

Anatomie des émotions

■ F. Staub, L. Bruggimann, P. Magistretti, J. Bogousslavsky

Service de neurologie, CHUV, Lausanne

Summary

Staub F, Bruggimann L, Magistretti P, Bogousslavsky J. [Anatomy of emotions.] Schweiz Arch Neurol Psychiatr 2002;153:344–53.

The study of emotion had been relegated to the fringes of neuroscience until quite recently because it was too subjective and irrational for the intellectual stiffness of modern science. Since about thirty years, the studies relating to emotions and underlying neural mechanisms have considerably multiplied utilising behavioural paradigms with normal subjects, clinical evaluation of patients suffering from neurological or psychic disorders, observations of patients with definite brain lesions and finally, using the most advanced and noninvasive technology available to capture revealing images of the living brain responding to emotions: functional brain neuroimaging.

In this paper we describe the famous historical contributions to the comprehension of the links between brain and emotions. The oldest experimental demonstration of these links was carried out at the beginning of the twentieth century by Cannon and Bard who showed that the surgical ablation of a cat's neocortex induced non-motivated aggressive behaviour called "sham rage". Klüver and Bucy described behavioural modifications generated by the ablation of portions of temporal lobes in monkeys. After lobectomy, animals developed a submissive and docile behaviour and hypersexuality as well as hyperorality. The case of Phineas Gage first described by Dr Harlow is also very famous as first description of personality changes after prefrontal damage. These case studies carried out on man and animal lead to the establishing of assumptions on the

anatomical basis of emotions. Researchers such as Papez, Broca, MacLean and more recently Mesulam have successively contributed to the construction of the current neuroanatomical models of emotions where the cortico-limbic system constitutes the essential substrate of the emotional processes. The main anatomical structures of this system, namely the amygdala, the septal area, the hypothalamus and the prefrontal regions are then reviewed. The most relevant data supported the implication of the septal area being involved in pleasure and the amygdala in fear-related emotion. As interface between cognition and emotion, the prefrontal area has a more complex role, particularly in the regulation of social emotions. The contribution of both cerebral hemispheres is also discussed with the classical opposition "happy" left hemisphere and "pessimistic" right hemisphere.

The final paragraphs provide recent data on the relations between emotional states and specific patterns of regional brain activity seized with the help of the various functional neuroimaging techniques. These techniques, which allow to study the emotional processes in healthy subjects "in vivo", challenge the hypothesis that specific brain regions have strictly specialised functions for the generation of emotions (e.g. the critical role of amygdala in fear-related processing). It is indeed likely that separate brain regions are involved in different aspects of emotion (e.g. the amygdala may not exclusively respond to threaten stimuli but to any emotionally relevant stimuli, regardless of valence). As in other domains of neurocognition we are moving from a localisationist perspective toward approaches where the mental functions are underlain by distributed neural networks. Although our knowledge of emotional mechanisms and their anatomical substrates is still fragmentary, the study of emotions constitutes a promising field of investigation. A particular interest is attached to the role of emotion in attentional functions, memory and decision making as well as the implication of cortico-limbic circuits in motivation.

Keywords: emotion; limbic system; prefrontal lobes; neuroimaging

Correspondance:
Fabienne Staub
Service de neurologie
CHUV
Rue du Bugnon, 27
CH-1011 Lausanne
e-mail: fabriennestaub@hotmail.com

Introduction

La localisation de fonctions mentales dans le cerveau n'est pas nouvelle. Il y a 200 ans, Franz Joseph Gall (1758–1828) établissait les bases de la phrénologie (de phrenos = esprit et logos = étude). Il pensait que les facultés intellectuelles et morales étaient innées et que leurs manifestations dépendaient de l'organisation du cerveau. Chaque sentiment ou faculté mentale était supposée être dépendante d'un «organe» cérébral plus ou moins développé, développement interne qui se reflétait au niveau de la forme du crâne. Le lecteur pourra par exemple constater (fig. 1) que la «destructivité» siège au dessus de l'oreille et l'amour physique («amativeness») à la naissance de la nuque! Depuis lors, mais essentiellement au cours des deux dernières décennies, la neurologie du comportement a considérablement progressé dans la connaissance du substrat anatomique des fonctions mentales et des émotions, qui vont nous intéresser plus spécialement ici. Les chercheurs ont délaissé le «céphalomètre»¹ au profit de l'expérimentation animale et humaine, de l'étude de la pathologie cérébrale et, plus récemment, des techniques d'imagerie fonctionnelle qui permettent de visualiser le fonctionnement du cerveau dans une situation donnée (tâche motrice ou cognitive, états mentaux).

