Faglioni, P., Grossi, D., & Nichelli, P. (1991). Apperceptive and associative forms of prosopagnosia. *Cortex*, 27(2), 213-221.
237. De Renzi, E., Perani, D., Carlesimo, G.A., Silveri, M.C., & Fazio, F. (1994). Prosopagnosia can be associated with damage confined to the right hemisphere: An MRI and PET study and a review of the literature. *Neuropsychologia*, 32, 893-902.
238. De Schonen, S., Gil de Diaz, M., & Mathivet, E. (1986). Hemispheric asymmetry in face processing in infancy. In H.D. Ellis, M.A. Jeeves, F. Newcombe & A. Young (Eds.). *Aspects of face processing* (pp. 199-209). Dordrecht: Nijhoff.
239. De Schonen, S., & Bry, I. (1987). Interhemispheric communication of visual learning: A developmental study in 3-6-month-old infants. *Neuropsychologia*, 25(4), 601-612.

240. De Schonen, S., & Deruelle, C. (1990). Visual field asymmetries for pattern processing are present in infancy. A comment on T. Hatta's study on children's performances. *Neuropsychologia*, 29(4), 335-337.
241. De Schonen, S., & MAthivet, E. (1990). Hemispheric asymmetry in a face discrimination task in infants. *Child Development*, 61(4), 1192-1205.
242. De Schonen, S., & Deruelle, C. (1991). Spécialisation hémisphérique et reconnaissance des formes et des visages chez le nourrisson. *L'Année Psychologique*, 91, 15-46.
243. De Schonen, S., Deruelle, C., Pascalis, O., & MAncini, J. (1994). A propos de la notion de spécialisation cérébrale fonctionnelle: Le développement de la reconnaissance des visages. *Psychologie Française*, 39(3), 259-274.
244. De Schonen, S., Van Hout, A., MAncini, J., & Livet, M.O. (1994). Neuropsychologie et développement cognitif. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.). *Neuropsychologie humaine* (pp. 487-527). Liège: MArdaga.
245. Debruille, B., Breton, F., Robaey, P., Signoret, J.L., & Renault, B. (1989). Potentiels évoqués cérébraux et reconnaissance consciente et non consciente des visages : Application à l'étude de la prosopagnosie. *Neurophysiologie Clinique*, 19(5), 393-405.
246. Debruille, J.B., Pineda, J., & Renault, B. (1996). N400-like potentials elicited by faces and knowledge inhibition. *Cognitive Brain Research*, 4, 133-144.
247. Debruille, J.B., Guillem, F., & Renault, B. (1998). ERPs and chronometry of face recognition: following-up Seeck *et al.* and George *et al.* *NeuroReport*, 9(15), 3349-3353.
248. Demb, J.B., Desmond, J.E., Wagner, A.D., Vaidya, C.J., Glover, G.H., & Gabrieli, J.D.E. (1995). Semantic encoding and retrieval in the left inferior préfrontal cortex: A functional MRI study of task difficulty and process specificity. *Journal of Neuroscience*, 15, 5870-5878.
249. Deruelle, C., & De Schonen, S. (1991). Hemispheric asymmetries in visual pattern processing in infancy. *Brain and Cognition*, 16(2), 151-179.
250. Deruelle, C., MAncini, J., Livet, M.O., Casse-Perrot, C., & De Schonen, S. (1999). Configural and local processing of faces in children with Williams syndrome. *Brain and Cognition*, 41(3), 276-298.
251. Desimone, R., Albright, T.D., Gross, C.G., & Bruce, C. (1984). Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque. *Journal of Neuroscience*, 4, 2051-2062.
252. Desimone, R., & Ungerleider, L.G. (1989). Neural mechanisms of visual processing in monkeys. In F. Boller & J. Grafman (Eds.). *Handbook of Neuropsychology* (pp. 267-299). Amsterdam: Elsevier.
253. Desimone, R. (1991). Face-selective cells in the temporal cortex of monkeys. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3, 1-8.
254. Desmond, J.E., Sum, J.M., Wagner, A.D., Demb, J.B., Shear, P.K., Glover, G.H., Gabrieli, J.D.E., & Morrell, M.J. (1995). Functional MRI measurement of language lateralization in Wada-tested patients. *Brain*, 118, 1411-1419.

-
255. DeYoe, E.A., Carman, G.J., Bandettini, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., Miller, D., & Neitz, J. (1996). MAPPING striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex of the macaque monkey. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 93, 2382-2386.
256. Diamond, R., & Carey, S. (1986). Why faces are and are not special: An effect of expertise. *Journal of Experimental Psychology: General*, 115(2), 107-117.
257. Diedrich, O., Naumann, E., MAier, S., Becker, G., & Bartussek, D. (1997). A frontal positive slow wave in the ERP associated with emotional slides. *Journal of Psychophysiology*, 11, 71-84.
258. Dittrich, W. (1990). Representation of faces in longtailed macaques (MACaca fascicularis). *Ethology*, 85, 265-278.
259. Dixon, M.J., Bub, D.N., & Arguin, M. (1998). Semantic and visual determinants of face recognition in a prosopagnosic patient. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(3), 362-376.
260. Dolan, R.J., Fink, G.R., Rolls, E., Booth, M., Holmes, A., Frackowiak, R.S.J., & Friston, K.J. (1997). How the brain learns to see objects and faces in an impoverished context. *Nature*, 389, 596-599.
261. Donchin, E. (1981). Surprise!...Surprise? *Psychophysiology*, 18(5), 493-513.
262. Donchin, E., & Coles, M.G.H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and Brain Sciences*, 11, 357-374.
263. Dubois, S., Rossion, B., Schiltz, C., Bodart, J.M., Michel, C., Bruyer, R., & Crommelinck, M. (1999). Effect of familiarity on the processing of human faces. *NeuroImage*, 9, 278-289.
264. Duchaine, B.C. (2000). Developmental prosopagnosia with normal configural processing. *NeuroReport*, 11(1), 79-83.
265. Duffy, F.H., Burchfield, J.L., & Lombroso, C.T. (1979). Brain electrical activity mapping (BEAM). A method for extending the clinical utility of EEG and evoked potential data. *Annals of Neurology*, 4, 309-321.
266. Duncan-Johnson, C.C., & Donchin, E. (1982). The P300 component of the event-related brain potentials as an index of information processing. *Biological Psychology*, 14, 1-52.
267. Dziurawiec, S., & Ellis, H.D. (1986). Neonates' attention to face-like stimuli: A replication of the study by Goren, Sarty and Wu (1975). In A.W. Young & H.D. Ellis (Eds.). *Handbook of research on face processing*. Amsterdam: North Holland.
268. Déjérine, J. (1892). Contribution à l'étude anatomo-pathologique et clinique des différentes variétés de cécité verbale. *Mémoires de la Société de Biologie*, 4, 61-90.
269. Démonet, J.F., Chollet, F., Ramsay, S., Carbébat, D., Nespoulous, J.L., Wise, R., Rascol, A., & Frackowiak, R. (1992). The anatomy of phonological and semantic processing in normal subjects. *Brain*, 115, 1753-1768.
270. Démonet, J.F., Wise, R., Richard, S.J., & Frackowiak, R.S. (1993). Les fonctions linguistiques explorées en tomographie par émission de positons. *Médecine/Sciences*, 9, 934-942.
271. Démonet, J.F., Price, C., Wise, R., & Frackowiak, R.S.J. (1994a). Differential

- activation of right and left posterior sylvian regions by semantic and phonological tasks: A positron-emission tomography study in normal human subjects. *Neuroscience Letters*, 182(1), 25-28.
272. Démonet, J.F., Price, C., Wise, R., & Frackowiak, R.S.J. (1994b). A PET study of cognitive strategies in normal subjects during language tasks. Influence of phonetic ambiguity and sequence processing on phoneme monitoring. *Brain*, 117, 671-682.
273. Démonet, J.F., & Puel, M. (1994). Aphasie et corrélats cérébraux des fonctions linguistiques. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.). *Neuropsychologie humaine* (pp. 336-359). Liège: MARDAGA.
274. Echallier, J.F., Perrin, F., & Pernier, J. (1992). Computer-assisted placement of electrodes on the human head. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 82, 160-163.
275. Eimer, M. (1998). Does the face-specific N170 component reflect the activity of a specialized eye processor? *NeuroReport*, 9(13), 2945-2948.
276. Eimer, M. (2000). Attentional modulations of event-related brain potentials sensitive to faces. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 103-116.
277. Ellis, A.W., Young, A.W., & Anderson, C. (1988). Modes of word recognition in the left and right cerebral hemispheres. *Brain and Language*, 35, 254-273.
278. Ellis, A.W., & Young, A.W. (1996). *Human cognitive neuropsychology: A textbook with readings*. Hove & London: Erlbaum, Psychology Press.
279. Ellis, H.D. (1975). Recognizing faces. *British Journal of Psychology*, 66, 409-426.
280. Ellis, H.D., Deregowski, J.B., & Sheperd, J.W. (1975). Descriptions of white and black faces by white and black subjects. *International Journal of Psychology*, 10, 119-123.
281. Ellis, H.D., Shepherd, J.W., & Davies, G.M. (1979). Identification of familiar and unfamiliar faces from internal and external features: Some implications for theories of face recognition. *Perception*, 8, 431-439.
282. Ellis, H.D. (1981). Theoretical aspects of face recognition. In G. Davies, H.D. Ellis & J. Shepherd (Eds.). *Perceiving and remembering faces* (pp. 171-197). London: Academic Press.
283. Ellis, H.D., & Deregowski, J.B. (1981). Within-race and between-race recognition of transformed and untransformed faces. *American Journal of Psychology*, 94, 27-35.
284. Ellis, H.D. (1983). The role of the right hemisphere in face perception. In A.W. Young (Ed.). *Functions of the right cerebral hemisphere* (pp. 33-64). London: Academic Press.
285. Ellis, H.D. (1986). Introduction: Processes underlying face recognition. In R. Bruyer (Ed.). *The neuropsychology of face perception and facial expression* (pp. 1-27). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
286. Endl, W., Walla, P., Lindinger, G., Lalouschek, W., Barth, F.G., Deecke, L., & Lang, W. (1998). Early cortical activation indicates preparation for retrieval of memory for faces: An event-related potential study. *Neuroscience Letters*, 240, 58-60.
287. Endo, M. (1986). Perception of upside-down faces: An analysis from the viewpoint of cue saliency. In H.D. Ellis, M.A. Jeeves, F. Newcombe & A. Young (Eds.). *Aspects*

- of face processing (pp. 53-58). Dordrecht: Nijhoff.
288. Engel, S.A., Rumelhart, D.E., Wandell, B.A., Lee, A.T., Glover, G.H., Chichilnisky, E.J., & Shalden, M.N. (1994). fMRI of human visual cortex. *Nature*, 370(6485), 106.
289. Epstein, R., & Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, 392, 598-601.
290. Epstein, R., Harris, A., Stanley, D., & Kanwisher, N. (1999). The parahippocampal place area: Recognition, navigation, or encoding? *Neuron*, 23, 115-125.
291. Estes, W.K. (1975). Memory, perception and decision in letter identification. In R.L. Solso (Ed.). *Information processing and cognition : The Loyola symposium*. Hillsdale (NJ): Lawrence Erlbaum.
292. Etcoff, N.L., Freeman, R., & Cave, K.R. (1991). Can we lose memories of faces? Content specificity and awareness in a prosopagnosic. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3(1), 25-41.
293. Ettlin, T.M., Beckson, M., Benson, D.F., Langfitt, J.T., Amos, E.C., & Pineda, G.S. (1992). Prosopagnosia : A bihemispheric disorder. *Cortex*, 28, 129-134.
294. Eulitz, C., Elbert, T., Bartenstein, P., Weiller, C., Müller, S.P., & Pantev, C. (1994). Comparison of magnetic and metabolic brain activity during a verb generation task. *NeuroReport*, 6, 97-100.
295. Evans, M.A., Shedden, J.M., Hevenor, S.J., & Hahn, M.C. (2000). The effect of variability of unattended information on global and local processing: Evidence for lateralization at early stages of processing. *Neuropsychologia*, 38, 225-239.
296. Fabiani, M., Karis, D., & Donchin, E. (1986). P300 and recall in an incidental memory paradigm. *Psychophysiology*, 23(3), 298-308.
297. Fabre-Thorpe, M., Richard, G., & Thorpe, S.J. (1998). Rapid categorization of natural images by rhesus monkeys. *NeuroReport*, 9, 303-308.
298. Fabre-Thorpe, M., Delorme, A., Marlot, C., & Thorpe, S. (2001). A limit to the speed of processing in ultra-rapid visual categorization of novel natural scenes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(2), 171-180.
299. Farah, M.J. (1990). *Visual agnosia: Disorders of object recognition and what they tell us about normal vision*. Cambridge: MIT Press.
300. Farah, M.J. (1991). Patterns of co-occurrence among the associative agnosias: Implications for visual object representation. *Cognitive Neuropsychology*, 8, 1-19.
301. Farah, M.J. (1994). Specialization within visual object recognition : Clues from prosopagnosia and alexia. In M.J. Farah & G. Ratcliff (Eds.). *The neuropsychology of high-level vision* (pp. 133-146). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
302. Farah, M.J., Klein, K.L., & Levinson, K.L. (1995). Face recognition and within-category discrimination in prosopagnosia. *Neuropsychologia*, 33, 661-674.
303. 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, 628-634.
304. Farah, M.J., Wilson, K.D., Drain, H.M., & Tanaka, J.R. (1995). The inverted face inversion effect in prosopagnosia: Evidence for mandatory, face-specific perceptual mechanisms. *Vision Research*, 35(14), 2089-2093.

305. Farah, M.J. (1996). Is face recognition "special"? Evidence from neuropsychology. *Behavioral Brain Research*, 76, 181-189.
306. Farah, M.J., Wilson, K.D., Drain, M., & Tanaka, J.N. (1998). What is 'special' about face perception? *Psychological Review*, 105(3), 482-498.
307. Farah, M.J., & Aguirre, G.K. (1999). Imaging visual recognition: PET and fMRI studies of the functional anatomy of human visual recognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 3(5), 179-186.
308. Farah, M.J., Rabinowitz, C., Quinn, G.E., & Liu, G.T. (2000). Early commitment of neural substrates for face recognition. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1/2/3), 117-123.
309. Federmeier, K.D., & Kutas, M. (2001). Meaning and modality: Influences of context, semantic memory organization, and perceptual predictability on picture processing. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 27(1), 202-224.
310. Feinberg, T.E., Schindler, R.J., Ochoa, E., Kwan, P.C., & Farah, M.J. (1994). Associative visual agnosia and alexia without prosopagnosia. *Cortex*, 30(3), 395-411.
311. Felleman, D.J., & Van Essen, D.C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1, 1-47.
312. Ferro, J.M., & Santos, M.E. (1984). Associative visual agnosia: A case study. *Cortex*, 20, 121-134.
313. Ffytche, D.H., Howard, R.J., Brammer, M.J., David, A., Woodruff, P., & Williams, S. (1998). The anatomy of conscious vision: An fMRI study of visual hallucinations. *Nature Neuroscience*, 1(8), 738-742.
314. Fiez, J.A., Tallal, P., Raichle, M.E., Miezin, F.M., Katz, W.F., & Petersen, S.E. (1995). PET studies of auditory and phonological processing: Effects of stimulus characteristics and task demands. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7, 357-375.
315. Fiez, J.A., Raichle, M.E., Balota, D.A., Tallal, P., & Petersen, S.E. (1996). PET activation of posterior temporal regions during auditory word presentation and verb generation. *Cerebral Cortex*, 6(1), 1-10.
316. Fiez, J.A. (1997). Phonology, semantics, and the role of the left inferior prefrontal cortex. *Human Brain Mapping*, 5, 79-83.
317. Fiez, J.A., & Petersen, S.E. (1998). Neuroimaging studies of word reading. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 95(3), 914-921.
318. Fink, G.R., Marshall, J.C., Halligan, P.W., & Dolan, R.J. (1999). Hemispheric asymmetries in global/local processing are modulated by perceptual salience. *Neuropsychologia*, 37, 31-40.
319. Fink, G.R., Marshall, J.C., Halligan, P.W., & Dolan, R.J. (2000). Neuronal activity in early visual areas during global and local processing: A comment on Heinze, Hinrichs, Scholz, Burchert, and Mangun. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(2), 355-356.
320. Flin, R.H. (1985). Development of free recognition: An encoding switch? *British Journal of Psychology*, 76, 123-134.
321. Flin, R.H., & Dziurawiec, S. (1989). Developmental factors in face processing. In

-
- A.W. Young & H.D. Ellis (Eds.). *Handbook of research on face processing* (pp. 335-378). Amsterdam: Elsevier Science.
322. Fodor, J.A. (1983). *The modularity of the mind*. Cambridge: MIT Press.
323. Fodor, J.A. (1985). Precis of the modularity of mind. *Behavioral and Brain Sciences*, 8, 1-5.
324. Forster, K.I. (1976). Accessing the mental lexicon. In E.C.T. Walkers & R.J. Wales (Eds.). *New approaches to language mechanisms* (pp. 257-287). Amsterdam: North Holland.
325. Fox, P.T., Mintum, M.A., Reiman, E.M., & Raichle, M.E. (1988). Enhanced detection of focal brain responses using intersubject averaging and change-distributed analysis of subtracted PET images. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, 8, 642-653.
326. Fox, P.T. (1991). Physiological ROI definition by image subtraction. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, 11, 79-82.
327. Fried, I., MAtter, C., Ojemann, G., Wohms, R., & Fedio, P. (1982). Organisation of visuospatial functions in human cortex: Evidence from electrical stimulation. *Brain*, 105, 349-371.
328. Fried, I., MAcDonald, K.A., & Wilson, C.L. (1997). Single neuron activity in human hippocampus and amygdala during recognition of faces and objects. *Neuron*, 18(5), 753-765.
329. Friedman, A., & Bourne, L.E. (1976). Encoding the levels of information in pictures and words. *Journal of Experimental Psychology: General*, 105, 169-190.
330. Friedman, R.B., & Alexander, M.P. (1984). Pictures, images and pure alexia: A case study. *Cognitive Neuropsychology*, 1, 9-23.
331. Fries, W. (1981). The projection from the lateral geniculate nucleus to the prestriate cortex of the macaque monkey. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B-Biological Science*, 213(1190), 73-86.
332. Frith, C.D., Friston, K.J., Liddle, P.F., & Frackowiak, R.S.J. (1991). A PET study of word finding. *Neuropsychologia*, 29, 1137-1148.
333. Frith, C.D., Kapur, N., Friston, K.J., Liddle, P.F., & Frackowiak, R.S.J. (1995). Regional cerebral activity associated with the incidental processing of pseudo-words. *Human Brain MApping*, 3, 153-160.
334. Gabrieli, J.D., Poldrack, R.A., & Desmond, J.E. (1998). The role of the left prefrontal cortex in language and memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 95(3), 906-913.
335. Gabrieli, J.D.E., Desmond, J.E., Demb, J.B., Wagner, A.D., Stone, M.V., Vaidya, C.J., & Glover, G.H. (1996). Functional magnetic resonance imaging of semantic memory processes in the frontal lobes. *Psychological Science*, 7, 278-283.
336. Gabrieli, J.D.E., Brewer, J.B., Desmond, J.E., & Glover, G.H. (1997). Separate neural bases of 2 fundamental memory processes in the human medial-temporal lobe. *Science*, 276(5310), 264-266.
337. Gainotti, G., Caltagirone, C., & Miceli, G. (1983). Selective impairment of semantic -lexical discrimination in right-brain-damaged patients. In E. Perecman (Ed.).