Le problème de la définition

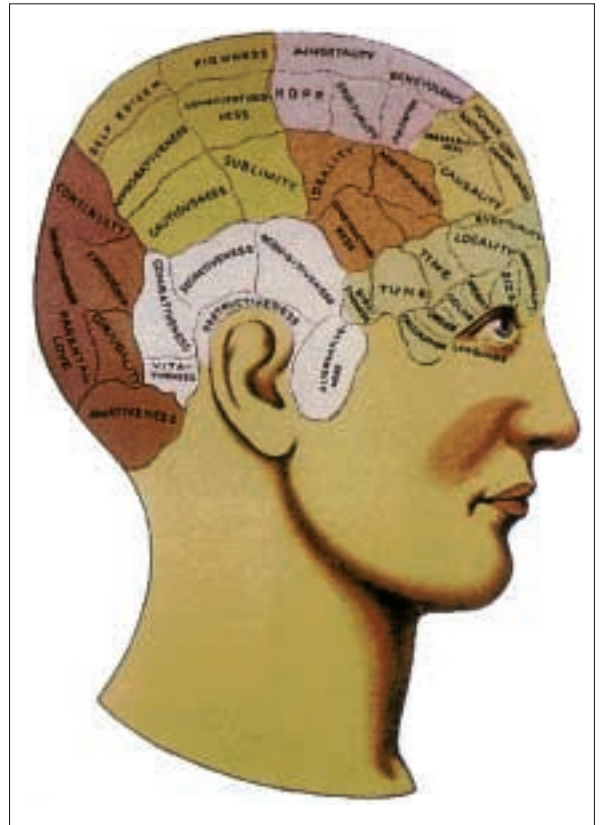
Définir ce qu'est une émotion n'est pas une tâche aisée puisqu'il s'agit de caractériser à l'aide de mots des manifestations qui associent une expérience mentale, et donc subjective par essence, à des manifestations corporelles et physiques essentiellement ressenties. En outre, bien que le concept d'émotion soit l'objet d'une connaissance populaire et universelle, il reste très approximativement défini puisqu'il couvre un champ sémantique vaste et mal délimité. L'étymologie du mot «émotion», du latin «ex-movere» qui signifie mouvement vers l'extérieur, ne nous aide pas beaucoup dans cet exercice de définition, bien qu'elle puisse suggérer cette incitation à l'action que peuvent provoquer ces états affectifs intenses que sont les émotions.

Le dictionnaire le Petit Robert définit précisément l'émotion comme «un état affectif intense, caractérisé par une brusque perturbation physique

¹ Il s'agit d'un appareil (sorte de casque) inventé par Herbert Spencer (1820–1903) et destiné à améliorer la mesure des caractéristiques du crâne.

Figure 1

Localisation des fonctions mentales selon F. J. Gall (1758–1828). Adapté de Sabbatini RME. Phrenology, the history of brain localization. Brain & Mind, Electronic Magazine of Neuroscience, mars 1997.



et mentale où sont abolies, en présence de certaines excitations ou représentations très vives, les réactions appropriées d'adaptation à l'environnement».

Damasio [1] définit quant à lui les émotions comme des configurations de réponses chimiques et neurales, dont la fonction est d'aider l'organisme à se maintenir en vie en provoquant des comportements d'adaptation. Elles sont le résultat de l'activation d'un ensemble de structures cérébrales, dont la plupart est également impliquée dans le contrôle et la régulation des états corporels autour des valeurs physiologiques optimales (homéostasie). Les émotions sont biologiquement déterminées, stéréotypées, et automatiques, bien que la culture et le développement individuel soient susceptibles d'influencer l'ensemble des inducteurs émotionnels ou de modifier l'expression ouvertes des émotions.

Tout comme Ekman [2], Damasio distingue six émotions primaires ou universelles, calquées sur les expressions faciales, à savoir: la joie, la tristesse, la peur, la colère, la surprise et le dégoût; des émotions secondaires et sociales tels que la jalousie, la culpabilité ou la fierté et pour finir, une classe d'émotions d'arrière-plan comme le

bien-être ou le malaise, le calme ou la tension, la fatigue ou l'énergie. L'induction de cette deuxième classe d'émotions est en règle générale interne.

Il n'y a pas de définition univoque du concept d'émotion mais il est important de relever qu'il s'agit d'un processus cérébral à plusieurs composantes, qui peut être déclenché par des afférences internes ou externes et qui s'exprime sur différents axes. On peut en tout cas retenir l'émotion en tant que sentiment intime et subjectif qui correspond à une expérience cérébrale: l'individu peut éprouver toute une série d'émotions. Mais l'émotion est également un état d'éveil physiologique. Les états émotionnels s'accompagnent en effet de toute une gamme de réactions corporelles viscérales et autonomes (modification de la fréquence cardiaque, de la réactivité capillaire cutanée, sensations de constriction œsophagienne, etc.). Finalement, les émotions se traduisent par des comportements tels que la défense ou l'attaque ainsi que par une expression motrice (mimique, gestuelle, prosodie, vocalisation, etc.). Il faut encore savoir qu'une émotion est un état de courte durée qui se caractérise par une interruption soudaine et momentanée de l'équilibre affectif. Pour des états affectifs plus durables, on parlera de sentiments.

Lésions cérébrales et émotions, les contributions historiques les plus déterminantes

Sham rage

La plus ancienne démonstration expérimentale des rapports entre cerveau et émotion a été réalisée au début du XX^e siècle par Cannon et Bard [3]. Ces auteurs ont en effet démontré que l'ablation chirurgicale du néocortex d'un chat induit un comportement agressif non motivé ou de pseudo-rage («sham rage»). Les animaux ainsi décérébrés réagissent à des stimuli anodins par des grognements, des grondements et des réactions viscérales intenses, montrant ainsi que leur réactivité émotionnelle n'est plus inhibée par le cortex.