Cognitive processing in the right hemisphere (pp. 149-167). New York: Academic Press.

338. Ganis, G., Kutas, M., & Sereno, M.I. (1996). The search for 'common sense': An electrophysiological study of the comprehension of words and pictures in reading. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8(2), 89-106.
339. Gauthier, I., Anderson, A.W., Tarr, M.J., Skudlarski, P., & Gore, J.C. (1997). Levels of categorization in visual recognition studied with functional MRI. *Current Biology*, 7, 645-651.
340. Gauthier, I., Williams, P., Tarr, M.J., & Tanaka, J. (1998). Training 'Greeble' experts: A framework for studying expert object recognition processes. *Vision Research*, 38(15-16), 2401-2428.
341. Gauthier, I., Behrmann, M., & Tarr, M.J. (1999a). Can face recognition really be dissociated from object recognition? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(4), 349-370.
342. Gauthier, I., Tarr, M.J., Anderson, A.W., Skudlarski, P., & Gore, J.C. (1999b). Activation of the middle fusiform 'face area' increases with expertise in recognizing novel objects. *Nature Neuroscience*, 2(6), 568-573.
343. Gauthier, I., & Logothetis, N.K. (2000). Is face recognition not so unique after all? *Cognitive Neuropsychology*, 17(1/2/3), 125-142.
344. Gauthier, I., Skudlarski, P., Gore, J.C., & Anderson, A.W. (2000c). Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition. *Nature Neuroscience*, 3(2), 191-197.
345. Gauthier, I., Tarr, M.J., Moylan, J., Anderson, A.W., Skudlarski, P., & Gore, J.C. (2000a). Does visual subordinate-level categorisation engage the functionally defined fusiform face area? *Cognitive Neuropsychology*, 17 (1/2/3), 143-163.
346. Gauthier, I., Tarr, M.J., Moylan, J., Skudlarski, P., Gore, J.C., & Anderson, A.W. (2000b). The fusiform 'face area' is part of a network that processes faces at the individual level. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(3), 495-504.
347. Gauthier, I., & Tarr, M.J. (2001). FFA: A flexible fusiform area for subordinate-level visual processing automatized by expertise. *Journal of Cognitive Neuroscience*, Supplement, 12.
348. Gauthier, I., & Tarr, M.J. (1997). Becoming a 'Greeble' expert: Exploring mechanisms for face recognition. *Vision Research*, 37(12), 1673-1682.
349. Gazzaniga, M.S., & Hillyard, S.A. (1971). Language and speech capacity of the right hemisphere. *Neuropsychologia*, 9, 273-280.
350. Gazzaniga, M.S., Volpe, B.T., Smylie, C.S., Wilson, D.H., & Ledoux, J.E. (1979). Plasticity in speech organization following commissurotomy. *Brain*, 102, 805-815.
351. Gazzaniga, M.S., Volpe, B.T., Smylie, C.S., Holtzman, J., & Wilson, D. (1982). Evidence for paracallosal verbal transfer after callosal section: A possible consequence of bilateral organization. *Brain*, 105, 53-63.
352. Gazzaniga, M.S. (1983). Right hemisphere language following bisection: A 20-year perspective. *American Psychologist*, 38, 525-537.
353. George, M.S., Ketter, T.A., Parekh, P.I., Horwitz, B., Herscovitch, P., & Post, R.M.

- (1995). Brain activity during transient sadness and happiness in healthy women. *American Journal of Psychiatry*, 152(3), 341-351.
354. George, N., Evans, J., Fiori, N., Davidoff, J., & Renault, B. (1996). Brain events related to normal and moderately scrambled faces. *Cognitive Brain Research*, 4, 65-76.
355. George, N. (1997). *Etude des bases neurales de la reconnaissance des visages: Apport des potentiels évoqués*. Thèse de 3^{ème} cycle en Sciences Cognitives, Université Paris VI, Paris.
356. George, N., Jemel, B., Fiori, N., & Renault, B. (1997). Face and shape repetition effects in humans: A spatio-temporal ERP study. *NeuroReport*, 8(6), 1417-1423.
357. Geschwind, N. (1965). Disconnection syndromes in animals and man. *Brain*, 88, 237-294-585-644.
358. Geschwind, N., Quadfasel, F.A., & Segarra, J.M. (1968). Isolation of speech area. *Neuropsychologia*, 6, 327-340.
359. Geschwind, N. (1972). Language and the brain. *Scientific American*, 226, 76-83.
360. Geschwind, N., & Galaburda, A.M. (1984). *Cerebral dominance : The biological foundations*. Cambridge: Harvard University Press.
361. Giboin, A. (1979). Le principe des niveaux de traitement ou principe de profondeur. *L'Année Psychologique*, 79, 623-655.
362. Giovanni, A., Caltagirone, C., & Caltagirone, C. (1995). Components in the visual processing of known and unknown faces. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 17(5), 691-705.
363. Glushko, R.J. (1979). The organization and activation of orthographic knowledge in reading aloud. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 5, 674-691.
364. Going, M., & Read, J.D. (1974). The effect of uniqueness, sex of subjects, and sex of photograph on facial recognition. *Perceptual and Motor Skills*, 39, 109-110.
365. Goldenberg, G., Podreka, I., Uhl, F., Steiner, M., Willmes, K., & Deecke, L. (1989). Cerebral correlates of imagining colours, faces and a map - I. SPECT of cerebral blood flow. *Neuropsychologia*, 27, 1315-1328.
366. Goldstein, A.G., & Chance, J.E. (1980). Memory for faces and schema theory. *Journal of Psychology*, 105, 47-59.
367. Gomori, A.J., & Hawryluk, G.A. (1984). Visual agnosia without alexia. *Neurology*, 34, 947-950.
368. Goren, C.C., Sarty, M., & Wu, P.Y.K. (1975). Visual following and pattern discrimination of face-like stimuli by newborn infants. *Pediatrics*, 56, 544-549.
369. Goulet, P., Joannette, Y., Gagnon, J., & Sabourin, L. (1989). Semantics in right-brain-damaged right-handers. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 11, 353.
370. Grady, C.L., Haxby, J.V., Horwitz, B., Schapiro, M.B., Rapoport, S.I., Ungerleider, L.G., Mishkin, M., Carson, R.E., & Herscovitch, P. (1992). Dissociation of object and spatial vision in human extrastriate cortex: Age-related changes in activation of

- regional cerebral blood flow measured with [¹⁵O]water and positron emission tomography. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4(1), 23-34.
371. Grady, C.L., MAisog, J.M., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., Mentis, M.J., Salerno, J.A., Pietrini, P., Wagner, E., & Haxby, J.V. (1994). Age-related changes in cortical blood flow activation during visual processing of faces and location. *The Journal of Neuroscience*, 14(3), 1450-1462.
372. Grady, C.L., McIntosh, A.R., Horwitz, B., MAisog, J.M., Ungerleider, L.G., Mentis, M.J., Pietrini, P., Schapiro, M.B., & Haxby, J.V. (1995). Age-related reductions in human recognition memory due to impaired encoding. *Science*, 269(5221), 218-221.
373. Grady, C.L. (1996). Age-related changes in cortical blood flow activation during perception and memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 777, 14-21.
374. Grady, C.L., Horwitz, B., Pietrini, P., Mentis, M.J., Ungerleider, L.G., Rapoport, S.I., & Haxby, J.V. (1996). Effect of task difficulty on cerebral blood flow during perceptual matching of faces. *Human Brain Mapping*, 4074, 227-239.
375. Grady, C.L., McIntosh, A.R., Horwitz, B., & Rapoport, S.I. (2000). Age-related changes in the neural correlates of degraded and nondegraded face processing. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1/2/3), 165-186.
376. Greene, J.D.W., & Hodges, J.R. (1996). Identification of famous faces and famous names in early Alzheimer's disease - Relationship to anterograde episodic and general semantic memory. *Brain*, 119, 111-128.
377. Greenhouse, S.W., & Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, 24, 95-112.
378. Gregory, R.L. (1975). Do we need cognitive concepts ? In M.S. Gazzaniga & C. Blakemore (Eds.). *Handbook of physiology* (pp. 607-628). New York: Academic Press.
379. Grigor, J., Van Toller, S., Behan, J., & Richardson, A. (1999). The effect of odour priming on long latency visual evoked potentials of matching and mismatching objects . *Chemistry and Senses*, 24(2), 137-144.
380. Grieve, K.L., Acuna, C., & Cudeiro, J. (2000). The primate pulvinar nuclei: Vision and action. *Trends in Neuroscience*, 23(1), 35-39.
381. Gross, C.G., Bender, D.B., & Rocha-Miranda, C.E. (1969). Visual receptive fields of neurons in inferotemporal cortex on the monkey. *Science*, 166, 1303-1306.
382. Gross, C.G., Rocha-Miranda, C.E., & Bender, D.B. (1972). Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 35, 96-111.
383. Gross, C.G. (1992). Representation of visual stimuli in inferior temporal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society London: Series B*, 335, 3-10.
384. Grüsser, O.J., Bötzel, K., & Häussler, B. (1987). Potentials evoked by face stimuli in the human electroencephalogram. *Society of Neuroscience Abstract*, 13, 628.
385. Grüsser, O.J., Landis, T., & Seeck, M. (1991). The search for face-responsive components in the visual evoked potentials (EPs) of the human electroencephalogram. In O.J. Grüsser & T. Landis (Eds.). *Vision and visual dysfunction*. London: MAcMillan.

-
386. Guillaume, F., & Tiberghien, G. (2001). An event-related potential study of contextual modifications in a face recognition task. *NeuroReport*, 12(6), 1209-1216.
387. Guérit, J.M. (1993). *Les potentiels évoqués*. Paris: MAsson.
388. Habib, M. (1989). Anatomical asymmetries of the human cerebral cortex. *International Journal of Neurosciences*, 47, 67-89.
389. Hagoort, P., Brown, C., & Groothusen, J. (1993). The syntactic positive shift as an ERP measure of syntactic processing. *Language and Cognition Processes*, 8, 337-364.
390. Haig, N.D. (1984). The effect of feature displacement on face recognition. *Perception*, 13, 505-512.
391. Haig, N.D. (1986a). Investigating face recognition with an image-processing computer. In H.D. Ellis, M.A. Jeeves, F. Newcombe & A. Young (Eds.). *Aspects of face processing*. Dordrecht: Nijhoff.
392. Haig, N.D. (1986b). Exploring recognition with interchanged facial features. *Perception*, 15, 235-247.
393. Halgren, E. (1990). Insights from evoked potentials into the neuropsychological mechanisms of reading. In B. Arnold & A.F.W. Scheibel (Eds.). *Neurobiology of higher cognitive function* (pp. 103-150). Oxford: Guildford Press.
394. Halgren, E., Baudena, P., Heit, G., Clarke, M., & MARinkovic, K. (1994a). Spatio-temporal stages in face and word processing. 1. Depth-recorded potentials in the human occipital, temporal and parietal lobes. *Journal of Physiology*, 88(1), 1-50.
395. Halgren, E., Baudena, P., Heit, G., Clarke, M., MARinkovic, K., & Chauvel, P. (1994b). Spatio-temporal stages in face and word processing. 2. Depth-recorded potentials in the human frontal and Rolandic cortices. *Journal of Physiology*, 88(1), 51-80.
396. Halgren, E., Boujon, C., Chauvel, P., Liégeois-Chauvel, C., & MARinkovic, K. (1995). Etapes neurophysiologiques dans la perception : EEG et MEG. In M. Jeziński (Ed.). *Perception et agnosies* (pp. 135-179). Louvain-la-Neuve: DeBoeck Université
397. Halgren, E., Dale, A.M., Sereno, M.I., Tootell, R.B.H., MARinkovic, K., & Rosen, B.R. (1999). Location of human face-selective cortex with respect to retinotopic areas. *Human Brain Mapping*, 7, 29-37.
398. Halgren, E., Raji, T., MARinkovic, K., Jousmäki, V., & Hari, R. (2000). Cognitive responses profile of the human fusiform face area as determined by MEG. *Cerebral Cortex*, 10(1), 69-81.
399. Halit, H., de Haan, M., & Johnson, M.H. (2000). Modulation of event-related potentials by prototypical and atypical faces. *NeuroReport*, 11(9), 1871-1875.
400. Hamann, S.B., Stefanacci, L., Squire, L.R., Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., & Damasio, A. (1996). Recognizing facial emotion. *Nature*, 379, 497.
401. Han, S., Fan, S., Chen, L., & Zhuo, Y. (1997). On the different processing of wholes and parts: A psychophysiological analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(5), 687-698.
402. Hancock, P.J.B., Burton, A.M., & Bruce, V. (1996). Face processing: Human

- perception and principal components analysis. *Memory and Cognition*, 24(1), 26-40.
403. Hancock, P.J.B., Bruce, V., & Burton, A.M. (2000). Recognition of unfamiliar faces. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(9), 330-337.
404. Hari, R., & Lounasmaa, O.V. (1989). Recording and interpretation of cerebral magnetic fields. *Science*, 244, 432-436.
405. Harries, M.H., & Perrett, D.I. (1991). Visual processing of faces in temporal cortex: Physiological evidence for a modular organization and possible anatomical correlates. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3(1), 9-24.
406. Hart, J., & Gordon, B. (1990). Delineation of single-word semantic comprehension deficits in aphasia, with anatomical correlation. *Annals of Neurology*, 27, 226-231.
407. Hart, J., Berndt, R.S., & Caramazza, A. (1985). Category-specific naming deficit after cerebral infarction. *Nature*, 316, 439-440.
408. Harter, M.R., & Previc, F.H. (1978). Size-specific information channels and selective attention: Visual evoked potential and behavioral measures. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 45, 628-640.
409. Harter, M.R., Previc, F.H., & Towle, V.L. (1979). Evoked potential indicators of size- and orientation-specific information processing: Feature-specific sensory channels and attention. In D. Lehmann & E. Callaway (Eds.). *Human evoked potentials: Applications and problems* (pp. 169-184). New York: Plenum.
410. Harter, M.R., & Guido, W. (1980). Attention to pattern orientation: Negative cortical potentials, reaction time, and the selection process. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 49, 461-475.
411. Harter, M.R., Aine, C., & Schroeder, C. (1982). Hemispheric differences in ERP measures of selective attention. In R. Karrer, P. Tueting & J. Cohen (Eds.). *Event-related potentials in man*. New York: Academic Science.
412. Harter, M.R., & Aine, C.J. (1984). Brain mechanisms of visual selective attention. In R. Parasuram & D.R. Davies (Eds.). *Varieties of attention* (pp. 293-321). New York: Academic Press.
413. Hasselmo, M.E., Rolls, E.T., & Baylis, G.C. (1989a). The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey. *Behavioral Brain Research*, 32(2), 203-218.
414. Hasselmo, M.E., Rolls, E.T., Baylis, G.C., & Nalwa, V. (1989b). Object-centered encoding by face-selective neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Experimental Brain Research*, 75(2), 417-429.
415. Haxby, J.V., Grady, C.L., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., Mishkin, M., Carson, R.E., Herscovitch, P., Schapiro, M.B., & Rapoport, S.I. (1991a). Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 88, 1621-1625.
416. Haxby, J.V., Grady, C.L., Ungerleider, L.G., & Horwitz, B. (1991b). Mapping the functional neuroanatomy of the intact human brain with brain work imaging. *Neuropsychologia*, 29, 539-555.
417. Haxby, J.V., Grady, C.L., Horwitz, B., Salerno, J., Ungerleider, L.G., Mishkin, M., & Schapiro, M.B. (1993). Dissociation of object and spatial visual processing pathways