Syndrome de Klüver-Bucy

En 1938, les travaux de Klüver et Bucy [4] ont permis une avancée supplémentaire dans la compréhension des liens entre cerveau et émotions. Ces auteurs ont amené une des premières preuves expérimentales de l'implication d'une partie du cerveau dans la régulation des comportements émotionnels en procédant à l'ablation bilatérale de vastes portions du lobe temporal (incluant l'amyg-

dale, l'hippocampe et une partie importante du néocortex) chez des primates. Les singes ainsi lobectomisés présentent un comportement docile et soumis, une perte de la crainte, une hypersexualité, une hyperoralité non discriminée (les animaux avalent toutes sortes d'objets non comestibles) et une réaction de vigilance accrue pour tout stimulus visuel (hypermétamorphose) malgré des troubles de la reconnaissance visuelle (agnosie visuelle). Ce syndrome peut également s'observer chez l'homme à la suite de diverses affections touchant les lobes temporaux, par exemple l'encéphalite herpétique ou certaines maladies dégénératives. Le premier cas décrit chez l'homme remonte à 1955 [5]. Il s'agit d'un jeune homme de 19 ans qui subit une lobectomie temporale bilatérale en deux temps, destinée à guérir une épilepsie intractable et qui développe des troubles majeurs du comportement et de la cognition.

Phineas Gage

Le cas de Phineas Gage est également célèbre. Il s'agit d'un jeune homme de 25 ans qui, en 1848, en Nouvelle-Angleterre, subit un accident de travail. Une barre de fer pénètre dans sa joue gauche, lui perce la base du crâne et traverse l'avant de son cerveau avant de ressortir par le dessus de sa tête, lésant les régions ventrales et médianes de ses lobes frontaux. A la suite de cet accident, Gage subit une modification radicale de sa personnalité sans atteinte notable de ses fonctions cognitives. Alors qu'il était connu pour son sérieux, sa force de caractère et sa modération, il devient capricieux, impulsif, grossier et d'humeur changeante.

La cas de Gage est très intéressant car il est le premier qui nous apprend quelque chose sur les liens entre la personnalité et les parties antérieures du lobe frontal. Il montre comment, en dépit de capacités intellectuelles intactes, un sujet peut devenir incapable d'utiliser ses facultés de jugement dans la vie quotidienne et d'adapter son comportement à des choix. Après son accident, Gage développe une sorte d'incompétence dans les relations sociales et il devient incapable de prendre des décisions cohérentes et finalisées. La description de son médecin, le docteur John Harlow, fait mention d'une perte de l'équilibre entre facultés intellectuelles et pulsions animales.

Anatomie des émotions

Avant de commencer ce chapitre, il faut savoir que toutes les structures et aires que nous allons

Figure 2 La conception tripartite du cerveau selon MacLean.

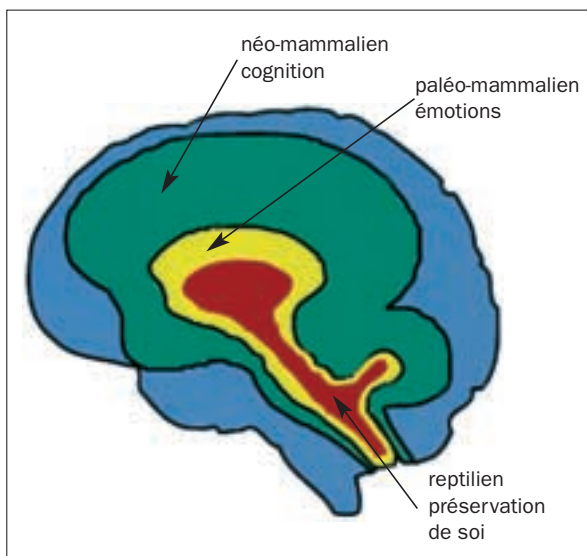
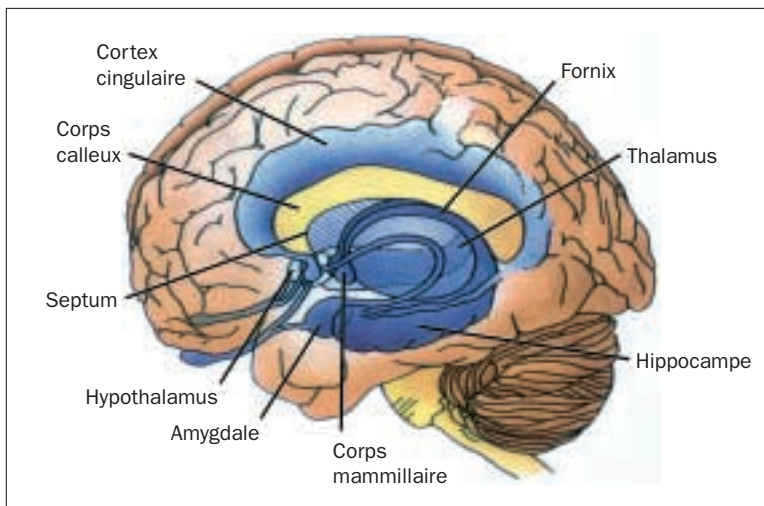


Figure 3 Le système limbique. Adapté de Rosenzweig MR, Leiman AL, Breedlove SM. *Biological Psychology*. Paris, Bruxelles: Sinauer Associates, Inc; 1996.



décrire sont largement interconnectées et qu'aucune n'est à elle seule responsable d'un état émotionnel spécifique. Cette implication simultanée et multidirectionnelle ne permet pas d'établir une représentation simple et linéaire des processus émotionnels et rend difficile une conceptualisation globale de la séquence et des niveaux de traitement.

Le circuit de Papez

En 1937, l'anatomiste James Papez [6] décrit un circuit neural baptisé de son nom (circuit de Papez) et supposé constituer le substrat anatomique des émotions. Pour établir sa théorie, il se base essentiellement sur l'autopsie de cerveaux de

personnes ayant présenté des troubles affectifs. En examinant les structures lésées supposées être à l'origine de l'altération des comportements émotionnels, il déduit que l'expérience émotionnelle dépend d'un circuit hippocampo-mammilo-thalamo-cingulaire qui s'est en fait ultérieurement révélé être essentiellement impliqué dans les fonctions mnésiques.

Le cerveau triple

Paul MacLean [7] a repris les idées de Papez en leur adjoignant le concept de lobe limbique créé par Broca et en proposant la notion de système limbique auquel il attribue, dans une perspective évolutionniste, l'essentiel des fonctions affectives. Selon Paul MacLean, le cerveau humain peut être considéré comme le résultat évolutif de trois systèmes dont les localisations anatomiques sont concentriques (fig. 2).

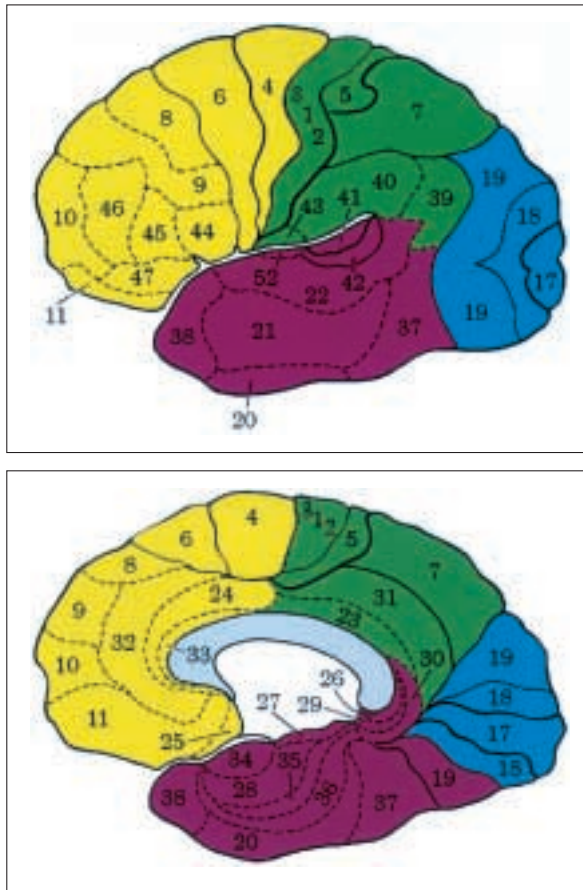
- Le cerveau reptilien qui comprend le tronc cérébral et les noyaux gris centraux constitue la couche la plus ancienne et la plus profonde. Ce système contrôle les actes hautement stéréotypés qui permettent la survie, tels que manger et respirer.
- Le cerveau paléo-mammalien correspond au système limbique. Le rôle de cette seconde couche qui enveloppe le noyau reptilien est un rôle de conservation de l'espèce et de l'individu. Plus précisément, ce système comprend trois subdivisions: amygdalienne, liée à la préservation du soi; septale, liée à la procréation et à la préservation de l'espèce; et thalamo-cingulaire, impliquée dans certains rapports sociaux et familiaux.
- Le cerveau néo-mammalien constitue la troisième et dernière couche, caractéristique des animaux «supérieurs». Ce système est constitué par le néocortex et serait le siège de la pensée rationnelle qui permettrait, dans une certaine mesure, de s'affranchir de la tutelle des émotions.

Plus récemment, à la suite de Mesulam [8], une série de régions cérébrales très diverses a été regroupée sous le terme de structures limbiques (fig. 3). Le point commun de ces structures réside dans leur architecture microscopique simplifiée (allocortex) par comparaison au reste du cortex (isocortex). Le système limbique «actuel» englobe:

- les structures limbiques proprement dites, à savoir le lobe piriforme, la formation hippocampique, le basal forebrain (noyau basal de Meynert, noyaux du Septum), le striatum ventral et l'amygdale;

Figure 4a et b

Les aires cytoarchitectoniques selon Brodmann.



- les structures paralimbiques qui constituent la partie corticale du système et qui comprennent le gyrus parahippocampique, le gyrus cingulaire, le cortex rétro-spénial et l'aire septale;
- les structures qui sont considérées comme apparentées au système limbique en raison de leur connexions avec certaines des régions décrites ci-dessus et qui incluent l'aire tegmentale ventrale, certains noyaux du thalamus (noyaux dorso-médian et ventral antérieur) et l'hypothalamus.

L'amygdale

Il s'agit d'une petite structure en forme d'amande située dans la profondeur du lobe temporal, dans sa partie antéro-inférieure. L'amygdale est le point de convergence de tous les messages sensoriels en provenance des aires associatives spécifiques (vision, audition et tact). Elle possède des afférences avec l'hippocampe, les noyaux septaux les régions préfrontales et les noyaux dorso-médians du thalamus. Cette richesse de connexions lui confère un rôle crucial dans la médiation et le contrôle des principaux états affectifs tels que