- in human extrastriate cortex. In B. Gulyas, D. Ottoson & P. Roland (Eds.). *Functional organization of human visual cortex* (pp. 329-340). Oxford: Pergamon.
418. Haxby, J.V., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., MAisog, J.M., Pietrini, P., & Grady, C.L. (1994). The functional organization of human extrastriate cortex: A PET-rCBF study of selective attention to faces and locations. *Journal of Neuroscience*, 14(11), 6336-6353.
419. Haxby, J.V., Ungerleider, L.G., Horwitz, B., Rapoport, S.I., & Grady, C.L. (1995). Hemispheric differences in neural systems for face working memory: A PET-rCBF study. *Human Brain MApping*, 3, 68-82.
420. Haxby, J.V., Ungerleider, L.G., Horwitz, B., MAisog, J.M., Rapoport, S.I., & Grady, C.L. (1996). Face encoding and recognition in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(2), 922-927.
421. Haxby, J.V., Ungerleider, L.G., Clark, V.P., Schouten, J.L., Hoffman, E.A., & MArtin, A. (1999). The effect of face inversion on activity in human neural systems for face and object perception. *Neuron*, 22, 189-199.
422. 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.
423. Hay, D.C., & Young, A.W. (1982). The human face. In A.W. Ellis (Ed.). *Normality and pathology in cognitive functions* (pp. 173-202). London: Academic Press.
424. Henderson, V.W. (1986). Anatomy of posterior pathways in reading : A reassessment. *Brain and Language*, 29, 199-233.
425. Herbster, A.N., Mintun, M.A., Nebes, R.D., & Becker, J.T. (1997). Regional cerebral blood flow during word and nonword reading. *Human Brain MApping*, 5, 84-92.
426. Hernandez-Gonzalez, A., Cavada, C., & Reinososuares, F. (1994). The lateral geniculate nucleus projects to the inferior temporal cortex in the macaque monkey. *NeuroReport*, 5, 2693-2696.
427. Hertz, S., Porjesz, B., Begleiter, H., & Chorlian, D. (1994). Event-related potentials to faces: The effects of priming and recognition. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 92, 342-351.
428. Heusser, E., Bork, S., Brokate, A., Fischer, W., Grüsser, O.J., Seeck, M., & Seidler, W. (1991). Evaluation of face-related evoked potential components across different paradigms. *Society of Neuroscience Abstracts*, 17(2), 1212.
429. Heywood, C.A., & Cowey, A. (1987). On the role of cortical area V4 in the discrimination of hue and pattern in macaque monkeys. *Journal of Neuroscience*, 7, 2601-2617.
430. Heywood, C.A., & Cowey, A. (1992). The role of the "face-cell" area in the discrimination and recognition of faces by monkeys. *Philosophical Transactions of the Royal Society London: Series B*, 335, 31-38.
431. Hill, H., Bruce, V., Akamatsu, S. (1995). Perceiving the sex and race of faces: The role of shape and colour. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B*, 261, 367-373.
432. Hillger, L.A., & Koenig, O. (1991). Separable mechanisms in face processing:

- Evidence from hemispheric specialization. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3(1), 42-58.
433. Hilliard, R.D. (1973). Hemispheric laterality effects on a facial recognition task in normal subjects. *Cortex*, 9, 246-258.
434. Hillyard, S.A., & Kutas, M. (1983). Electrophysiology of cognitive processing. *Annual Review of Psychology*, 34, 33-61.
435. Hirano, S., Kojima, H., Naito, Y., Honjo, I., Kamoto, Y., Okazawa, H., Ishizu, K., Yonekura, Y., Nagahama, Y., Fukuyama, H., & Konishi, J. (1996). Cortical speech processing mechanisms while vocalizing visually-presented languages. *NeuroReport*, 8(1), 363-367.
436. Hirano, S., Naito, Y., Okazawa, H., Kojima, H., Honjo, I., Ishizu, K., Yonekura, Y., Nagahama, Y., Fukuyama, H., & Konishi, J. (1997). Cortical activation by monaural speech sound stimulation demonstrated by positron emission tomography. *Experimental Brain Research*, 113, 75-80.
437. Hodges, J.R., Salmon, D.P., & Butters, N. (1993). Recognition and naming of famous faces in Alzheimer's disease: A cognitive analysis. *Neuropsychologia*, 31, 775-788.
438. Holcomb, P.J. (1986). ERP correlates of semantic facilitation. In W.C. McCallum, R. Zappoli & F. Denoth (Eds.). *Electroencephalography and clinical neurophysiology supplement 38. Cerebral psychophysiology: Studies in event-related potentials*. Amsterdam: Elsevier.
439. Holcomb, P.J., & Neville, H.J. (1990). Auditory and visual semantic priming in lexical decision: A comparison using event-related brain potentials. *Language and Cognition Processes*, 5, 281-312.
440. Holcomb, P.J., & McPherson, W.B. (1994). Event-related brain potentials reflect semantic priming in an object decision task. *Brain and Cognition*, 24, 259-276.
441. Holcomb, P.J., Kounios, J., Anderson, J.E., & West, W.C. (1999). Dual-coding, context-availability, and concreteness effects in sentence comprehension: An electrophysiological investigation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 25, 721-742.
442. Hole, G.J. (1994). Configurational factors in the perception of unfamiliar faces. *Perception*, 23(1), 65-74.
443. Holender, D. (1985). Disruptive effect of precueing on the identification of letters in masked words: An attentional interpretation. In M.I. Posner & O.S. Marin (Eds.). *Attention and Performance XI* (pp. 613-629). London: Lawrence Erlbaum Associates.
444. Holmes, M.D., Ojemann, G.A., & Lettich, E. (1996). Neuronal activity in human right lateral temporal cortex related to visuospatial memory and perception. *Brain Research*, 711, 44-49.
445. Homa, D., Haver, B., & Schwartz, T. (1976). Perceptibility of schematic face stimuli: Evidence for a perceptual gestalt. *Memory and Cognition*, 4, 176-185.
446. Hornak, J., Rolls, E.T., & Wade, D. (1996). Face and voice expression identification in patients with emotional and behavioural changes following ventral frontal lobe damage. *Neuropsychologia*, 34(4), 247-261.

-
447. Howard, D., Patterson, K., Wise, R., Brown, W.D., Firston, K., Weiller, C., & Frackowiak, R. (1992). The cortical localization of the lexicons. *Brain*, 115, 1769-1782.
448. Hubel, D., & Wiesel, T.N. (1968). Receptive fields and functional characteristics of monkey striate cortex. *Journal of Physiology*, 195, 215-243.
449. Hughes, H.C., Fendrich, R., & Reuter-Lorenz, P.A. (1990). Global versus local processing in the absence of low spatial frequencies. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2(3), 272-282.
450. Humphreys, G.W., Donnelly, N., & Riddoch, M.J. (1993). Expression is computed separately from facial identity, and it is computed separately for moving and static faces: Neuropsychological evidence. *Neuropsychologia*, 31(2), 173-181.
451. Hécaen, H., & de Ajuriaguerra, J. (1954). Balint's syndrome (psychic paralysis of visual fixation) and minor forms. *Brain*, 77, 373-400.
452. Hécaen, H., & Kremin, H. (1970). Neurolinguistic research on reading disorders resulting from left hemisphere lesions: Aphasia and pure alexia. In H. Whitaker & H.A. Whitaker (Eds.). *Studies in neurolinguistics*. New York: Academic Press.
453. Hécaen, H., & Albert, M.L. (1978). *Human neuropsychology*. New York: Wiley.
454. Hécaen, H. (1981). The neuropsychology of face recognition. In G. Davies, H. Ellis & J. Shepherd (Eds.). *Perceiving and remembering faces* (pp. 39-54). London: Academic Press.
455. Hécaen, H., & Angelergues, R. (1962). Agnosia for faces (prosopagnosia). *Archives of Neurology*, 7, 24-32.
456. Ishai, A., Ungerleider, L.G., Martin, A., Aisog, J.M., & Haxby, J.V. (1997). fMRI reveals differential activation in the ventral object vision pathway during the perception of faces, houses, and chairs. *NeuroImage*, 5, S149.
457. Ishai, A., Ungerleider, L.G., Martin, A., Schouten, J.L., & Haxby, J.V. (1999). Distributed representation of objects in the human ventral visual pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 96(16), 9379-9384.
458. Ishai, A., Ungerleider, L.G., Martin, A., & Haxby, J.V. (2000). The representation of objects in the human occipital and temporal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12:Suppl.2, 35-51.
459. Jacoby, L.L. (1975). Physical features vs meaning : A difference in decay. *Memory and Cognition*, 3, 247-251.
460. Jasper, H.H. (1958). The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 10, 371-375.
461. Jeffreys, D.A. (1989). A face-responsive potential recorded from the human scalp. *Experimental Brain Research*, 78(1), 193-202.
462. Jeffreys, D.A. (1993). The influence of stimulus orientation on the vertex positive scalp potential evoked by faces. *Experimental Brain Research*, 96(1), 163-172.
463. Jeffreys, D.A. (1996). Evoked potential studies of face and object processing. *Visual Cognition*, 3(1), 1-38.
464. Jeffreys, D.A., & Musselwhite, M.J. (1987). A face-responsive visual evoked

- potential in man. *Journal of Physiology of London*, 390, 36P.
465. Jeffreys, D.A., & Tukmachi, E.S.A. (1992). The vertex-positive scalp potential evoked by faces and by objects. *Experimental Brain Research*, 91(2), 340-350.
466. Jemel, B., George, N., Olivares, E., Fiori, N., & Renault, B. (1999). Event-related potentials to structural familiar face incongruity processing. *Psychophysiology*, 36, 437-452.
467. Jenkins, J.J. (1974). Can we have a theory of meaningful memory ? In R.L. Solso (Ed.). *Theories in cognitive psychology: The Loyola symposium*. New York: Wiley & Sons.
468. Jennings, J.R., & Wood, C.C. (1976). The adjustment procedure for repeated-measures analyses of variance. *Psychophysiology*, 13, 277-278.
469. Joannette, Y., Lecours, A.R., Lepage, Y., & Lamoureux, M. (1983). Language in right-handers with right-hemisphere lesions : A preliminary study including anatomical, genetic, and social factors. *Brain and Language*, 20, 217-248.
470. Johnson, M.H., Dziurawiec, S., Ellis, H.D., & Morton, J. (1991). Newborns' preferential tracking of face-like stimuli and its subsequent decline. *Cognition*, 40, 1-19.
471. Johnson, M.H., Dziurawiec, S., Bartrip, J., & Morton, J. (1992). The effects of movement of internal features on infants' preferences for face-like stimuli. *Infant Behaviour and Development*, 15, 129-136.
472. Johnson, R., Pfefferbaum, A., & Kopell, B.S. (1985). P300 and long-term memory: Latency predicts recognition performance. *Psychophysiology*, 22(5), 497-507.
473. Johnston, R.A., & Ellis, J.D. (1995). The development of face recognition. In T. Valentine (Ed.). *Cognitive and computational aspects of face recognition: Explorations in face space* (pp. 1-23). London: Routledge.
474. Kanwisher, N., Chun, M.M., McDermott, J., & Ledden, P.J. (1996). Functional imaging of human visual recognition. *Cognitive Brain Research*, 5, 55-67.
475. Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M.M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience*, 17(11), 4302-4311.
476. Kanwisher, N. (2000). Domain specificity in face perception. *Nature Neuroscience*, 3(8), 759-763.
477. Kanwisher, N. (2001). Faces and places: of central (and peripheral) interest. *Nature Neuroscience*, 4(5), 455-456.
478. Kapur, N., Friston, K.J., Young, A., Frith, C.D., & Frackowiak, R.S.J. (1995). Activation of human hippocampal formation during memory for faces: A PET study. *Cortex*, 31(1), 99-108.
479. Karis, D., Fabiani, M., & Donchin, E. (1984). P300 and memory: Individual differences in the von Restorff effect. *Cognitive Psychology*, 16, 177-216.
480. Katznelson, R.D. (1981). EEG recording, electrode placement, and aspects of generator localization. In P.L. Nunez (Ed.). *Electrical fields of the brain*. New York: Oxford University Press.

-
481. Keenan, J.P., Wheeler, M.A., Gallup, G.G., & Pascual-Leone, A. (2000). Self-recognition and the right prefrontal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(9), 338-344.
482. Kelley, W.M., Miezin, F.M., McDermott, K.B., Buckner, R.L., Raichle, M.E., Cohen, N.J., Ollinger, J.M., Akbudak, E., Conturo, T.E., Snyder, A.Z., & Petersen, S.E. (1998). Hemispheric specialization in human dorsal frontal cortex and medial temporal lobe for verbal and nonverbal memory encoding. *Neuron*, 20(5), 927-936.
483. Kendrick, K.M., & Baldwin, B.A. (1989). Visual responses of sheep temporal cortex cells to moving and stationary human images. *Neuroscience Letters*, 100(1-3), 193-197.
484. Kendrick, K.M. (1990). Neural processing of visual recognition of individuals in sheep. In R. Zayan & D. Danzer (Eds.). *Social stress in domestic animals* (pp. 145-156). Dordrecht: Kluwer Academic Publications.
485. Kendrick, K.M. (1991). How the sheep's brain controls the visual recognition of animals and humans. *Journal of Animal Sciences*, 69(12), 5008-5016.
486. Kendrick, K.M. (1994). Neurobiological correlates of visual and olfactory recognition in sheep. *Behavioural Processes*, 33(1-2), 89-112.
487. Kendrick, K.M., & Baldwin, B.A. (1987). Cells in temporal cortex of conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. *Science*, 236(4802), 448-450.
488. Keysers, C., Xiao, D.K., Földiák, P., & Perrett, D.I. (2001). The speed of sight. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(1), 90-101.
489. Kim, J.J., Andreasen, N.C., O'Leary, D.S., Wiser, A.K., Ponto, L.L., Watkins, G.L., & Hichwa, R.D. (1999). Direct comparison of the neural substrates of recognition memory for words and faces. *Brain*, 122, 1069-1083.
490. Kinchla, R.A., & Wolfe, J.M. (1979). The order of visual processing: Top-down, bottom-up or middle-out. *Perception and Psychophysics*, 25, 225-231.
491. Kinsbourne, M., & Warrington, E.K. (1962). A variety of reading disability associated with right hemisphere lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 25, 339-344.
492. Klein, K., & Saltz, E. (1976). Specifying the mechanisms in a levels-of-processing approach to memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 2, 671-679.
493. Knight, R.T. (1990). Neural mechanisms of event related potentials: Evidence from human lesion studies. In J.W. Rohrbaugh, R. Parasuraman & R. Johnson (Eds.). *Event-related brain potentials: Basic issues and applications* (pp. 3-18). Oxford: Oxford University Press.
494. Kobatake, E., & Tanaka, K. (1994). Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex. *Journal of Neurophysiology*, 71(3), 856-867.
495. Kolers, P.A. (1979). A pattern-analyzing basis of recognition. In L.S. Cermak & F.I.M. Craik (Eds.). *Levels of processing in human memory* (pp. 363-384). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
496. Konorski, J. (1967). *Integrative activity of the brain: An interdisciplinary approach*.

Chicago: University of Chicago Press.

497. Kosslyn, S.M, Alpert, N.M., & Thompson, W.L. (1995). Identifying objects at different levels of hierarchy : A positron emission tomography study. *Human Brain Mapping*, 3, 107-132.
498. Kosslyn, S.M. (1987). Seeing and imaging in the cerebral hemispheres : A computational approach. *Psychological Review*, 94, 1-28.
499. Kosslyn, S.M., & Koenig, O. (1992). *Wet mind*. New York: Free Press.
500. Kounios, J., & Holcomb, P.J. (1994). Concreteness effects in semantic processing: ERP evidence supporting dual-coding theory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 20, 804-823.
501. Kovacs, G., Vogels, R., & Orban, G. (1995). Selectivity of macaque inferior temporal neurons for partially occluded shapes. *Journal of Neuroscience*, 15, 1984-1997.
502. Koyama, S., Nageishi, Y., & Shimokochi, M. (1992). Effects of semantic context and event-related potentials: N400 correlates with inhibition effect. *Brain and Language*, 43, 668-681.
503. Kubovy, M., & Pomerantz, J.R. (1981). *Perceptual organization*. Hillsdale, N.J.: L. Erlbaum.
504. Kuhl, P. (1985). Methods in the study of infant speech perception. In G. Gottlieb & N.A. Krasnegor (Eds.). *Measurement of audition and vision in the first year of postnatal life* (pp. 223-252). Norwood, N.J.: Ablex Publishing Corporation.
505. Kutas M., & Hillyard, S.A. (1982). The lateral distribution of event-related potentials during sentence processing. *Neuropsychologia*, 20, 579-590.
506. Kutas, M., McCarthy, G., & Donchin, E. (1977). Augmenting mental chronometry: The P300 as a measure of stimulus evaluation time. *Science*, 197, 792-795.
507. Kutas, M., & Hillyard, S.A. (1980a). Reading senseless sentences: Brain potentials reflect semantic incongruity. *Science*, 207, 203-205.
508. Kutas, M., & Hillyard, S.A. (1980b). Event-brain potentials to semantically inappropriate and surprisingly large words. *Biological Psychology*, 11, 99-116.
509. Kutas, M., & Hillyard, S.A. (1983). Event-related brain potentials to grammatical errors and semantic anomalies. *Memory and Cognition*, 11, 539-550.
510. Kutas, M., & Hillyard, S.A. (1984). Brain potentials during reading reflect word expectancy and semantic association. *Nature*, 307, 161-163.
511. Kutas, M., Lindamood, T.E., & Hillyard, S.A. (1984). Word expectancy and event-related potentials during sentence processing. In S. Kornblum & J. Requin (Eds.). *Preparatory states and processes* (pp. 217-234). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
512. Kutas, M., Neville, H.J., & Holcomb, P.J. (1987). A preliminary comparison of the N400 response to semantic anomalies during reading, listening and signing. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 39, 325-330.
513. Kutas, M., Hillyard, S.A., & Gazzaniga, M.S. (1988). Processing of semantic anomaly by right and left hemispheres of commissurotomy patients. *Brain*, 111, 553-576.