la camaraderie ou l'amour, dans l'expression de l'humeur, en particulier sur les comportements de peur, de rage et d'agressivité. L'amygdale joue un rôle fondamental dans la préservation de l'individu puisqu'elle constitue le centre d'identification du danger. Sa stimulation provoque un sentiment de crainte et d'anxiété qui génère chez le sujet un niveau maximal d'alerte qui le dispose à fuir ou à se battre. Chez l'animal, la destruction expérimentale bilatérale de l'amygdale entraîne un syndrome de Klüver-Bucy. Inversement, la stimulation électrique de ces structures génère des crises violentes d'agressivité. Chez l'homme, des lésions bi-amygdaliennes induisent un état de placidité et d'indifférence affective. Une hypo-émotivité a également été décrite suite à des lésions temporo-occipitales isolant la région amygdalienne de toute afférence visuelle. C'est le cas de ce jeune homme examiné par Bauer [9] qui, un an après une lésion hémorragique traumatique bilatérale du fasciculus inférieur longitudinal (aires 18 et 19 de Brodmann, cf. fig. 4), se plaignait d'une incapacité à ressentir la moindre sensation émotionnelle sur entrée visuelle. Aussi, avait-il cessé toute excursion pédestre, trouvant les paysages ternes et monotones. Travaillant autrefois dans l'urbanisme, il était devenu insensible aux qualités esthétiques de certaines constructions architecturales. Mais ce dont il se plaignait le plus amèrement était son manque de réaction devant les jolies filles ou les photographies érotiques, raison pour laquelle il avait résilié son abonnement au magazine Playboy. Cette hypo-réactivité visuelle était confirmée par l'étude de ses réponses électrodermales.

La région septale

La région septale est présente très tôt dans l'évolution phlogénétique, elle constitue la première ébauche du télencéphale. D'un point de vue anatomique, elle constitue une étroite aire corticale qui se situe juste en avant de la commissure antérieure et du thalamus, sous le rostrum du corps calleux. La région septale est connectée avec l'ensemble des formations primitives, aussi bien limbiques qu'hémisphériques. Chez l'animal, la stimulation de cette région induit une série de manifestations sexuelles, en particulier d'érections et d'éjaculations chez le mâle, comportements qui sont liés à la préservation de l'espèce. Chez l'homme, la stimulation de cette même aire n'induit pas de comportement sexuel mais provoque habituellement une impression subjective de chaleur et de plaisir, souvent à consonance sexuelle.

En 1954, Olds et Milner [10] ont constaté que des rats porteurs d'un dispositif leur permettant d'autostimuler leur aire septale recherchaient activement la sensation (le plaisir) générée par cette stimulation. Ils ont observé que ces animaux étaient capables d'effectuer des tâches complexes ou de supporter des stimuli aversifs (chocs électriques) pour obtenir cette récompense, préférée à de la nourriture.

L'hypothalamus

L'hypothalamus est un ensemble de noyaux de substance grise accolés à la face médiane du diencephale, de part et d'autre du 3^e ventricule. Il possède de nombreuses connections avec les autres structures prosencéphaliques et avec le mésencéphale.

L'hypothalamus constitue le point de départ des manifestations végétatives (accélération ou ralentissement du rythme cardiaque, modifications respiratoires, digestives, sudorales, vasomotrices, etc.) qui accompagnent les réactions émotionnelles. Une atteinte de ces différents noyaux peut interférer avec diverses fonctions végétatives telles que la régulation thermique, la sexualité ou encore la faim et la soif. L'hypothalamus est également connu pour jouer un rôle plus spécifique dans les processus émotionnels. Sa partie latérale semble impliquée dans les émotions de plaisirs et de rage et sa partie médiane dans l'aversion, le déplaisir et une tendance au rire incontrôlé. Pourtant, l'hypothalamus reste avant tout le générateur des manifestations symptomatiques des émotions, son rôle dans la genèse des états affectifs n'étant que marginal. L'hypothalamus constitue l'effecteur émotionnel, c'est lui qui va provoquer et contrôler les réactions somatiques et viscérales qui accompagnent l'émotion.

En résumé, les expériences neurophysiologiques ont montré que la stimulation de la région septale était génératrice de sensation de plaisir ou de satisfaction tandis que la stimulation du noyau amygdalien est génératrice de sensations de peur (fuite) ou d'agressivité (combat). Toutes ces manifestations étant en rapport avec la vie végétative, on comprend que le système limbique échange de nombreuses relations avec l'hypothalamus, qui coordonne les réactions somato-végétatives sous-jacentes aux états émotionnels. Mais le système limbique est aussi en relation avec les aires associatives du cortex et spécialement les aires préfrontales qui interviennent dans la maîtrise émotionnelle en général, dans le contrôle

intentionnel de l'expression des émotions et dans l'évaluation cognitive de la signification émotionnelle des situations sociales complexes. Ces aires corticales sont aussi désignées comme étant le lieu d'élaboration de l'expérience mentale et «privée» de l'émotion, pour reprendre les termes employés par Damasio lorsqu'il définit ce qu'il considère comme l'étape finale du processus émotionnel: le sentiment [11].

Les lobes frontaux

Le lobe frontal peut être divisé en trois parties, le cortex moteur (aire 4, cf. fig. 4), le cortex prémoteur ou aire d'association motrice (aires 6, 8, 44, 45, et face interne de l'aire motrice supplémentaire) et le cortex préfrontal qui comprend l'ensemble des régions non motrices des lobes frontaux. Les perturbations désignées sous le nom de syndrome frontal sont décrites suite à des lésions de cette région préfrontale, elle-même divisible en trois parties:

- une face dorsolatérale (aires 9, 10 et 46),
- une face orbitaire, ventrale ou inférieure (aires 11, 12, 25, 32, 47),
- une face médiane ou interne, constituée du gyrus cingulaire inclus dans le système limbique (aires 24 et 32 et parties internes des aires 6, 8, 9 et 10).

Le cortex préfrontal, qui représente quasiment un tiers de la masse du cortex, a de multiples connexions dont les principales se font avec le système moteur, le néocortex sensoriel et le système limbique. Il reçoit en effet des projections directes (pour la plupart doublées de projections réciproques) des aires associatives temporales, pariétales et occipitales. Le cortex préfrontal est également le seul site néocortical à recevoir des informations circulant par les circuits limbiques et est abondamment relié au lobe limbique (gyrus cingulaire et gyrus parahippocampique), au thalamus et à l'hypothalamus. Il a donc accès aux informations concernant l'état viscéro-endocrinien, l'état motivationnel et l'état émotionnel de l'individu. Le lobe préfrontal a ainsi été considéré comme une interface entre la cognition et les émotions.

Les modifications du comportement qui peuvent apparaître après une atteinte des structures préfrontales sont classiquement regroupées, depuis Blumer et Benson [12], en deux grandes catégories de troubles. On distingue en effet un syndrome de «pseudo-dépression» que l'on oppose au syndrome de «pseudo-psychothérapie». Le premier se caractérise par une apathie, une adynamie, une

réduction de la spontanéité verbale, un manque d'intérêt et de motivation pour les activités de la vie quotidienne ainsi que par une apparente indifférence affective, sans la douleur morale des états dépressifs. Ce tableau a été attribué à des lésions de la face dorso-latérale des lobes frontaux (convexité préfrontale, ganglions de la base et thalamus), bien qu'il existe une certaine confusion dans la littérature, qui attribue le versant pseudo-dépressif de la personnalité frontale tantôt à la sémiologie dorso-latérale préfrontale tantôt au syndrome préfrontal médian cingulaire. Le deuxième type de modification comportementale, la pseudo-psychose, regroupe des manifestations telles que désinhibition, épisodes d'euphorie et de surexcitation, irritabilité et agressivité, langage souvent égocentrique et mégalomane, attitude irresponsable et puérile caractérisée notamment par des plaisanteries niaises ou caustiques à connotation souvent sexuelle. Ce versant exalté de la personnalité frontale évoque des lésions situées sur la face orbitaire du lobe frontal. C'est suite à des lésions orbitaires plutôt postérieures ou ventro-médianes qu'ont également été rapportés des changements de personnalité correspondant à la description du cas de Phineas Gage. Ces troubles du comportement, reconsidérés et désignés par le terme de «sociopathie acquise» par A. Damasio, concernent plus particulièrement une incapacité à gérer les interactions sociales ainsi qu'une difficulté à retarder la survenue des satisfactions et à anticiper les conséquences de ses choix propres. Ce trouble a également été mis en lien avec le constat de l'incapacité des patients porteurs de lésions ventro-médianes à exprimer et à ressentir des émotions [13]. L'hypothèse théorique originale développée par l'auteur, connue sous le nom de la théorie des marqueurs somatiques, postule que les réponses sociales aberrantes et les choix inconsidérés de ces patients proviennent de leur incapacité à évoquer les états somatiques (musculaires ou viscéraux) précédemment associés à des situations sociales spécifiques. Ainsi, selon Damasio, il existe dans les régions orbito-frontales, un système capable d'enregistrer le lien entre une certaine situation sociale et un état somatique donné. Lorsqu'une situation similaire se présente à nouveau, ce système permet la réactivation de l'état somatique correspondant dont la fonction est de «marquer» automatiquement la situation selon les conséquences qui lui ont été associées dans le passé. L'utilité des marqueurs somatiques dans le processus de prise de décision réside dans le fait qu'ils servent d'incitant à l'action, en conduisant l'individu à rejeter immédiatement une série de réponses potentiellement néfastes et en facilitant

par conséquent la mise en place de réponses stratégiques et avantageuses. Cette théorie constitue une proposition originale concernant l'implication des états somato-végétatifs dans des processus cognitifs complexes et la spécificité fonctionnelle du cortex préfrontal ventro-médian.

Emotions et latéralisation hémisphérique

La gestion émotionnelle semble latéralisée dans les hémisphères cérébraux d'au moins deux façons. Tout d'abord, si l'on accepte un schéma global et quelque peu réducteur, l'hémisphère gauche serait particulièrement engagé dans le contrôle intentionnel de l'expression des émotions tandis que l'hémisphère droit serait impliqué d'une part dans l'expression végétative et la genèse d'émotions immédiates, directement déclenchées par l'environnement et, d'autre part, dans le traitement perceptif des émotions (notamment, dans la reconnaissance des expressions faciales). Ross et collègues [14] suggèrent que les formes les plus primitives d'émotions sont plus fortement représentées dans l'hémisphère droit alors que les émotions dites «sociales», plus évoluées au plan phylogénétique, telles que la jalousie, la honte ou la fierté, sont principalement représentées dans l'hémisphère gauche. Un second ensemble de données concernant la spécialisation hémisphérique dans les émotions a trait à la régulation de l'humeur. En effet, il existerait une supériorité de l'hémisphère droit pour les émotions négatives de tristesse, d'inquiétude ou d'effroi. Ainsi, les pathologies de l'hémisphère mineur conduisent à l'indifférence, l'anosognosie mais aussi à toute la sémiologie de délire agité, état maniaque et fabrication. L'hémisphère dominant aurait à l'opposé un rôle prépondérant dans la régulation des émotions positives; c'est au cours des lésions gauches que sont le plus fréquemment décrites des réactions émotionnelles aiguës telles que des réactions de catastrophe avec crises de larmes ou encore des manifestations dépressives et agressives avec conduites de renoncement et d'opposition. Cette bipolarisation du fonctionnement émotionnel a été théorisée par Davidson et collègues [15, 16] qui distinguent deux réseaux cérébraux sous-tendant la régulation affective: «un système d'approche», associé aux régions préfrontales gauches, générateur d'émotions positives et impliqué dans les conduites appétitives, et un «système d'évitement», localisé dans les aires préfrontales droites, générateur d'affects négatifs et permettant de fuir les situations aversives.