-
514. Kutas, M., & Van Petten, C. (1988). Event-related brain potential studies of language. *Advances in Psychophysiology*, 3, 139-187.
515. Kutas, M., & Hillyard, S.A. (1989). An electrophysiological probe of incidental semantic association. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1, 38-49.
516. Kutas, M., & Van Petten, C. (1990). Electrophysiological perspectives on comprehending written language. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 41, 155-167.
517. Kutas, M. (1993). In the company of other words: Electrophysiological evidence for single-word and sentence context effects. *Language and Cognitive Processes*, 8, 533-572.
518. Kutas, M., & King, J.W. (1995). The potentials for basic sentence processing: Differentiating integrative processes. In T. Inui & J.L. McClelland (Eds.). *Attention and performance XVI: Information integration in perception and communication* (pp. 3-39). Cambridge: MIT Press.
519. Kutas, M., & Dale, A. (1997). Electrical and magnetic readings of mental functions. In M.D. Rugg (Ed.). *Cognitive Neuroscience* (pp. 197-242). Oxford: Psychology Press.
520. Kutas, M. (1999). Current approaches to mapping language in electromagnetic space. In C.M. Brown & P. Hagoort (Eds.). *The neurocognition of language* (pp. 359-392). Oxford: Oxford University Press.
521. Kutas, M., & Federmeier, K.D. (2000). Electrophysiology reveals semantic memory use in language comprehension. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(12), 463-470.
522. LaBerge, D. (1983). Spatial extent of attention to letters and words. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 9, 371-379.
523. LaBerge, D., & Buchsbaum, M.S. (1990). Positron emission tomographic measurements of pulvinar activity during an attention task. *Journal of Neuroscience*, 10(2), 613-619.
524. LaBerge, D., & Samuels, S.J. (1974). Towards a theory of automatic information processing in reading. *Cognitive Psychology*, 6, 293-323.
525. LaBerge, D.L., & Brown, V. (1989). Theory of attentional operational shape identification. *Psychological Review*, 96, 101-124.
526. Lamb, M.R., Robertson, L.C., & Knight, R.T. (1989). Attention and interference in the processing of global and local information: Effects of unilateral temporal-parietal junction lesions. *Neuropsychologia*, 27, 471-483.
527. Lamb, M.R., & Robertson, L.C. (1989). Do response time advantage and interference reflect the order of processing of global- and local-level information? *Perception and Psychophysics*, 46(3), 254-258.
528. Landis, T., Cummings, J.L., Christen, L., Bogen, J.E., & Imhof, H.G. (1986). Are unilateral right posterior cerebral lesions sufficient to cause prosopagnosia? Clinical and radiological findings in six additional patients. *Cortex*, 22, 243-252.
529. Lanze, M., Weisstein, N., & Harris, J.R. (1982). Perceived depth vs. structural relevance in the object-superiority effect. *Perception and Psychophysics*, 31, 376-382.

530. Lauter, J., Herscovitch, P., Formby, C., & Raichle, M.E. (1985). Tonotopic organization in human auditory cortex revealed by positron emission tomography. *Hearing Research*, 20, 199-205.
531. Leehey, S., Carey, S., Diamond, R., & Cahn, A. (1978). Upright and inverted faces: The right hemisphere knows the difference. *Cortex*, 14, 411-419.
532. Leveroni, C.L., Seidenberg, M., Mayer, A.R., Mead, L.A., Binder, J.R., & Rao, S.M. (2000). Neural systems underlying the recognition of familiar and newly learned faces. *The Journal of Neuroscience*, 20(2), 878-886.
533. Levine, D.N., & Calvanio, R. (1989). Prosopagnosia: A defect in visual configural processing. *Brain and Cognition*, 10, 149-170.
534. Levine, S.C., Banich, M.T., & Koch-Weser, M.P. (1988). Face recognition: A general or specific right hemisphere capacity? *Brain and Cognition*, 8, 303-325.
535. Levy, I., Hasson, U., Avidan, G., Hendler, T., & Malach, R. (2001). Centre-periphery organization of human object areas. *Nature Neuroscience*, 4(5), 533-539.
536. Levy-Agresti, J., & Sperry, R.W. (1968). Differential perceptual capacities in major and minor hemispheres. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 61, 1151.
537. Lhermitte, F., & Beauvois, M.F. (1973). A visual speech disconnection syndrome. *Brain*, 96, 695-714.
538. Lhermitte, J., Chain, F., Escourolle, R., Ducarne, B., & Pillon, B. (1972). Etude anatomo-clinique d'un cas de prosopagnosie. *Revue de Neurologie (Paris)*, 126, 329-346.
539. Light, L.L., Kayra-Stuart, F., & Hollander, S. (1979). Recognition memory for typical and unusual faces. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 5, 212-228.
540. Linkenkaer-Hansen, K., Palva, J.M., Sams, M., Hietanen, J.K., Aronen, H.J., & Ilmoniemi, R.J. (1998). Face-selective processing in human extrastriate cortex around 120 ms after stimulus onset revealed by magneto- and electroencephalography. *Neuroscience Letters*, 253, 147-150.
541. Lissauer, H. (1890). Ein fall von seelen blindheit nebst einem beitrage zur theorie deselzen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 21, 222-270.
542. Liu, J., Higuchi, M., Marantz, A., & Kanwisher, N. (2000). The selectivity of the occipitotemporal M170 for faces. *NeuroReport*, 11(2), 337-341.
543. Livingstone, M.S., & Hubel, D.H. (1982). Thalamic inputs to cytochrome oxydase-rich regions in monkey visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 79, 6098-6101.
544. Livingstone, M.S., & Hubel, D.H. (1983). Specificity of cortico-cortical connections in monkey visual system. *Nature*, 304, 531-534.
545. Livingstone, M.S., & Hubel, D.H. (1984). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 4, 309-356.
546. Livingstone, M.S., & Hubel, D.H. (1988). Segregation of form, color, movement and depth: Anatomy, physiology and perception. *Science*, 240, 740-749.

-
547. Liégeois, F., & De Schonen, S. (1997). Simultaneous attention in the two visual hemifields and interhemispheric integration: A developmental study on 20- to 26-month-old infants. *Neuropsychologia*, 35(3), 381-385.
548. Liégeois, F., Bentejac, L., & De Schonen, S. (2000). When does inter-hemispheric integration of visual events emerge in infancy? A developmental study on 19- to 28-month-old infants. *Neuropsychologia*, 38(10), 1382-1389.
549. Lockhart, R.S., & Craik, F.I.M. (1990). Levels of processing: A retrospective commentary on a framework for memory research. *Canadian Journal of Psychology*, 44(1), 87-112.
550. Logothetis, N.K., Pauls, J., & Poggio, T. (1995). Shape representation in the inferior temporal cortex of monkeys. *Current Biology*, 5(5), 552-563.
551. Logothetis, N.K., & Sheinberg, D.L. (1996). Visual object recognition. *Annual Review of Neuroscience*, 19, 577-621.
552. Lovrich, D., Simson, R., Herbert, G., Vaughan, Jr., & Ritter, W. (1986). Topography of visual event-related potentials during geometric and phonetic discriminations. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 65, 1-12.
553. Lu, S.T., Hämäläinen, M.S., Hari, R., Ilmoniemi, R.J., Lounasmaa, O.V., Sams, M., & Vilkmann, V. (1991). Seeing faces activates three separate areas outside the occipital visual cortex in man. *Neuroscience*, 43(2/3), 287-290.
554. Luck, S.J., & Hillyard, S.A. (1990). Electrophysiological evidence for parallel and serial processing during visual search. *Perception and Psychophysics*, 48, 603-617.
555. Luders, H., Lesser, R.P., Hahn, J., Dinner, D.S., Morris, H.H., Wyllie, E., & Godoy, J. (1991). Basal temporal language area. *Brain*, 114, 743-754.
556. Lueck, C.J., Zeki, S., Friston, K.J., Deiber, M.p., Cope, P., Cunningham, V.J., Lammertsma, A.A., Kennard, C., & Frackowiak, S.J. (1989). The colour centre in the cerebral cortex of man. *Nature*, 340(6232), 386-389.
557. Luria, A.R. (1959). Disorders of 'simultaneous perception' in a case of bilateral occipito-parietal brain injury. *Brain*, 83, 437-449.
558. Lüders, H., Lesser, R.P., Hahn, J., Dinner, D.S., Morris, H.H., Wyllie, E., & Godoy, J. (1991). Basal temporal language area. *Brain*, 114, 743-754.
559. MAguire, E.A., Frith, C.D., & Cipolotti, L. (2001). Distinct neural systems for the encoding and recognition of topography and faces. *NeuroImage*, 13, 743-750.
560. MAlach, R., Reppas, J.B., Benson, R.R., Kwong, K.K., Jiang, H., Kennedy, W.A., Ledden, P.J., Brady, T.J., Rosen, B.R., & Tootell, R.B. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 92(18), 8135-8139.
561. MAlone, D.R., Morris, H.H., Kay, M.C., & Levin, H.S. (1982). Prosopagnosia: A double dissociation between the recognition of familiar and unfamiliar faces. *Neurosurgery and Psychiatry*, 45, 820-822.
562. MAlpass, R.S., & Hughes, K.D. (1986). Formation of facial prototypes. In H.D. Ellis, M.A. Jeeves, F. Newcombe & A.W. Young (Eds.). *Aspects of face processing* (pp. 154-162). Dordrecht: Nijhoff.
563. MAngun, G.R., Heinze, H.J., Scholz, M., & Hinrichs, H. (2000). Neural activity in

- early visual areas during global and local processing: A reply to Fink, Marshall, Halligan, and Dolan. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(2), 357-359.
564. MArinkovic, K., Trebon, P., Chauvel, P., & Halgren, E. (2000). Localised face processing by the human prefrontal cortex: Face-selective intracerebral potentials and post-lesion deficits. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1/2/3), 187-199.
565. MArr, D., & Nishihara, H.K. (1978). Representation and recognition of the spatial organization of three-dimensional shapes. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B*, B200, 269-294.
566. MArr, D. (1982). *Vision*. New York: W. H. Freeman and Company.
567. MArrett, S., Bub, D., Chertkow, H., Meyer, E., & Gum, T. (1990). Functional neuroanatomy of visual single word processing studied with PET/MRI. *Society of Neuroscience Abstract*, 16, 27.
568. MArshall, J.C. (1986). The description and interpretation of aphasic language disorder. *Neuropsychologia*, 24, 5-24.
569. MArshall, J.C., & Newcombe, F. (1973). Patterns of paralexia: A psycholinguistic approach. *Journal of Psycholinguistic Research*, 2, 175-199.
570. MArslen-Wilson, W., & Tyler, L.K. (1976). Memory and levels of processing in a psycholinguistic context. *Journal of Experimental Psychology : Human Learning and Memory*, 2, 112-119.
571. MArtin, A., Wiggs, C.L., Ungerleider, L.G., & Haxby, J.V. (1996). Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature*, 379, 649-652.
572. MArtin, M. (1979). Hemispheric specialization for local and global processing. *Neuropsychologia*, 17, 33-40.
573. MAtthews, M.L. (1978). Discrimination of Identikit construction of faces: Evidence for a dual processing strategy. *Perception and Psychophysics*, 23, 153-161.
574. MAurer, D., & Young, R. (1983). Newborns' following of natural and distorted arrangements of facial features. *Infant Behavior and Development*, 6, 127-131.
575. MAzoyer, B.M., Tzourio, N., Frak, V., Syrota, A., Murayama, N., Levrier, O., Salamon, G., Dehaene, S., Cohen, L., & Mehler, J. (1993). The cortical representation of speech. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 467-479.
576. MAzziotta, J.C., Phelps, M.E., Carson, R.E., & Kuhl, D.E. (1982). Tomographic mapping of human cerebral metabolism: Auditory stimulation. *Neurology*, 32, 921-937.
577. McCallum, W.C., Farmer, S.F., & Pocock, P.V. (1984). The effects of physical and semantic incongruities on auditory event-related potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 59, 477-488.
578. 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, 203-208.
579. McCarthy, G., Blamire, A.M., Puce, A., Nobre, A.C., Bloch, G., Hyder, F., Goldman-Rakic, P., & Shulman, R.G. (1994). Functional magnetic resonance imaging of human prefrontal cortex activation during a spatial working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 91, 8690-8694.

-
580. McCarthy, G., Darcey, T.M., Wood, C.C., Williamson, P.D., & Spencer, D.D. (1987). Asymmetries in scalp and intracranial endogenous ERPs in patients with complex partial epilepsy. In J. Engel, G. Ojemann, H. Luders & P.D. Williamson (Eds.). *Fundamental mechanisms of human brain function* (pp. 51-59). New York: Raven.
581. McCarthy, G., Wood, C.C., Williamson, P.D., & Spencer, D.D. (1989). Task-dependent field potentials in human hippocampal formation. *Journal of Neuroscience*, 9, 4253-4268.
582. McCarthy, G., & Nobre, A.C. (1993). Modulation of semantic processing by spatial selective attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 88, 210-219.
583. McCarthy, G., Nobre, A.C., Bentin, S., & Spencer, D.D. (1995). Language-related field potentials in the anterior-medial temporal lobe: I. Intracranial distribution and neural generators. *The Journal of Neuroscience*, 15(2), 1080-1089.
584. McCarthy, G., Puce, A., Gore, J.C., & Allison, T. (1997). Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(5), 605-610.
585. McCarthy, G., Puce, A., Belger, A., & Allison, T. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. II: Response properties of face-specific potentials generated in occipitotemporal cortex. *Cerebral Cortex*, 9(5), 431-444.
586. McCarthy, G., & Donchin, E. (1981). A metric of thought: A comparison of P300 latency and reaction time. *Science*, 211, 77-80.
587. McCarthy, R.A., & Warrington, E.K. (1986). Visual associative agnosia: A clinico-anatomical study of a single case. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 49, 1233-1240.
588. McCarthy, R.A., & Warrington, E.K. (1988). Evidence for modality-specific meaning systems in the brain. *Nature*, 334, 428.
589. McClelland, J.L. (1979). On the time relations of mental processes: An examination of systems of processing in cascade. *Psychological Review*, 86, 287-330.
590. McClelland, J.L., & Rumelhart, D.E. (1981). An interactive activation model of context effects in letter perception: Part 1. An account of basic findings. *Psychological Review*, 88, 375-407.
591. McDermott, K.B., Buckner, R.L., Petersen, S.E., Kelley, W.M., & Sanders, A.L. (1999). Set- and code-specific activation in frontal cortex: An fMRI study of encoding and retrieval of faces and words. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(6), 631-640.
592. McGlinchey-Berroth, R., Milberg, W.P., Verfaellie, M., Grande, L., D'Esposito, M., & Alexander, M. (1996). Semantic processing and orthographic specificity in hemispatial neglect. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8(3), 291-304.
593. McIntosh, A.R., Grady, C.L., Haxby, J.V., Ungerleider, L.G., & Horwitz, B. (1996). Changes in limbic and prefrontal functional interactions in a working memory task for faces. *Cerebral Cortex*, 6(4), 571-584.
594. McKelvie, S.J. (1991). Effects of processing strategy and transformation on recognition memory for photographs of faces. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 29(2), 98-100.

595. McNeil, J.E., & Warrington, E.K. (1991a). Prosopagnosia: A reclassification. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 43A, 267-287.
596. McNeil, J.E., & Warrington, E.K. (1991b). Prosopagnosia: A reclassification. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 43A, 267-287.
597. McNeil, J.E., & Warrington, E.K. (1993). Prosopagnosia: A face-specific disorder. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 46A, 1-10.
598. McPherson, W.B., & Holcomb, P.J. (1999). An electrophysiological investigation of semantic priming with pictures of real objects. *Psychophysiology*, 36, 53-65.
599. Meadows, J.C. (1974). The anatomical basis of prosopagnosia. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 37, 489-501.
600. Mecklinger, A., & Müller, N. (1996). Dissociations in the processing of 'What' and 'Where' information in working memory: An event-related potential analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8(5), 453-473.
601. Menard, M.T., Kosslyn, S.M., Thompson, W.L., Alpert, N.M., & Rauch, S.L. (1996). Encoding words and pictures: A positron emission tomography study. *Neuropsychologia*, 34(3), 185-194.
602. Michel, F., Perenin, M.T., & Siéhoff, E. (1986). Prosopagnosie sans hémianopsie après lésion unilatérale occipito-temporale droite. *Revue Neurologique*, 142, 545-549.
603. Michel, F., Poncet, M., & Signoret, J.L. (1989). Les lésions responsables de la prosopagnosie sont-elles toujours bilatérales? *Revue Neurologique*, 146, 764-780.
604. Miles, F.A. (1998). The neural processing of 3-D visual information: Evidence from eye movements. *European Journal of Neuroscience*, 10(3), 811-822.
605. Miller, G.A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63, 81-97.
606. Milne, E., & Grafman, J. (2001). Ventromedial prefrontal cortex lesions in humans eliminate implicit gender stereotyping. *The Journal of Neuroscience*, 21RC150, 1-6.
607. Milner, P.M., & Goodale, M.A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford: Oxford University Press.
608. Mishkin, M. (1982). A memory system in the monkey. *Transactions of the Royal Society of London*, B298, 85-95.
609. Mishkin, M., Ungerleider, L.G., & MAcko, K.A. (1983). Object vision and spatial vision : Two cortical pathways. *Trends in Neuroscience*, 6, 414-416.
610. Mistler-Lachman, J.L. (1972). Levels of sentence comprehension in processing normal and ambiguous sentences. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 11, 614-623.
611. Miyashita, Y. (1988). Neuronal correlate of visual associative long-term memory in the primate temporal cortex. *Nature*, 335, 817-820.
612. Miyashita, Y., & Chang, H.S. (1988). Neuronal correlates of pictorial short-term memory in the primate temporal cortex. *Nature*, 331, 68-70.
613. Miyashita, Y. (1993). Inferior temporal cortex - Where visual perception meets memory. *Annual Review of Neuroscience*, 16, 245-263.
614. Montoute, T. (1999). *Perception et reconnaissance faciales: Intégration de*

- processus et reconstruction des représentations*. Université Claude Bernard, Lyon.
615. Moray, N. (1959). Attention in dichotic listening: Affective cues and the influence of instructions. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 9, 56-60.
616. Moray, N. (1967). Where is capacity limited ? A survey and a model. In A. Sanders (Ed.). *Attention and performance*. Amsterdam: North-Holland.
617. Moreaud, O., Simic, F., Carbonnel, S., Fluchaire, I., & Pellat, J. (1996). Etude de la reconnaissance et de la dénomination des visages dans la démence de type Alzheimer. *Revue de Neuropsychologie*, 6(4), 505-523.
618. Morecraft, R.J., Schroeder, C.M., & Keifer, J. (1996). Organization of face representation in the cingulate cortex of the rhesus monkey. *NeuroReport*, 7(8), 1343-1348.
619. Morris, C.D., Bransford, J.D., & Franks, J.J. (1977). Levels of processing versus transfer appropriate processing. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 16, 519-533.
620. Morris, J.S., Frith, C.D., Perrett, D.I., Rowland, D., Young, A.W., Calder, A.J., & Dolan, R.J. (1996). A differential neural response in the human amygdala to fearful and happy facial expressions. *Nature*, 383, 812-815.
621. Morris, J.S., Friston, K.J., Büchel, C., Frith, C.D., Young, A.W., Calder, A.J., & Dolan, R.J. (1998). A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain*, 121, 47-57.
622. Morris, J.S., Ohman, A., & Dolan, R.J. (1998). Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*, 393, 467-470.
623. Morris, J.S., Öhman, A., & Dolan, R.J. (1999). A subcortical pathway to the right amygdala mediating 'unseen' fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 96, 1680-1685.
624. Morton, J. (1969). Interaction of information in word recognition. *Psychological Review*, 76, 165-178.
625. Morton, J. (1979a). Word recognition. In J. Morton & J.C. Marshall (Eds.). *Psycholinguistic Series, Vol. 2*. London: Elek.
626. Morton, J. (1979b). Facilitation in word recognition: Experiments causing change in the logogen models. In P.A. Kollers, M.E. Wrolstad & H. Bouma (Eds.). *Processing of visible language* (pp. 259-268). New York: Plenum.
627. Morton, J. (1980). The logogen model and orthographic structure. In U. Frith (Ed.). *Cognitive processes in spelling*. London: Academic Press.
628. Morton, J., & Patterson, K.E. (1980). A new attempt at an interpretation or an attempt at a new interpretation. In M. Coltheart, K.E. Patterson & J.C. Marshall (Eds.). *Deep dyslexia* (pp. 91-118). London: Routledge and Kegan Paul.
629. Morton, J. (1984). La dénomination. *Langages*, 76, 19-30.
630. Morton, J., & Johnson, M.H. (1991). CONSPEC and CONLERN: A two-process theory of infant face recognition. *Psychological Review*, 98, 164-181.
631. Moscovitch, M., & Moscovitch, D.A. (2000). Super face-inversion effects for isolated internal or external features, and for fractured faces. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1/2/3), 201-219.

632. Moscovitch, M., Winocur, G., & Behrmann, M. (1997). What is special about face recognition? Nineteen experiments on a person with visual object agnosia and dyslexia but normal face recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(5), 555-604.
633. Mouchetant-Rostaing, Y., Giard, M.H., Bentin, S., Aguera, P.E., & Pernier, J. (2000). Neurophysiological correlates of face gender processing in humans. *European Journal of Neuroscience*, 12, 303-310.
634. Mouchetant-Rostaing, Y., Giard, M.H., Delpuech, C., Echallier, J.F., & Pernier, J. (2000). Early signs of visual categorization for biological and non-biological stimuli in humans. *NeuroReport*, 11(11), 2521-2525.
635. Muller, R.A., Rothermel, R.D., Behen, M.E., Muzik, O., MAngner, T.J., & Chugani, H.T. (1997). Receptive and expressive language activations for sentences: A PET study. *NeuroReport*, 8(17), 3767-3770.
636. Murdock, B.B. (1967). Recent developments in short-term memory. *British Journal of Psychology*, 58, 421-433.
637. Murdock, B.B. (1974). *Human memory: Theory and data*. Potomac, MD: Erlbaum.
638. Nachson, I. (1995). On the modularity of face recognition: The riddle of domain specificity. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 17(2), 256-275.
639. Nahm, F.K.D., Perret, A., Amaral, D.G., & Albright, T.D. (1997). How do monkeys look at faces? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(5), 611-623.
640. Nakamura, K., Mikami, A., & Kubota, K. (1992). Activity of single neurons in the monkey amygdala during performance of a visual discrimination task. *Journal of Neurophysiology*, 67(6), 1447-1463.
641. Nakamura, K., Kawashima, R., Sata, N., Nakamura, A., Sugiura, M., Kata, T., Hatano, K., Ito, K., Fukuda, H., Schormann, T., & Zilles, K. (2000). Functional delineation of the human occipito-temporal areas related to face and scene processing: A PET study. *Brain*, 123, 1903-1912.
642. Nakdimen, K.A. (1984). The physiognomic basis of sexual stereotyping. *American Journal of Psychiatry*, 141(4), 499-503.
643. Navon, D. (1977). Forest before trees: The precedence of global features in visual perception. *Cognitive Psychology*, 9, 353-383.
644. Navon, D., & Gopher, D. (1979). On the economy of the human processing system. *Psychological Review*, 86, 214-245.
645. Navon, D. (1981). Do attention and decision follow perception? Comment on Miller. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 7, 1175-1182.
646. Neisser, U. (1964). Visual search. *Scientific American*, 210, 94-102.
647. Neisser, U. (1967). *Cognitive psychology*. New York: Appleton-Century-Crofts.
648. Nelson, D.L., & Reed, V.S. (1976). On the nature of pictorial encoding: A levels of processing analysis. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 2, 49-57.
649. Nelson, T.O. (1977). Repetition and levels of processing. *Journal of Verbal*

Learning and Verbal Behavior, 16, 151-171.

650. Neville, H.J., Nicol, J., Barss, A., Forster, K.I., & Garrett, M.F. (1991). Syntactically based sentence processing classes: Evidence from event-related brain potentials. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3, 151-165.
651. Neville, H.J., Mills, D.B., & Lawson, D.S. (1992). Fractionating language: Different neural subsystems with different sensitive periods. *Cerebral Cortex*, 2, 244-258.
652. Newcombe, F., De Haan, E.H.F., Ross, J., & Young, A.W. (1989). Face processing, laterality and contrast sensitivity. *Neuropsychologia*, 27(4), 523-538.
653. Newcombe, F., Young, A.W., & De Haan, E.H.F. (1989). Prosopagnosia and object agnosia without covert recognition. *Neuropsychologia*, 27, 179-191.
654. Newcombe, F., Mehta, Z., & De Haan, E.H.J. (1994). Category specificity in visual recognition. In M.F. Farah & G. Ratcliff (Eds.). *The neuropsychology of high-level vision* (pp. 103-132). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
655. Newcombe, F., & Russell, W.R. (1969). Dissociated visual perceptual and spatial deficits in focal lesions on the right hemisphere. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 32, 73-81.
656. Nichelli, P., Grafman, J., Pietrini, P., Clark, K., Lee, K.Y., & Miletich, R. (1995). Where the brain appreciates the moral of a story. *NeuroReport*, 6(17), 2309-2313.
657. Nigam, A., Hoffman, J.E., & Simons, R.F. (1992). N400 to semantically anomalous pictures and words. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4(1), 15-22.
658. Njiokiktjien, C., Valk, J., & Ramaekers, G. (1988). MAIformation or damage of the corpus callosum? A clinical and MRI study. *Brain Development*, 10(2), 92-99.
659. Njiokiktjien, C., & Ramaekers, G. (1990). *Child's corpus callosum*. Amsterdam: Suyi.
660. Njiokiktjien, C., de Sonnevile, L., & Vaal, J. (1994). Callosal size in children with learning disabilities. *Behavioral Brain Research*, 64, 213-218.
661. Nobre, A.C., Allison, T., & McCarthy, G. (1994). Word recognition in the human inferior temporal lobe. *Nature*, 372(11), 260-263.
662. Nobre, A.C., & McCarthy, G. (1994). Language-related ERPs: Scalp distributions and modulation by word type and semantic priming. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6(3), 233-255.
663. Nobre, A.C., & McCarthy, G. (1995). Language-related field potentials in the anterior-medial temporal lobe: II. Effects of word type and semantic priming. *The Journal of Neuroscience*, 15(2), 1090-1098.
664. Nowak, L.G., Munk, M.H.J., Girard, P., & Bullier, J. (1995). Visual latencies in area V1 and V2 of the macaque monkey. *Visual Neurosciences*, 12, 371-384.
665. Näätänen, R., Simpson, M., & Loveless, N.E. (1982). Stimulus deviance and evoked potentials. *Biological Psychology*, 14, 53-98.
666. O' Scailidhe, S.P., Wilson, F.A.W., & Goldman-Rakic, P.S. (1999). Face-selective neurons during passive viewing and working memory performance of rhesus monkeys: Evidence for intrinsic specialization of neuronal coding. *Cerebral Cortex*, 9(5), 459-475.

667. Ø Scalaidhe, S.P.O., Wilson, F.A.W., & Goldman-Rakic, P.S. (1997). Areal segregation of face-processing neurons in prefrontal cortex. *Science*, 278, 1135-1138.
668. O'Craven, K.M., & Kanwisher, N. (2000). Mental imagery of faces and places activates corresponding stimulus-specific brain regions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12:6, 1013-1023.
669. O'Toole, A.J., Deffenbacher, K., Abdi, H., & Bratlett, J.C. (1991). Simulating the 'other-race effect' as a problem in perceptual learning. *Connection Science*, 3, 163-178.
670. Ojemann, G. (1978). Organization of short-term verbal memory in language areas of human cortex: Evidence from electrical stimulation. *Brain and Language*, 5, 331-348.
671. Ojemann, G. (1983). Brain organization for language from the perspective of electrical stimulation mapping. *Behavioral Brain Science*, 6, 189-230.
672. Ojemann, G., Creutzfeldt, O., Lettich, E., & Haglund, M. (1988). Neuronal activity in human lateral cortex related to short-term verbal memory, naming, and reading. *Brain*, 111, 1383-1403.
673. Ojemann, G. (1994). Cortical stimulation and recording in language. In A. Kertesz (Ed.). *Localization and neuroimaging in neuropsychology* (pp. 35-55). San Diego: Academic Press.
674. Ojemann, J., Ojemann, G., & Lettich, E. (1992). Neuronal activity related to faces and matching in human right nondominant temporal cortex. *Brain*, 115, 1-13.
675. Oram, M.W., & Perrett, D.I. (1992). Time course of neural responses discriminating different views of the face and head. *Journal of Neurophysiology*, 68(1), 70-84.
676. Oram, M.W., & Perrett, D.I. (1996). Integration of form and motion in the anterior superior temporal polysensory area (STPa) of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 76(1), 109-129.
677. Orgogozo, J.M., & Péré, J.J. (1991). *L'alexie sans agraphie*. Rapport de Neurologie, Congrès de Psychiatrie et de Neurologie de Langue Française.
678. Osterhout, L., & Holcomb, P.J. (1992). Event-related brain potentials elicited by syntactic anomaly. *Journal of Memory and Language*, 31, 785-806.
679. Osterhout, L. (1994). Event-related brain potentials as tools for comprehending language comprehension. In C. Clifton, L. Frazier & K. Rayner (Eds.). *Perspectives on sentence processing* (pp. 15-44). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
680. Osterhout, L., & Holcomb, P.J. (1995). Event-related potentials and language comprehension. In M.D. Rugg & M.G.H. Coles (Eds.). *Electrophysiology of mind: Event-related brain potentials and cognition* (pp. 171-215). Oxford: Oxford University Press.
681. Osterhout, L., & Mobley, L.A. (1995). Event-related brain potentials elicited by failure to agree. *Journal of Memory and Language*, 34, 739-773.
682. Osterhout, L., Bersick, M., & McLaughlin, J. (1997). Brain potentials reflect violations of gender stereotypes. *Memory and Cognition*, 25(3), 273-285.
683. O'Toole, A.J., Deffenbacher, K.A., Valentin, D., McKee, K., Huff, D., & Abdi, H.

- (1998). The perception of face gender: The role of stimulus in recognition and classification. *Memory and Cognition*, 26(1), 146-160.
684. Overman, W.M., & Doty, R.W. (1982). Hemispheric specialization displayed by man but not macaques for analysis of faces. *Neuropsychologia*, 20, 113-128.
685. Paller, K.A., Bozic, V.S., Ranganath, C., Grabowecky, M., & Yamada, S. (1999). Brain waves following remembered faces index conscious recollection. *Cognitive Brain Research*, 7(4), 519-531.
686. Paller, K.A., Gonsalves, B., Grabowecky, M., Bozic, V.S., & Yamada, S. (2000). Electrophysiological correlates of recollecting faces of known and unknown individuals. *NeuroImage*, 11, 98-110.
687. Palmer, S.E. (1975). The effects of contextual scenes on the identification of objects. *Memory and Cognition*, 3, 519-526.
688. Parkin, A.J., & Williamson, P. (1987). Cerebral lateralisation at different stages of facial processing. *Cortex*, 23(1), 99-110.
689. Parr, L.A., Dove, T., & Hopkins, W.D. (1998). Why faces may be special: Evidence of the inversion effect in chimpanzees. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(5), 615-622.
690. Patterson, K., & Baddeley, A.D. (1977). When face recognition fails. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 3, 406-417.
691. Patterson, K.E., & Kay, J. (1982). Letter-by-letter reading : Psychological descriptions of a neurological syndrome. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 34A, 411-441.
692. Patterson, K.E., & Besner, D. (1984). Is the right hemisphere literate? *Cognitive Neuropsychology*, 1, 315-342.
693. Paulesu, E., Frith, C.D., & Frackowiak, R.S.J. (1993). The neural correlates of the verbal component of working memory. *Nature*, 362(6418), 342-345.
694. Peirce, J.W., Leigh, A.E., & Kendrick, K.M. (2000). Configurational coding, familiarity and the right hemisphere advantage for face recognition in sheep. *Neuropsychologia*, 38(4), 475-483.
695. Peirce, J.W., Leigh, A.E., daCosta, A.P., & Kendrick, K.M. (2001). Human face recognition in sheep: Lack of configurational coding and right hemisphere advantage. *Behavioural Processes*, 55(1), 13-26.
696. Perfetti, C.A. (1976). Niveaux de compréhension des phrases. *Bulletin de Psychologie*, Numéro spécial, 346-355.
697. Pernier, J., Perrin, F., & Bertrand, O. (1988). Scalp current density fields: Concept and properties. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 69, 385-389.
698. Pernier, J., & Bertrand, O. (1997). L'électro- et la magnéto-encéphalographie. In S. Dehaene (Ed.). *Le cerveau en action: Imagerie cérébrale fonctionnelle en psychologie cognitive* (pp. 71-95). Paris: PUF.
699. Perrett, D.I., Rolls, E.T., & Caan, W. (1982). Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Experimental Brain Research*, 47, 329-342.
700. Perrett, D.I., Smith, P.A., Potter, D.D., Mistlin, A.J., Head, A.S., Milner, A.D., &

- Jeeves, M.A. (1984). Neurons responsive to faces in the temporal cortex: Studies of functional organization, sensitivity to identity, and relation to perception. *Human Neurobiology*, 3, 197-208.
701. Perrett, D.I., Smith, P.A.J., Potter, D.D., Mistlin, A.J., Head, A.S., Milner, A.D., & Jeeves, M.A. (1985). Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B*, 223, 293-317.
702. Perrett, D.I., Mistlin, A.J., & Chitty, A.J. (1987a). Visual neurons responsive to faces. *Trends in Neurosciences*, 10(9), 358-364.
703. Perrett, D.I., Mistlin, A.J., & Chitty, A.J. (1987b). Visual neurones responsive to faces. *Trends in Neuroscience*, 10(9), 358-364.
704. Perrett, D.I., Mistlin, A.J., Chitty, A.J., Smith, P.A.J., Potter, D.D., Broennimann, R., & Harries, M. (1988). Specialized face processing and hemispheric asymmetry in man and monkey: Evidence from single unit and reaction time studies. *Behavioral Brain Research*, 29(3), 245-258.
705. Perrett, D.I., Hietanen, J.K., Oram, M.W., & Benson, P.J. (1992). Organization and functions of cells responsive to faces in the temporal cortex. *Philosophical Transaction Research Society of London Biology*, 335, 23-30.
706. Perrett, D.I., Lee, K.J., Penton-Voak, I., Rowland, D., Yoshikawa, S., Burt, D.M., Henzi, S.P., Castles, D.L., & Akamatsu, S. (1998). Effects of sexual dimorphism on facial attractiveness. *Nature*, 394, 884-887.
707. Perrin, F., Bertrand, O., & Pernier, J. (1987a). Scalp current density mapping: Value and estimation from potential data. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 34, 283-288.
708. Perrin, F., Bertrand, O., & Pernier, J. (1987b). Scalp current density mapping: Value and estimation from potential data. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 34, 283-288.
709. Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J.F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current source density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72, 184-187.
710. Petersen, S.E., Fox, P.T., Posner, M.I., Mintun, M., & Raichle, M.E. (1988). Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing. *Nature*, 331(6157), 585-589.
711. Petersen, S.E., Fox, P.T., Posner, M.I., Mintun, M., & Raichle, M.E. (1989). Positron emission tomographic studies of the processing of single words. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1, 153-170.
712. Petersen, S.E., Fox, P.T., Snyder, A.Z., & Raichle, M.E. (1990). Activation of extrastriate and frontal cortical areas by visual words and word-like stimuli. *Science*, 249, 1041-1044.
713. Petersen, S.E., & Fiez, J.A. (1993). The processing of single words studied with positron emission tomography. *Annual Review of Neurosciences*, 16, 509-530.
714. Phelps, M.T., & Roberts, W.A. (1994). Memory for pictures of upright and inverted primate faces in humans (*Homo sapiens*), squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*), and pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Psychology*, 108, 114-125.

-
715. Phelps., E.A., O'Connor, K.J., Cunningham, W.A., Funayama, E.S., Gatenby, J.C., Gore, J.C., & Banaji, M.R. (2000). Performance on indirect measures of race evaluation predicts amygdala activation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(5), 729-738.
716. Phillips, M.L., Young, A.W., Senior, C., Brammer, M., Andrew, C., Calder, A.J., Bullmore, E.T., Perrett, D.I., Rowland, D., Williams, S.C.R., Gray, J.A., & David, A.S. (1997). A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature*, 389, 495-498.
717. Phillips, R.J. (1979). Some explanatory experiments on memory for photographs of faces. *Acta Psychologica*, 43, 39-56.
718. Pigarev, I.N., Rizzolatti, G., & Scandolara, C. (1979). Neurons responding to visual stimuli in the frontal lobe of macaque monkeys. *Neuroscience Letters*, 12, 207-212.
719. 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.
720. Pizzagalli, D., Lehmann, D., Koenig, T., Regard, M., & Pascual-MArqui, R.D. (2000). Face-selective ERPs and affective attitude: brain electric microstate and tomography analyses. *Clinical Neurophysiology*, 111, 521-531.
721. Polich, J., Vanasse, L., & Donchin, E. (1981). Category expectancy and the N200. *Psychophysiology*, 18, 142.
722. Polich, J., & Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: An integrative review. *Biological Psychology*, 41, 103-146.
723. Polk, T.A., & Farah, M.J. (1998). The neural development and organization of letter recognition: Evidence from functional neuroimaging, computational modeling and behavioral studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 95, 847-852.
724. Poncet, M., & Ferreira, C.T. (1995). Les unités de reconnaissance faciale à l'épreuve de la prosopagnosie. In M. Jeziarski (Ed.). *Perception et agnosies* (pp. 199-210). Louvain-la-Neuve: DeBoeck-Université.
725. Posner, M.I., Boies, S.J., Eichelman, W.H., & Taylor, R.L. (1969). Retention of visual and name codes of single letters. *Journal of Experimental Psychology*, 79(1), 1-16.
726. Posner, M.I., Walker, J.A., Friedrich, F.J., & Rafal, R.D. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *Journal of Neuroscience*, 4(7), 1863-1874.
727. Posner, M.I., Walker, J.A., Friedrich, F.A., & Rafal, R.D. (1987). How do the parietal lobes direct covert attention? *Neuropsychologia*, 25, 135-145.
728. Posner, M.I., Petersen, S.E., Fox, P.T., & Raichle, M.E. (1988). Localization of cognitive operations in the human brain. *Science*, 240, 1627-1631.
729. Posner, M.I., & Carr, T.H. (1992). Lexical access and the brain : Anatomic constraints on cognitive models of word recognition. *American Journal of Psychology*, 105(1), 1-26.
730. Posner, M.I., & Petersen, S.E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, 13, 25-42.