Imagerie fonctionnelle et émotions

Les techniques d'imagerie fonctionnelle cérébrale permettent d'étudier *in vivo* les émotions chez le sujet normal. Il s'agit de réaliser des images numériques de modifications régionales de débit cérébral sanguin supposées refléter la réalisation de tâches cognitives ou la présence d'état mentaux. L'utilisation de ces techniques dans le domaine des émotions remonte au début des années 1990. Dans un article récent, Phan et collègues [17] ont effectué une méta-analyse de 55 études menées entre 1993 et 2000 dans le but de déterminer les différentes régions cérébrales impliquées dans les processus et états émotionnels. De cette méta-analyse, il ressort qu'aucune zone spécifique n'est activée par l'ensemble des tâches émotionnelles, suggérant qu'aucune région particulière n'est nécessaire à toutes les fonctions émotionnelles. Le cortex préfrontal médian se trouve toutefois fréquemment activé, et ce de façon non spécifique (c'est-à-dire indépendamment de l'émotion étudiée ou de la méthode d'induction), ce qui pourrait traduire son implication dans certains aspects communs aux différentes expériences émotionnelles, par exemple les aspects cognitifs [18].

Il semble plus aisé d'associer des régions spécifiques à des émotions individuelles. Les émotions reliées à la peur induisent fréquemment (60% des études) une activation de l'amygdale qui semble aussi bien impliquée dans la détection que dans le maintien et la production de ce type d'émotions. Plusieurs études ont par exemple montré le rôle déterminant de l'amygdale dans la reconnaissance d'expressions faciales exprimant la crainte [19, 20]. Il est intéressant de noter que la réponse amygdalienne ne semble pas dépendre d'un traitement explicite de l'information émotionnelle puisque la réponse est également présente lorsque les expressions faciales d'effroi sont masquées et que le sujet n'en a subjectivement pas conscience [21]. Cet état de fait, tout comme certaines données récentes montrant que des stimuli plaisants peuvent également induire des modifications de débits sanguins au niveau de l'amygdale [22] ont conduit à reconsidérer le rôle de l'amygdale dans les processus émotionnels. Cette dernière ne constituerait pas le substrat des émotions liées à la peur mais jouerait un rôle plus général dans le traitement des informations affectives ayant une signification biologique et ce, indépendamment de la valence émotionnelle. Le rôle de l'amygdale serait donc d'augmenter la vigilance, de déterminer la pertinence et le sens des stimuli auxquels l'organisme est confronté afin d'y répondre adéquatement.

Dans ce contexte, la détection de dangers est évidemment cruciale pour la survie. Le fait que la vision de visages apeurés soit particulièrement efficace dans l'induction d'une réponse amygdalienne serait lié à l'ambiguïté du stimuli qui fournit un indice sur la présence d'un danger sans indication sur la source de ce danger (contrairement à des expressions faciales de colère) [23].

La méta-analyse de Phan et al. nous apprend également que la tristesse est fortement associée à une activation du cortex cingulaire subcallosal (46% des études). Dans la même perspective, il est intéressant de noter qu'une hypoperfusion ou un hypométabolisme de la même région a été retrouvée à l'état de repos chez des patients avec un diagnostic clinique de dépression [24] et que cet hypométabolisme régresse chez les sujets qui répondent au traitement pharmacologique [25]. La joie est quant à elle fréquemment associée à une activation des ganglions de la base (environ 70% des études). Une activation de ces régions et notamment du striatum ventral et du putamen a par exemple été trouvée lors de la visualisation de visages heureux ou d'images agréables ou encore durant le rappel d'expériences joyeuses [26]. Enfin, le dégoût semble également associé à une activation des ganglions de la base (60% des études) ce qui est inattendu puisque l'on considère généralement qu'il s'agit d'une émotion de «retrait», à l'inverse de la joie.

Conclusion

Dans cet aperçu général de neuroanatomie des émotions, seules les principales structures cérébrales classiquement associées aux mécanismes émotionnels ont été mentionnées, de même que notre description des désordres émotionnels s'est limitée aux manifestations les plus fréquemment observées. Rappelons à cet égard que si les troubles comportementaux ou affectifs peuvent être flagrants lors de la phase aiguë en neuropathologie, leur intensité peut diminuer très sensiblement par la suite. Dans certains cas par contre, ces troubles constituent les seules manifestations cliniques du dysfonctionnement cérébral [27]. Les études menées jusqu'à présent dans le but d'identifier les soubassements cérébraux des conduites émotionnelles ou d'associer des symptômes psychologiques à l'atteinte d'une région cérébrale particulière ont soulevé au moins autant de questions qu'elles n'ont apporté de données concluantes au plan théorique. Néanmoins, il existe à ce jour une somme considérable d'arguments suggérant que les émotions sont sous-tendues par des struc-

tures grises, majoritairement sous-corticales, appartenant au système limbique.

Les premières études menées dans le domaine de l'émotion, principalement axées sur la dimension d'éveil physiologique et les émotions dites primaires, ont conduit à la conception selon laquelle les aires corticales contrôlent les structures sous-corticales qui sous-tendent ces mécanismes émotionnels élémentaires, telles que la rage ou la peur. De façon plus ou moins explicite, cette conception suggérerait que les fonctions cognitives et émotionnelles sont localisées dans des structures anatomiques clairement distinctes et dont la relation se résume essentiellement à une inhibition des premières sur les secondes. Aujourd'hui, l'accent est plutôt mis sur les interconnexions réciproques entre la cognition et l'émotion, l'étude de l'émotion et de la motivation humaine venant peu à peu inverser la relation entre les deux systèmes. On insiste en effet de plus en plus sur le rôle de l'émotion dans l'attention, la mémoire et la prise de décision ainsi que sur l'implication primordiale des circuits cortico-limbiques dans les systèmes motivationnels dont la fonction de soutien des opérations cognitives représente une fin en soi [28].