731. Posner, M.I., & Raichle, M.E. (1994). *Images of mind*. New York: Scientific American Library.
732. Posner, M.I., & Raichle, M.E. (1995). Précis of images of mind. *Behavioral and Brain Sciences*, 18, 327-383.
733. Posner, M.I., Abdullaev, Y.G., McCandliss, B.D., & Sereno, S.C. (1999). Neuroanatomy, circuitry and plasticity of word reading. *NeuroReport*, 10(9), R12-23.
734. Praamstra, P., Meyer, A.S., & Levelt, W.J.M. (1994). Neurophysiological manifestations of phonological processing: Latency variation of a negative ERP component time-locked to phonological mismatch. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6(3), 204-219.
735. Price, C., Wise, R., Ramsay, S., Friston, K., Howard, D., Patterson, K., & Frackowiak, R.S.J. (1992). Regional response differences within the human auditory cortex when listening to words. *Neuroscience Letters*, 146, 179-182.
736. Price, C., Wise, R., Watson, J.D.G., Patterson, K., Howard, D., & Frackowiak, R. (1994). Brain activity during reading: The effects of exposure duration and task. *Brain*, 117, 1255-1269.
737. Price, C.J., Wise, R.J., Warburton, E.A., Moore, C.J., Howard, D., Patterson, K., Frackowiak, R.S., & Friston, K.J. (1996). Hearing and saying: The functional neuro-anatomy of auditory word processing. *Brain*, 119, 919-931.
738. Price, C.J., Moore, C.J., Humphreys, G.W., & Wise, R.J.S. (1997). Segregating semantic from phonological processes during reading. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 727-733.
739. Price, C.J. (1998). The functional anatomy of word comprehension and production. *Trends in Cognitive Sciences*, 2, 281-288.
740. Price, C.J. (2000). The anatomy of language: Contributions from functional neuroimaging. *Journal of Anatomy*, 197, 335-359.
741. Puce, A., Allison, T., Gore, J.C., & McCarthy, G. (1995). Face-sensitive regions in human extrastriate cortex studied by functional MRI. *Journal of Neurophysiology*, 74(3), 1192-1199.
742. Puce, A., Allison, T., Asgari, M., Gore, J.C., & McCarthy, G. (1996). Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: A functional MRI study. *Journal of Neuroscience*, 16(16), 5205-5215.
743. Puce, A., Allison, T., Spencer, S.S., Spencer, D.D., & McCarthy, G. (1997). Comparison of cortical activation evoked by faces measured by intracranial field potentials and functional MRI: Two case studies. *Human Brain Mapping*, 5, 298-305.
744. Puce, A., Allison, T., Bentin, S., Gore, J.C., & McCarthy, G. (1998). Temporal cortex activation in humans viewing eye and mouth movements. *The Journal of Neuroscience*, 18(6), 2188-2199.
745. Puce, A., Allison, T., & McCarthy, G. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. III: Effects of top-down processing on face-specific potentials. *Cerebral Cortex*, 9(5), 445-458.
746. Puce, A., Smith, A., & Allison, T. (2000). ERPs evoked by viewing facial movements. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 221-239.

-
747. Pugh, K.R., Shaywitz, B.A., Constable, R.T., Shaywitz, S.E., Skudlarski, P., Fulbright, R.K., Brone, R.A., Shankweiler, D.P., Katz, L., Fletcher, J.M., & Gore, J.C. (1996). Cerebral organization of component processes in reading. *Brain*, 119, 1221-1238.
748. Pugh, K.R., Shaywitz, B.A., Shaywitz, S.E., Shankweiler, D.P., Katz, L., Fletcher, J.M., Skudlarski, P., Fulbright, R.K., Constable, R.T., Bronen, R.A., Lacadie, C., & Gore, J.C. (1997). Predicting reading performance from neuroimaging profiles: The cerebral basis of phonological effects in printed word identification. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23, 299-318.
749. Raichle, M.E., Fiez, J.A., Videen, T.O., MAcLeod, A.M.K., Pardo, J.V., Fox, P.T., & Petersen, S.E. (1994). Practice-related changes in human brain functional anatomy during nonmotor learning. *Cerebral Cortex*, 4, 8-26.
750. Raiguel, S.E., Lagae, L., Gulyas, B., & Orban, G.A. (1989). Response latencies of visual cells in macaque areas V1, V2 and V5. *Brain Research*, 493, 155-159.
751. Rakover, S.S., & Teucher, B. (1997). Facial inversion effects: Parts and whole relationship. *Perception and Psychophysics*, 59(5), 752-761.
752. Ramsey, N.F., Sommer, I.E.C., Rutten, G.J., & Kahn, R.S. (2001). Combined analysis of language tasks in fMRI improves assessment of hemispheric dominance for language functions in individual subjects. *NeuroImage*, 13, 719-733.
753. Ranganath, C., & Paller, K.A. (1999). Frontal brain potentials during recognition are modulated by requirements to retrieve perceptual detail. *Neuron*, 22, 605-613.
754. Rapaczynski, W., & Ehrlichman, H. (1979). Opposite visual hemifield superiorities in face recognition as a function of cognitive style. *Neuropsychologia*, 17, 645-652.
755. Rapcsak, S.Z., Polster, M.R., Glisky, M.L., & Comer, J.F. (1996). False recognition of unfamiliar faces following right hemisphere damage: Neuropsychological and anatomical observations. *Cortex*, 32, 593-611.
756. Ratcliff, G., & Newcombe, F. (1982). Object recognition : Some deductions from the clinical evidence . In A.W. Ellis (Ed.). *Normality and pathology in cognitive functions*. London: Academic Press.
757. Rayner, K., & Pollatsek, A. (1981). Word perception. In M. Coltheart (Ed.). *Attention and Performance XII: The psychology of reading* (pp. 60-110). New Jersey: Prentice Hall.
758. Reicher, G.M. (1969). Perceptual recognition as a function of meaningfulness of stimulus material. *Journal of Experimental Psychology*, 81, 274-280.
759. Renault, B., Signoret, J.L., Debruille, B., Breton, F., & Bolgert, F. (1989). Brain potentials reveal covert facial recognition in prosopagnosia. *Neuropsychologia*, 27(7), 905-912.
760. Reppas, J.B., Dale, A.M., Sereno, M.I., & Tootell, R.B.H. (1996). La vision, une perception subjective. A la (re)découverte de la panoplie d'aires visuelles du cortex. *La Recherche*, 289, 52-56.
761. Reuter-Lorenz, P.A., & Brunn, J.L. (1990). A prelexical basis for letter-by-letter reading: A case study. *Cognitive Neuropsychology*, 7, 1-20.
762. Reuter-Lorenz, P.A., & Baynes, K. (1992). modes of lexical access in the

- callosotomized brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4(2), 155-164.
763. Reynolds, J.K., & Pezdek, K. (1992). Face recognition memory: The effects of exposure duration and encoding instruction. *Applied Cognitive Psychology*, 6, 279-292.
764. Rhodes, G. (1985). Lateralized processes in face recognition. *British Journal of Psychology*, 76, 249-271.
765. Rhodes, G., Brennan, S., & Carey, S. (1987). Identification and ratings of caricatures: Implications for mental representations of faces. *Cognitive Psychology*, 19, 473-497.
766. Rhodes, G. (1988). Looking at faces: First-order and second-order features as determinants of facial appearance. *Perception*, 17, 43-63.
767. Rhodes, G., Brake, S., Taylor, K., & Tan, S. (1989). Expertise and configural coding in face recognition. *British Journal of Psychology*, 80, 313-331.
768. Rhodes, G., & McLean, I.G. (1990). Distinctiveness and expertise effects with homogeneous stimuli: Towards a model of configural coding. *Perception*, 19, 773-794.
769. Rhodes, G., Ronke, K., & Tan, S. (1990). Asymmetries in face perception: Component processes, face specificity and expertise effects. *Cortex*, 26(1), 13-32.
770. Rhodes, G. (1993). Configural coding, expertise, and the right hemisphere advantage for face recognition. *Brain and Cognition*, 22, 19-41.
771. Rhodes, G., & Tremewan, T. (1994). Understanding face recognition: Caricature effects, inversion, and the homogeneity problem. *Visual Cognition*, 1(2), 275-311.
772. Rhodes, G. (1996). *Superportraits - Caricatures and recognition*. Hove: Erlbaum.
773. Riddoch, J. (1990). Neglect and the peripheral dyslexias. *Cognitive Neuropsychology*, 7, 369-389.
774. Riddoch, J., Humphreys, G., Cleton, P., & Fery, P. (1990). Interaction of attentional and lexical processes in neglect dyslexia. *Cognitive Neuropsychology*, 7, 479-517.
775. Riddoch, M.J., & Humphreys, G.W. (1987). A case of integrative visual agnosia. *Brain*, 110, 1431-1462.
776. Riddoch, M.J. (1990). Neglect and the peripheral dyslexia. *Cognitive Neuropsychology*, 7, 369-389.
777. Ritter, W., Simson, R., & Vaughan, H.G. (1983). Event-related potential correlates of two stages of information processing in physical and semantic discrimination tasks. *Psychophysiology*, 20(2), 168-179.
778. Ritter, W., Ford, J., Gaillard, A., Harter, R., Kutas, M., Näätänen, R., Polich, J., Renault, B., & Rohrbaugh, J. (1984). Cognition and ERPs: The relation of post-stimulus negative potentials and cognitive processes. *Annual New York Academic Science*, 425, 24-38.
779. Roberts, T., & Bruce, V. (1988). Feature salience in judgements of sex and familiarity of faces. *Perception*, 17, 475-481.
780. Robertson, L.C., & Palmer, S.E. (1983). Holistic processes in the perception and transformation of disoriented figures. *Journal of Experimental Psychology: Human*

Perception and Performance, 9, 203-214.

781. Robertson, L.C., & Delis, D.C. (1986). 'Part-whole' processing in unilateral brain damaged patients: Dysfunction of hierarchical organization. *Neuropsychologia*, 24, 363-370.
782. Robertson, L.C., Lamb, M.R., & Knight, R.T. (1988). Effects of lesions of temporo-parietal junction on perceptual and attentional processing in humans. *Journal of Neuroscience*, 8, 3757-3769.
783. Robertson, L.C., Egly, R., Lamb, M.R., & Kerth, L. (1993). Spatial attention and cuing to global and local levels of hierarchical structure. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 19(3), 471-487.
784. Robinson, D.L., & Rugg, M.D. (1988). Latencies of visually responsive neurons in various regions of the rhesus monkey brain and their relation to human visual responses. *Biological Psychology*, 26, 111-116.
785. Rock, I. (1973). *Orientation and form*. New York: Academic Press.
786. Rock, I. (1974). The perception of disoriented figures. *Scientific American*, 230, 78-85.
787. Rolls, E.T. (1984). Neurons in the cortex of the temporal lobe and in the amygdala of the monkey with responses selective for faces. *Human Neurobiology*, 3(4), 209-222.
788. Rolls, E.T., & Baylis, G.C. (1986). Size and contrast have only small effects on the responses to faces of neurons in the cortex of the superior temporal sulcus of the monkey. *Experimental Brain Research*, 65, 38-48.
789. Rolls, E.T., Baylis, G.C., Hasselmo, M.E., & Nalwa, V. (1989). The effect of learning on the face selective responses of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Experimental Brain Research*, 76, 153-164.
790. Rolls, E.T. (1992). Neurophysiological mechanisms underlying face processing within and beyond the temporal cortical visual areas. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B-Biological Science*, 335(1273), 11-20.
791. Rolls, E.T., Tovée, M.J., Purcell, D.G., Stewart, A.L., & Azzopardi, P. (1994). The responses of neurons in the temporal cortex of primates, and face identification and detection. *Experimental Brain Research*, 101(3), 473-484.
792. Rolls, E.T., & Tovée, M.J. (1994). Processing speed in the cerebral cortex and the neurophysiology of visual masking. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B-Biological Science*, 257, 9-15.
793. Rondot, P., & Tzavaras, A. (1969). La prosopagnosie après vingt années d'études cliniques et neuropsychologiques. *Journal de Psychologie Normale et Pathologique*, 66, 133-165.
794. Rosenfeld, S.A., & Van Hosen, G.W. (1979). Face recognition in the rhesus monkey. *Neuropsychologia*, 17, 503-509.
795. Rossion, B., Dricot, L., Devolder, A., Bodart, J.M., Crommelinck, M., De Gelder, B., & Zoontjes, R. (2000a). Hemispheric asymmetries for whole-based and part-based face processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(5), 793-802.

796. Rossion, B., Gauthier, I., Tarr, M.J., Despland, P., Bruyer, R., Linotte, S., & Crommelinck, M. (2000b). The N170 occipito-temporal component is delayed and enhanced to inverted faces but not to inverted objects: An electrophysiological account of face-specific processes in the human brain. *NeuroReport*, 11(1), 69-74.
797. Rowe, E.J. (1974). Depth of processing in a frequency judgment task. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 13, 638-643.
798. Rubens, A.B., & Kertesz, A. (1983). The localization of lesions in transcortical aphasias. In A. Kertesz (Ed.). *Localization in Neuropsychology* (pp. 245-268). New York: Academic Press.
799. Rudell, A.P., & Hua, J. (1995). Recognition potential latency and word image degradation. *Brain and Language*, 51, 229-241.
800. Rugg, M.D. (1983). The relationship between evoked potentials and lateral asymmetries of processing. In A.W.K. Gaillard & W. Ritter (Eds.). *Tutorials in ERP research: Endogenous components* (pp. 369-383). North-Holland: Publishing Company.
801. Rugg, M.D. (1987). Dissociation of semantic priming word and non-word repetition effects by event-related potentials. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 39A, 123-148.
802. Rugg, M.D., & Nagy, M.E. (1987). Lexical contribution to nonword-repetition effects: Evidence from event-related potentials. *Memory and Cognition*, 15, 473-481.
803. Rugg, M.D. (1990). Event-related potentials dissociate repetition effects on high- and low-frequency words. *Memory and Cognition*, 18, 367-379.
804. Rugg, M.D., & Doyle, M.C. (1994). Event-related potentials and stimulus repetition in direct and indirect tests of memory. In H.J. Heinze, T.F. Münte & G.R. Mangun (Eds.). *Cognitive electrophysiology* (pp. 124-148). Boston: Birkhäuser Press.
805. Rugg, M.D., Doyle, M.C., & Wells, T. (1995). Word and nonword repetition within- and across-modality: An event-related potential study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7, 209-227.
806. Rumelhart, D.E., & McClelland, J.L. (1986). *Parallel distributed processing: Explorations in the microstructure of cognition. Vol. 1. Foundations*. Boston: MIT Press.
807. Rumsey, J.M., Horwitz, B., Donohue, B.C., Nace, K., MAisog, J.M., & Andreason, P. (1997). Phonological and orthographic components of word recognition: A PET-rCBF study. *Brain*, 120(5), 739-759.
808. Rösler, F., Friederici, A.D., Pütz, P., & Hahne, A. (1993). Event-related brain potentials while encountering semantic and syntactic constraint violations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 345-362.
809. Saito, H., Yukie, M., Tanaka, K., Hikosaka, K., Fukada, Y., & Iwai, E. (1986). Integration of direction signals of image motion in the superior temporal sulcus of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 6, 145-157.
810. Saito, H., Tanaka, K., Fukumoto, M., & Fukada, Y. (1987). The inferior temporal cortex of the macaque monkey. II. The level of complexity in the integration of pattern information. *Society for Neuroscience Abstracts*, 13, 628.

-
811. Sakai, K., & Miyashita, Y. (1991). Neural organization for the long-term memory of paired associates. *Nature*, 354, 152-155.
812. Sakurai, Y., Momose, T., Iwata, M., Watanabe, T., Ishikawa, T., Takeda, K., & Kanazawa, I. (1992). Kanji word reading process analysed by positron emission tomography. *NeuroReport*, 3(5), 445-448.
813. Sakurai, Y., Momose, T., Iwata, M., Watanabe, T., Ishikawa, T., & Kanazawa, I. (1993). Semantic process in kana word reading: Activation studies with positron emission tomography. *NeuroReport*, 4(3), 327-330.
814. Sams, M., Hietanen, J.K., Hari, R., Ilmoniemi, R.J., & Lounasmaa, O.V. (1997). Face-specific responses from the human inferior occipito-temporal cortex. *Neuroscience*, 77(1), 49-55.
815. Sarfarazi, M., Cave, B., Richardson, A., Behan, J., & Sedgwick, E.M. (1999). Visual event-related potentials modulated by contextually relevant and irrelevant olfactory primes. *Chemistry and Senses*, 24(2), 145-154.
816. Scapinello, K.F., & Yarmey, A.D. (1970). The role of familiarity and orientation in immediate and delayed recognition of pictorial stimuli. *Psychonomic Science*, 21, 329-331.
817. Schendan, H.E., Ganis, G., & Kutas, M. (1998). Neurophysiological evidence for visual perceptual categorization of words and faces within 150 ms. *Psychophysiology*, 35(3), 240-251.
818. Schiller, P.H., & Lee, K.M. (1991). The role of the primate extrastriate area V4 in vision. *Science*, 251, 1251-1253.
819. Schroeder, C.E., & Givre, S.J. (1991). Temporal organization of the visual system in the awake macaque. *Society of Neurosciences Abstract*, 17, 1568.
820. Schwartz, E.L., Desimone, R., Albright, T.D., & Gross, C.G. (1983). Shape recognition and inferior temporal neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 80, 5776-5778.
821. Schwartz, M.F., Saffran, E.M., & MARin, O.S.M. (1980). Fractionating the reading process in dementia: Evidence for word-specific point-to-sound associations. In M. Coltheart, K.E. Patterson & J.C. MARshall (Eds.). *Deep dyslexia* (pp. 259-269). London: Routledge and Kegan Paul.
822. Schweich, M., & Bruyer, R. (1993). Heterogeneity in the cognitive manifestations of prosopagnosia : The study of a group of single cases. *Cognitive Neuropsychology*, 10(6), 529-547.
823. Schweiger, A., Zaidel, E., & Dobkin, B. (1989). Right hemisphere contribution to lexical access in an aphasic with deep dyslexia. *Brain and Language*, 37, 73-89.
824. Schweinberger, S.R., Sommer, W., & Stiller, R.M. (1994). Event-related potentials and models of performance asymmetries in face and word recognition. *Neuropsychologia*, 32(2), 175-191.
825. Schweinberger, S.R., & Sommer, W. (1991). Contributions of stimulus encoding and memory search to right hemisphere superiority in face recognition: Behavioural and electrophysiological evidence. *Neuropsychologia*, 29, 389-413.
826. Seeck, M., Heusser, E., & Grüsser, O.J. (1989). Components of visual evoked

- potentials responsive to silhouettes of persons or hands. *Society of Neuroscience Abstract*, 15, 120.
827. Seeck, M., Fuhry, L., & Grüsser, O.J. (1990). Item-related visual evoked potentials in the human EEG when human faces, objects with 'physiognomic' components and 'neutral' objects served as stimuli. In *Abstracts, EBBS Workshop 'Cognitive Neuroscience'* (pp. 90). Padua.
828. Seeck, M., Mainwaring, N., Ives, J., Blume, H., Dubuisson, D., Cosgrove, R., Mesulam, M.M., & Schomer, D.L. (1993). Differential neural activity in the human temporal lobe evoked by faces of family members and friends. *Annals of Neurology*, 34(3), 369-372.
829. Seeck, M., Schomer, D., Mainwaring, N., Ives, J., Dubuisson, D., Blume, H., Cosgrove, R., Ransil, B.J., & Mesulam, M.M. (1995). Selectively distributed processing of visual object recognition in the temporal and frontal lobes of the human brain. *Annals of Neurology*, 37(4), 538-545.
830. Seeck, M., Mainwaring, N., Cosgrove, R., Blume, H., Dubuisson, D., Mesulam, M.M., & Schomer, D.L. (1997a). Neurophysiologic correlates of implicit face memory in intracranial visual evoked potentials. *Neurology*, 49, 1312-1316.
831. Seeck, M., Michel, C.M., Mainwaring, N., Cosgrove, R., Blume, H., Ives, J., Landis, T., & Schomer, D.L. (1997b). Evidence for rapid face recognition from human scalp and intracranial electrodes. *NeuroReport*, 8, 2749-2754.
832. Seeck, M., & Grüsser, O.J. (1992). Category-related components in visual evoked potentials: Photographs of faces persons, flowers and tools as stimuli. *Experimental Brain Research*, 92(2), 338-349.
833. Seidenberg, M.S., & McClelland, J.L. (1989). A distributed, developmental model of word and naming. *Psychological Review*, 96, 528-568.
834. Selnes, O.A., Knopman, D.S., Niccum, N., & Rubens, A.B. (1985). The critical role of Wernicke's area in sentence repetition. *Annals of Neurology*, 17, 549-557.
835. Sereno, M.I., Dale, A.M., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Belliveau, J.W., Brady, T.J., Rosen, B.R., & Tootell, R.B.H. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, 268, 889-893.
836. Sergent, J., & Bindra, D. (1981). Differential hemispheric processing of faces: Methodological considerations and reinterpretation. *Psychological Bulletin*, 89(3), 541-554.
837. Sergent, J. (1982). About face: Left-hemisphere involvement in processing physiognomies. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 8, 1-14.
838. Sergent, J. (1984a). An investigation into component and configural processes underlying face perception. *British Journal of Psychology*, 75, 221-242.
839. Sergent, J. (1984b). Configural processing of faces in the left and right cerebral hemispheres. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 10, 554-572.
840. Sergent, J. (1989). Structural processing of faces. In A.W. Young & H.D. Ellis (Eds.). *Handbook of research on face processing* (pp. 57-92). Amsterdam: Elsevier

Science Publishers.

841. Sergent, J., Ohta, S., & McDonald, B. (1992a). Functional neuroanatomy of face and object processing. *Brain*, 115, 15-36.
842. Sergent, J., & Signoret, J.L. (1992a). Varieties of functional deficits in prosopagnosia. *Cerebral Cortex*, 2(5), 375-388.
843. Sergent, J., & Signoret, J.L. (1992b). Implicit access to knowledge derived from unrecognized faces in prosopagnosia. *Cerebral Cortex*, 2, 389-400.
844. Sergent, J., Zuck, E., Lévesque, M., & MacDonald, B. (1992b). Positron emission tomography study of letter and object processing: Empirical findings and methodological considerations. *Cerebral Cortex*, 2, 68-80.
845. Sergent, J. (1994a). Cognitive and neural structures in face processing. In A.Kertesz (Ed.). *Localization and neuroimaging in neuropsychology* (pp. 473-494). San Diego: Academic Press.
846. Sergent, J. (1994b). Spécialisation fonctionnelle et coopération des hémisphères cérébraux. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.). *Neuropsychologie humaine* (pp. 105-125). Liège: Mardaga.
847. Sergent, J. (1994c). La mémoire des visages. *La Recherche*, 25(267), 792-797.
848. Sergent, J., MacDonald, B., & Zuck, E. (1994). Structural and functional organization of knowledge about faces and proper names: A positron emission tomography study. In C. Umiltà & M. Moscovitch (Eds.). *Attention and Performance XV*. Cambridge: MIT Press.
849. Sergent, J., & Villemure, J.G. (1989). Prosopagnosia in a right hemispherectomized patient. *Brain*, 112(4), 975-995.
850. Sergent, J., & Poncet, M. (1990). From covert to overt recognition of faces in a prosopagnosic patient. *Brain*, 113(4), 989-1004.
851. Seron, X. (1993). *La neuropsychologie cognitive*. Paris: PUF.
852. Seymour, P.H.K. (1973). A model for reading, naming and comparison. *British Journal of Psychology*, 64, 35-49.
853. Seymour, P.H.K. (1979). *Human visual cognition*. London: Collier MacMillan.
854. Shallice, T., & Warrington, E.K. (1975). Word recognition in a phonemic dyslexic patient. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 27, 187-200.
855. Shallice, T. (1988). *From neuropsychology to mental structure*. Cambridge: Cambridge University Press.
856. Shaywitz, B.A., Shaywitz, S.E., Pugh, K.R., Constable, R.D., Skudlarski, P., Fulbright, R.K., Bronen, R.A., Fletcher, J.M., Shankweiler, D.P., Katz, L., & Gore, J.C. (1995). Sex differences in the functional organization of the brain for language. *Nature*, 373(6515), 607-609.
857. Shepard, R.N., & Metzler, J. (1971). Mental rotation of three dimensional objects. *Science*, 171, 701-703.
858. Sheperd, J.W., Deregowski, J.B., & Ellis, H.D. (1974). A cross-cultural study of recognition memory for faces. *International Journal of Psychology*, 9, 205-211.
859. Sheperd, J.W., & Deregowski, J.B. (1981). Races and faces - A comparison of the

- responses of African and Europeans to faces of the same and different races. *British Journal of Psychology*, 20, 125-133.
860. Sheperd, J.W., Gibling, F., & Ellis, H.D. (1991). The effects of distinctiveness, presentation time and delay on face recognition. *European Journal of Cognitive Psychology*, 3, 137-146.
861. Shepherd, J.W., Davies, G.M., & Ellis, H.D. (1981). Studies of cues saliency. In G. Davies, H. Ellis & J. Shepherd (Eds.). *Perceiving and remembering faces* (pp. 105-131). London: Academic Press.
862. Shipp, S., & Zeki, S. (1985). Segregation of pathways leading from area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. *Nature*, 315, 322-325.
863. Sidtis, J.J., Volpe, B.T., Wilson, D.H., & Gazzaniga, M.S. (1981a). Cognitive interaction after staged callosal section: Evidence for transfer of semantic activation. *Science*, 212, 344-346.
864. Sidtis, J.J., Volpe, B.T., Wilson, D.H., Rayport, M., & Gazzaniga, M.S. (1981b). Variability in right hemisphere language function after callosal section: Evidence for a continuum of generative capacity. *Journal of Neuroscience*, 1, 323-331.
865. Signoret, J.L. (1986). Visual agnosia for objects. In K. Poeck, H.J. Freund & H. Gänshirt (Eds.). *Handbook of neurology* (pp. 171-178). Berlin: Springer-Verlag.
866. Silverman, I.E., Grossman, M., Galetta, S.L., Liu, G.T., Rosenquist, A.C., & Alavi, A.C. (1995). Understanding human visual cortex: The role of functional imaging. *Neuropsychiatry Neuropsychology and Behavioral Neurology*, 8(4), 241-254.
867. Simons, J.S., Graham, K.S., Owen, A.M., Patterson, K., & Hodges, J.R. (2001). Perceptual and semantic components of memory for objects and faces: A PET study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(4), 430-443.
868. Simson, R., Vaughan, H.G., & Ritter, W. (1976). The scalp topography of potentials associated with missing visual or auditory stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 40, 33-42.
869. Simson, R., Vaughan, H.G., & Ritter, W. (1977). The scalp topography of potentials in auditory and visual discrimination tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 42, 528-535.
870. Siéoff, E., Pollatsek, A., & Posner, M.I. (1988). Recognition of visual letter strings following injury to the posterior visual spatial attention system. *Cognitive Neuropsychology*, 5, 427-449.
871. Siéoff, E. (1990). Héminégligence, langage et asymétrie cérébrale : Données récentes. *L'Année Psychologique*, 90, 67-91.
872. Siéoff, E. (1991a). Les mécanismes attentionnels. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.). *Neuropsychologie humaine* (pp. 127-151). Liège: Pierre Mardaga.
873. Siéoff, E. (1991b). Perception of visual letter strings in a case of left neglect : Manipulation of the word form. *Brain and Language*, 41, 565-589.
874. Siéoff, E. (1995). Attention et perception. In M. Jezierski (Ed.). *Perception et agnosies* (pp. 101-115). Louvain-la-Neuve: DeBoeck-Université.
875. Skrandies, W. (1998). Evoked potential correlates of semantic meaning: A brain mapping study. *Brain Research and Cognition*, 6(3), 173-183.

-
876. Small, S.L., Noll, D.C., Perfetti, C.A., & Hlustik, P. (1996). Localizing the lexicon for reading aloud: Replication of a PET study using fMRI. *NeuroReport*, 7(4), 961-965.
877. Smith, E.E., & Nielsen, G.D. (1970). Representations and retrieval processes in short-term memory: Recognition and recall for faces. *Journal of Experimental Psychology*, 85, 397-405.
878. Smith, M.E., & Halgren, E. (1987). Event-related potentials elicited by familiar and unfamiliar faces. In R. Johnson, J.W. Rohrbaugh & R. Parasuraman (Eds.). *Current trends in event-related potential research, EEG suppl. 40*. New York: Elsevier.
879. Smith, M.E., & Halgren, E. (1989). Dissociation of recognition memory components following temporal lobe lesions. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 15, 50-60.
880. Snowling, M., Stackhouse, J., & Rack, J. (1986). Phonological dyslexia and dysgraphia : A developmental analysis. *Cognitive Neuropsychology*, 3, 309-339.
881. Snyder, A.Z., Abdullaev, Y.G., Posner, M.I., & Raichle, M.E. (1995). Scalp electrical potentials reflect regional cerebral blood flow responses during processing of written words. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 92(5), 1689-1693.
882. Sobotka, S., Pizlo, Z., & Budohoska, W. (1984). Hemispheric differences in evoked potentials to pictures of faces in the left and right visual field. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 58, 441-453.
883. Sommer, W., Schweinberger, S.R., & MAtt, J. (1991). Human brain potential correlates of face encoding into memory. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 79(6), 457-463.
884. Sperling, G. (1960). The information available in brief visual presentations. *Psychological Monographs*, 74(498),
885. Sprengelmeyer, R., Young, A.W., Calder, A.J., Karnat, A., Lange, H., Hömberg, V., Perrett, D.I., & Rowland, D. (1996). Loss of disgust - Perception of faces and emotions in Huntington's disease. *Brain*, 119(5), 1647-1665.
886. Srebro, R. (1985a). Localization of visually evoked cortical activity in humans. *Journal of Physiology of London*, 360, 233-246.
887. Srebro, R. (1985b). Localization of cortical activity associated with visual recognition in humans. *Journal of Physiology of London*, 360, 247-259.
888. St.John, R.C. (1981). Lateral asymmetry in face perception. *Canadian Journal of Psychology*, 35, 213-223.
889. Standage, G.P., & Benevento, L.A. (1983). The organization of connections between the pulvinar and visual area MT in the macaque monkey. *Brain Research*, 262(2), 288-294.
890. Steinhauer, K., Alter, K., & Friederici, A.D. (1999). Brain potentials indicate immediate use of prosodic cues in natural speech processing. *Nature Neuroscience*, 2(2), 191-196.
891. Stevenage, S.V. (1995a). Demonstration of a caricature advantage in children. *Current Psychology of Cognition*, 14(4), 325-341.
892. Stevenage, S.V. (1995b). Can caricatures really produce distinctiveness effects?

- British Journal of Psychology*, 86, 127-146.
893. Stoerig, P., & Cowey, A. (1989). Wavelength sensitivity in blindsight. *Nature*, 342, 916-917.
894. Stromswold, K., Caplan, D., Alpert, N., & Rauch, S. (1996). Localization of syntactic comprehension by positron emission tomography. *Brain and Language*, 52, 452-473.
895. Stuss, D.T., Sarazin, F.F., Leech, E.E., & Picton, T.W. (1983). Event-related potentials during naming and mental rotation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 56, 133-146.
896. Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S., & Kawano, K. (1999). Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature*, 400, 869-873.
897. Sugiura, M., Kawashima, R., Nakamura, K., Sato, N., Nakamura, A., Kato, T., Hatano, K., Schormann, T., Zilles, K., Sato, K., Ito, K., & Fukuda, H. (2001). Activation reduction in anterior temporal cortices during repeated recognition of faces of personal acquaintances. *NeuroImage*, 13, 877-890.
898. Suzuki, K., Nomura, H., Yamadori, A., Nakasato, N., & Takase, S. (1997). 'Associative' visual agnosia for objects, pictures, faces and letters with altitudinal hemianopia. *Clinical Neurology*, 37(1), 31-36.
899. Suzuki, S., & Cavanagh, P. (1995). Facial organization blocks access to low-level features: An object inferiority effect. *Journal of Experimental Psychology*, 21, 901-913.
900. Swithenby, S.J., Bailey, A.J., Brautigam, S., Josephs, O.E., Jousmaki, V., & Tesche, C.D. (1998). Neural processing of human faces: A magnetoencephalographic study. *Experimental Brain Research*, 118(4), 501-510.
901. Séverac Cauquil, A., Edmonds, G.E., & Taylor, M.J. (2000). Is the face-sensitive N170 the only ERP not affected by selective attention? *NeuroReport*, 11(10), 2167-2171.
902. Söderfeldt, B., Ingvar, M., Ronnberg, J., Eriksson, L., Serrander, M., & Stone-Elander, S. (1997). Signed and spoken language perception studied by positron emission tomography. *Neurology*, 49(1), 82-87.
903. Tallon-Baudry, C. (1997). *Rôle des oscillations 40 Hz dans l'intégration de l'information visuelle: Etude électro- et magnéto-encéphalographique*. Université Claude Bernard, Lyon.
904. Tanaka, J., Luu, P., Weisbrod, M., & Keifer, M. (1999). Tracking the time course of object categorization using event-related potentials. *NeuroReport*, 10(4), 829-835.
905. Tanaka, J.W., & Farah, M.J. (1991). Second-order relational properties and the inversion effect: Testing a theory of face perception. *Perception and Psychophysics*, 50, 367-372.
906. Tanaka, J.W., & Farah, M.J. (1993). Parts and wholes in face recognition. *Quarterly Journal of Experimental Psychology: Human Experimental Psychology*, 46A, 225-245.
907. Tanaka, J.W., & Simon, V.B. (1996). Caricature recognition in a neural network.

- Visual Cognition*, 3(4), 305-324.
908. Tanaka, J.W., & Gauthier, I. (1997). Expertise in object and face recognition. In R.L. Goldstone, P.G. Schyns & D.L. Medin (Eds.). *Psychology of learning and motivation* (pp. 83-125). San Diego: Academic Press.
909. Tanaka, K., Saito, H.A., Fukada, Y., & Moriya, M. (1991). Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 66(1), 170-189.
910. Tanaka, K. (1993). Neural mechanisms of object recognition. *Science*, 262, 685-688.
911. Tanaka, K. (1996). Inferotemporal cortex and object vision. *Annual Review of Neuroscience*, 19, 109-139.
912. Taylor, M.J., McCarthy, G., Saliba, E., & Degiovanni, E. (1999). ERP evidence of developmental changes in processing of faces. *Clinical Neurophysiology*, 110, 910-915.
913. Thierry, G., Doyon, B., & Démonet, J.F. (1998). ERP mapping in phonological and lexical semantic monitoring tasks: A study complementing previous PET results. *NeuroImage*, 8(4), 391-408.
914. Thomas, E., Van Hulle, M.M., & Vogels, R. (2001). Encoding of categories by noncategory-specific neurons in the inferior temporal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(2), 190-200.
915. Thorpe, S. (1994). Les mécanismes de prise d'information : Modèles de traitement de l'information. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.). *Neuropsychologie humaine* (pp. 153-178). Liège: MARDAGA.
916. Thorpe, S. (1995). La reconnaissance visuelle: de la rétine au cortex inférotemporal. *Revue de Neuropsychologie*, 5(4), 389-410.
917. Thorpe, S., Fize, D., & MARlot, C. (1996). Speed of processing in the human visual system. *Nature*, 381, 520-522.
918. Tiberghien, G. (1981). Psychologie cognitive de la mémoire humaine. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.). *Neuropsychologie humaine* (pp. 255-316). Liège: MARDAGA.
919. Tippett, L.J., Miller, L.A., & Farah, M.J. (2000). Prosopamnesia: A selective impairment in face learning. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1/2/3), 241-255.
920. Tomonaga, M., Itakura, S., & MATsuzawa, T. (1993). Superiority of conspecific faces and reduced inversion effect in face perception by a chimpanzee. *Folia Primatologia*, 61, 110-114.
921. Tomonaga, M. (1994). How laboratory-raised Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) perceive rotated photographs of monkeys: Evidence of an inversion effect in face perception. *Primates*, 35, 155-165.
922. Tong, F., Nakayama, K., Moscovitch, M., Weinrib, O., & Kanwisher, N. (2000). Response properties of the human fusiform face area. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1/2/3), 257-279.
923. Tootell, R.B., Dale, A.M., Sereno, M.I., & MALach, R. (1996). New images from human visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 19(11), 481-489.
924. Tovée, M.J., Rolls, E.T., Treves, A., & Bellis, R.P. (1993). Information encoding

- and the responses of single neurons in the primate temporal visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 70(2), 640-654.
925. Tovée, M.J., Rolls, E.T., & Ramachandran, V.S. (1996). Rapid visual learning in neurons of the primate temporal visual cortex. *NeuroReport*, 7, 2757-2760.
926. Tovée, M.J. (1998a). Is face processing special? *Neuron*, 21, 1239-1242.
927. Tovée, M.J. (1998b). Face processing: getting by with a little help from its friends. *Current Biology*, 8(9), 317-320.
928. Tovée, M.J., & Rolls, E.T. (1995). Information encoding in short firing rate epochs by single neurons in the primate temporal visual cortex. *Visual Cognition*, 2(1), 35-58.
929. Tramo, M.J., Reuter-Lorenz, P.A., & Gazzaniga, M.S. (1989). Pure alexia: Cognitive and anatomic correlates. *Annals of Neurology*, 26, 126.
930. Tranel, D., Damasio, A.R., & Damasio, H. (1988). Intact recognition of facial exPRession, gender, and age in patients with impaired recognition of face identity. *Neurology*, 38, 690-696.
931. Tranel, D., Damasio, H., & Damasio, A.R. (1995). Double dissociation between overt and covert face recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7(4), 425-432.
932. Tranel, D., & Damasio, A.R. (1985). Knowledge without awareness: An autonomic index of facial recognition by prosopagnosics. *Science*, 228(4706), 1453-1454.
933. Treisman, A., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12, 97-136.
934. Treisman, A., & Sato, S. (1990). Conjunction search revisited. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 16, 459-478.
935. Tzavaras, A., Hécaen, H., & LeBras, B. (1970). Le problème de la spécificité du déficit de la reconnaissance du visage humain lors des lésions hémisphériques unilatérales. *Neuropsychologia*, 8, 403-416.
936. Tzourio, N., Nkanga-Ngila, B., & MAzoyer, B. (1998). Left planum temporale surface correlates with functional dominance during story listening. *NeuroReport*, 9(5), 829-833.
937. Ungerleider, L.G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In D.J. Ingle, M.A. Goodale & R.J.W. MAAnsfield (Eds.). *Analysis of visual behavior* (pp. 549-586). Cambridge, MA: MIT Press.
938. Valentine, T., & Bruce, V. (1986). The effect of race, inversion and encoding activity upon face recognition. *Acta Psychologica*, 61, 259-273.
939. Valentine, T. (1988). Upside-down faces: A review of the effects of inversion upon face recognition. *British Journal of Psychology*, 79, 471-491.
940. Valentine, T., & Bruce, V. (1988). Mental rotation of faces. *Memory and Cognition*, 16, 556-566.
941. Valentine, T. (1991). A unified account of the effects of distinctiveness, inversion, and race in face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 43A, 161-204.
942. Valentine, T., & Bruce, V. (1986). The effects of distinctiveness in recognizing and classifying faces. *Perception*, 15, 525-535.

-
943. Van Essen, D.C. (1979). Visual areas of the mammalian cerebral cortex. *Annual Review of Neurosciences*, 2, 227-263.
944. Van Essen, D.C., Newsome, W.T., & Bixby, J.L. (1982). The pattern of interhemispheric connections and its relationship to extrastriate visual areas in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 2, 265-283.
945. Van Essen, D.C., & MAunsell, J.H.R. (1983). Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. *Trends in Neuroscience*, 9, 370-375.
946. Van Kleeck, M.H. (1989). Hemispheric differences in global versus local processing of hierarchical visual stimuli by normal subjects: New data and a meta-analysis of previous studies. *Neuropsychologia*, 27, 1165-1178.
947. Van Petten, C., & Kutas, M. (1991). Influences of semantic and syntactic context on open- and closed-class words. *Memory and Cognition*, 19(1), 95-112.
948. Van Petten, C. (1993). A comparison of lexical and sentence-level context effects in event-related potentials. *Language and Cognitive Processes*, 8, 485-531.
949. Van Petten, C. (1995). Words and sentences: Event-related brain potential measures. *Psychophysiology*, 32(6), 511-525.
950. Van Petten, C., & Rheinfelder, H. (1995). Conceptual relationships between spoken words and environmental sounds: Event-related brain potential measures. *Neuropsychologia*, 33(4), 485-508.
951. Van Petten, C., Coulson, S., Rubin, S., Plante, E., & Parks, M. (1999). Time course of word identification and semantic integration in spoken language. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 25, 394-417.
952. Van Santen, J.P.H., & Jonides, J. (1978). A replication of the face-superiority effect. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 12, 378-380.
953. Vandenberghe, R., Price, C., Wise, R., Joseph, O., & Frackowiak, R.S.J. (1996). Functional anatomy of a common semantic system for words and pictures. *Nature*, 383, 254-256.
954. Vanier, M., & Caplan, D. (1985). CT scan correlates of surface dyslexia. In K.E. Patterson, J.C. Marshall & M. Coltheart (Eds.). *Surface dyslexia: Neuropsychological and cognitive studies of phonological reading* (pp. 511-525). London: Lawrence Erlbaum.
955. VanRullen, R., & Thorpe, S.J. (2001). The time course of visual processing: From early perception to decision-making. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(4), 454-461.
956. Vecera, S.P., & Johnson, M.H. (1995). Gaze detection and the cortical processing of faces: Evidence from infants and adults. *Visual Cognition*, 2(1), 59-87.
957. Verleger, R., Jaskowski, P., & Wauschkuhn, B. (1994). Suspense and surprise: On the relationship between expectancies and P3. *Psychophysiology*, 31, 359-369.
958. Vermeire, B.A., & Hamilton, C.R. (1998). Inversion effect for faces in split-brain monkeys. *Neuropsychologia*, 36(10), 1003-1014.
959. Vignal, J.P., Chauvel, P., & Halgren, E. (2000). Localised face processing by the human prefrontal cortex : Stimulation-evoked hallucinations of faces. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 281-291.

960. Vogel, E.K., & Luck, S.J. (2000). The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology*, 37, 190-203.
961. Vogels, R., & Orban, G. (1996). Coding of stimulus invariance by inferior temporal neurons. *Progress in Brain Research*, 112, 195-211.
962. Vogels, R. (1999a). Effect of image scrambling on inferior temporal cortical responses. *NeuroReport*, 10(9), 1811-1816.
963. Vogels, R. (1999b). Categorization of complex visual images by rhesus monkeys. Part 2: single-cell study. *European Journal of Neuroscience*, 11, 1239-1255.
964. Wachsmuth, E., Oram, M.W., & Perrett, D.I. (1994). Recognition of objects and their component parts: Responses of single units in the temporal cortex of the macaque. *Cerebral Cortex*, 4(5), 509-522.
965. Wagner, A.D., Desmond, J.E., Demb, J.B., Glover, G.H., & Gabrieli, J.D.E. (1997). Semantic repetition priming for verbal and pictorial knowledge: A functional MRI study of left inferior prefrontal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(6), 714-726.
966. Walker-Smith, G.J. (1978). The effects of delay and exposure duration in a face recognition task. *Perception and Psychophysics*, 24, 63-70.
967. Wallace, M.A., & Farah, M.J. (1992). Savings in relearning face-name associations as evidence for "covert recognition" in prosopagnosia. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4(2), 150-154.
968. Warren, C., & Morton, J. (1982). The effects of priming on picture recognition. *British Journal of Psychology*, 73, 117-129.
969. Warrington, E.K. (1975). The selective impairment of semantic memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 27, 635-657.
970. Warrington, E.K., & Shallice, T. (1980). Word-form dyslexia. *Brain*, 103, 99-112.
971. Warrington, E.K. (1982). Neurophysiological studies of object recognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 298, 15-33.
972. Warrington, E.K., & McCarthy, R.A. (1983). Category specific access dysphasia. *Brain*, 106, 859-878.
973. Warrington, E.K., & Shallice, T. (1984). Category specific semantic impairments. *Brain*, 107, 829-854.
974. Warrington, E.K., & James, M. (1967). An experimental investigation of facial recognition in patients with unilateral cerebral lesions. *Cortex*, 3, 317-326.
975. Warrington, E.K., & Ackroyd, C. (1975). The effect of orienting tasks on recognition memory. *Memory and Cognition*, 3, 140-142.
976. Wastell, D.G., & Kleinman, D. (1980). Evoked potential correlates of visual selective attention. *Acta Psychologica*, 46, 129-140.
977. Watkins, M.J. (1974). Concept and measurement of primary memory. *Psychological Bulletin*, 81, 695-711.
978. Waugh, N.C., & Norman, D.A. (1965). Primary memory. *Psychological Review*, 72, 89-104.
979. Webster, M.J., Bachevalier, J., & Ungerleider, L.G. (1993). Subcortical connections of inferior temporal areas TE and TEO in macaque monkeys. *Journal of*

- Computational Neurology*, 335, 73-91.
980. Weiskrantz, L. (1996). Blindsight revisited. *Current Opinion of Neurobiology*, 6, 215-220.
981. Weisstein, N., & Harris, C.S. (1974). Visual detection of line segments: An object-superiority effect. *Science*, 186, 752-755.
982. Weisstein, N., Williams, M.C., & Harris, C.S. (1982). Depth, connectedness, and structural relevance in the object-superiority effect: Line segments are harder to see in flatter patterns. *Perception*, 11, 5-17.
983. Wells, G.L., & Hryciw, B. (1984). Memory for faces: Encoding and retrieval operations. *Memory and Cognition*, 12, 338-344.
984. Werker, J.F., & Tees, R.C. (1984). Cross-language speech perception: Evidence for perceptual reorganization during the first year of life. *Infant Behavior and Development*, 7, 49-63.
985. Whalen, P.J., Rauch, S.L., Etcoff, N.L., McInerney, S.C., Lee, M.B., & Jenike, M.A. (1998). MAsked presentations of emotional facial exPress.ions modulate amygdala activity without explicit knowledge. *The Journal of Neuroscience*, 18(1), 411-418.
986. Whitely, A.M., & Warrington, E.K. (1977). Prosopagnosia: A clinical, psychological, and anatomical study of three patients. *Journal of Neurosurgery and Psychiatry*, 40, 395-403.
987. Wilson, F.A., O Scalaidhe, S.P., & Goldman-Rakic, P.S. (1993a). Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science*, 260, 1955-1958.
988. Wilson, F.A.W., O Scalaidhe, S.P.O., & Goldman-Rakic, P.S. (1993b). Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science*, 260, 1955-1958.
989. Winograd, E. (1976). Recognition memory for faces following nine different judgements. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 8, 419-421.
990. Winograd, E. (1981). Elaboration and distinctiveness in memory for faces. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 7, 181-190.
991. Wise, E., Hadar, U., Howard, D., & Patterson, K. (1991a). Language activation studies with positron emission tomography. In K. Patterson (Ed.). *Exploring brain functional anatomy with positron emission tomography* (pp. 218-234). Chichester: Wiley.
992. Wise, R., Chollet, F., Hadar, U., Friston, K., Hoffner, E., & Frackowiak, R. (1991b). Distribution of cortical neural networks involved in word comprehension and word retrieval. *Brain*, 114, 1803-1817.
993. Wiser, A.K., Andreasen, N.C., O'Leary, D.S., Crespo-Facorro, B., Boles-Ponto, L.L., Watkins, L., & Hichwa, R.D. (2000). Novel vs. well-learned memory for faces: A positron emission tomography study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(2), 255-266.
994. Witelson, S.F. (1983). Bumps on the brain : Right-left anatomic asymmetry as a key to functional asymmetry. In S. Segalowitz (Ed.). *Language functions and brain organization* (pp. 117-143). New York: Academic Press.

995. Wolfe, J.M., & Bennett, S.C. (1997). Preattentive object files: Shapeless bundles of basic features. *Vision Research*, 37(1), 25-43.
996. Wood, G. (1976). Mémoire et traitement sémantique. *Bulletin de Psychologie*, Numéro spécial, 143-150.
997. Wright, A.A., & Roberts, W.A. (1996). Monkey and human face perception: Inversion effects for human faces but not for monkey faces or scenes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8(3), 278-290.
998. Yamane, S., Komatsu, H., Kaji, S., & Moriya, M. (1990). Neural activity in the inferotemporal cortex of monkeys during a face discrimination task. In E. Iwai & M. Mishkin (Eds.). *Vision, memory and the temporal lobe*. New York: Elsevier.
999. Yarmey, A.D. (1970). Recognition memory for familiar 'public' faces: Effects of orientation and delay. *Psychonomic Science*, 24, 286-288.
1000. Yin, R.K. (1969). Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology*, 81, 141-145.
1001. Yin, R.K. (1970). Face recognition by brain-injured patients: A dissociable ability? *Neuropsychologia*, 8, 395-402.
1002. Yoneda, K., Sekimoto, S., Yumoto, M., & Sugishita, M. (1995). The early component of the visual evoked magnetic field. *NeuroReport*, 6(5), 797-800.
1003. Young, A., & De Haan, E.H.F. (1988). Boundaries of covert recognition in prosopagnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 5, 317-336.
1004. Young, A.W. (1984). Right cerebral hemisphere superiority for recognising the internal and external features of famous faces. *British Journal of Psychology*, 75, 161-169.
1005. Young, A.W., Hay, D.C., & McWeeny, K.H. (1985). Right cerebral hemisphere superiority for constructing facial representations. *Neuropsychologia*, 23, 195-202.
1006. Young, A.W., Hellawell, D., & Hay, D.C. (1987). Configurational information in face perception. *Perception*, 16, 747-759.
1007. Young, A.W., Hellawell, D., & De Haan, E.H.F. (1988). Cross-domain semantic priming in normal subjects and a prosopagnosic patient. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 40A, 561-580.
1008. Young, A.W., & Ellis, H.D. (1989). Childhood prosopagnosia. *Brain and Cognition*, 9, 16-47.
1009. Young, A.W., Newcombe, F., De Haan, E.H.F., Small, M., & Hay, D.C. (1993). Face perception after brain injury. Selective impairments affecting identity and expression. *Brain*, 116(4), 941-959.
1010. Young, A.W. (1994). Covert recognition. In M.J. Farah & G. Ratcliff (Eds.). *The neuropsychology of high-level vision* (pp. 331-358). Hillsdale: Lawrence Erlbaum.
1011. Young, A.W., Hellawell, D.J., Van De Wal, C., & Johnson, M. (1996). Facial expression processing after amygdalotomy. *Neuropsychologia*, 34(1), 31-39.
1012. Young, M.P., & Yamane, S. (1992). Sparse population coding of faces in the inferotemporal cortex. *Science*, 256(5061), 1327-1331.
1013. Yukie, M., & Iwai, E. (1981). Direct projection from the dorsal lateral geniculate

- nucleus to the prestriate cortex in macaque monkeys. *Journal of Computational Neurology*, 201, 81-97.
1014. Zaidel, E. (1978). Lexical organization in the right hemisphere. In P. Buser & A. Rougel-Buser (Eds.). *Cerebral correlates of conscious experience* (pp. 177-197). Amsterdam: Elsevier.
1015. Zaidel, E. (1990). Language functions in the two hemispheres following complete cerebral commissurotomy and hemispherectomy. In F. Boller & J. Grafman (Eds.). *Handbook of neuropsychology* (pp. 115-150). Amsterdam: Elsevier.
1016. Zatorre, R.J., Evans, A.C., Meyer, E., & Gjedde, A. (1992). Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing. *Science*, 256(5058), 846-849.
1017. Zatorre, R.J., Meyer, E., Gjedde, A., & Evans, A.C. (1996). PET studies of phonetic processing of speech: Review, replication, and reanalysis. *Cerebral Cortex*, 6, 21-30.
1018. Zeki, S., & Shipp, S. (1988). The functional logic of cortical connections. *Nature*, 335, 311-317.
1019. Zeki, S. (1990). A century of cerebral achromatopsia. *Brain*, 113, 1721-1777.
1020. Zeki, S. (1991). Cerebral akinetopsia (visual motion blindness): A review. *Brain*, 114, 811-824.
1021. Zeki, S., Watson, J.D.G., Lueck, C.J., Friston, K.J., Kennard, C., & Frackowiak, R.S.J. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 11, 641-649.
1022. Zesiger, P., & de Partz, M.P. (1994). Perturbations du langage écrit : les dyslexies et les dysgraphies. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.). *Neuropsychologie humaine* (pp. 419-437). Liège: MARDAGA.
1023. Zilles, K. (1996). Pour un nouveau découpage du cortex. *La Recherche*, 289, 46-48.
1024. Üllman, S. (1996). *High level vision*. Cambridge, MA and London, England: MIT Press.