Il est clair que notre compréhension des mécanismes émotionnels et de leurs sous-basements cérébraux est encore fragmentaire. En raison de leur caractère subjectif et irrationnel, les émotions ont pendant longtemps été exclues de l'étude de la cognition et leur prise en considération dans le cadre des neurosciences est récente. Comme le note ironiquement Damasio, ce sont peut-être les travaux sur l'intelligence artificielle qui ont les premiers dénoncé l'impossibilité d'exclure l'émotion et la motivation de l'étude de la cognition. Depuis une trentaine d'années toutefois, les recherches dans ce domaine se sont considérablement multipliées, se basant sur des paradigmes expérimentaux avec des sujets sains, partant d'observations de patients atteints de troubles neurologiques ou psychiatriques, ou encore, plus récemment, en utilisant la neuro-imagerie cérébrale fonctionnelle qui permet d'acquérir des images révélatrices des réponses émotionnelles cérébrales *in vivo*.

Parallèlement à l'étude des corrélats anatomiques des émotions, un certain nombre de modèles théoriques se sont développés en psychologie, en cognition sociale, en neurobiologie ou encore en neuropsychologie. Ils constituent un cadre théorique primordial pour l'interprétation des données neuro-anatomiques et neurobiologiques ainsi qu'une base de réflexion indispensable pour la mise en place de programmes de réhabi-

litation spécifiquement adaptés aux patients présentant des troubles émotionnels consécutifs à une atteinte cérébrale.

Références

- 1 Damasio AR. L'erreur de Descartes. Paris: Odile Jacob; 1995.
- 2 Ekman P. Are there basic emotions? *Psychol Rev* 1992;99:550-3.
- 3 Bard P. A diencephalic mechanism for the expression of rage with special reference to the sympathetic nervous system. *Am J Physiol* 1928;84:490-515.
- 4 Klüver H, Bucy PC. "Psychic blindness" and other symptoms following bilateral temporal lobectomy in Rhesus monkeys. *Am J Physiol* 1937;119:352-3.
- 5 Terzian H, Dalle Ore G. Syndrome of Klüver-Bucy reproduced in man by bilateral removal of temporal lobes. *Neurology* 1955;5:373-80.
- 6 Papez JW. A proposed mechanism of emotion. *Arch Neurol Psychiatr* 1937;38:725-43.
- 7 MacLean PD. Psychosomatic disease and the "viseral brain": recent developments bearing on the Papez theory of emotion. In: Isaacson RL, ed. *Basic Reading in Neuropsychology*. New York: Harper & Row; 1964. p. 181-211.
- 8 Mesulam MM. Patterns in behavioral neuroanatomy. In: Mesulam MM, ed. *Principles of Behavioral Neurology*. Philadelphia: F.A. Davis; 1985. p. 1-70.
- 9 Bauer RM. Visual hypoemotionality as a symptom of visual-limbic disconnection in man. *Arch Neurology* 1982;39:702-8.
- 10 Olds J, Milner P. Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of the brain. *J Comp Physiol Psychol* 1954;47:419-27.
- 11 Damasio A. *The Feeling of What Happens: Body and Emotion in the Making of Consciousness*. New York: Harcourt Brace; 1999.
- 12 Blumer D, Benson DF. Personality changes with frontal and temporal lobe lesions. In: Benson DF, Blumer D, eds. *Psychiatric Aspects of Neurologic Disease*. New York: Grune & Stratton; 1975. p. 151-70.
- 13 Damasio AR, Tranel D, Damasio H. Somatic markers and the guidance of behavior: theory and preliminary testing. In: Levin HS, Eisenberg HM, Benton AL, eds. *Frontal Lobe Function and Dysfunction*. New York: Oxford University Press; 1991. p. 217-29.
- 14 Ross ED, Homan RW, Buck R. Differential hemispheric lateralization of primary and social emotions. *Neuropsychiatry Neuropsychol Behav Neurol* 1994; 7:1-19.
- 15 Wheeler RE, Davidson RJ, Tomarken AJ. Frontal brain asymmetry and emotional reactivity: a biological substrate of affective style. *Psychophysiology* 1993;30:82-9.
- 16 Davidson RJ. Anterior electrophysiological asymmetries, emotion, and depression: conceptual and methodological conundrums. *Psychophysiology* 1998;35:607-14.
- 17 Phan KL, Wagner T, Taylor SF, Liberzon I. Functional neuroanatomy of emotion: a meta-analysis of emotion activation studies in PET and fMRI. *Neuroimage* 2002;16:331-48.

-
- 18 Drevets WC, Raichle ME. Reciprocal suppression of regional cerebral blood flow during emotional versus higher cognitive processes: implications for interaction between emotion and cognition. *Cogn Emotion* 1998;12:353–85.
-
- 19 Adolphs R, Tranel D, Damasio H, Damasio A. Fear and the human amygdala. *J Neurosci* 1995;15:5879–91.
-
- 20 Morris JS, Friston K, Büchel C, Frith CD, Young AW, Calder AJ, et al. A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain* 1998;121:47–57.
-
- 21 Morris JS, Ohman A, Dolan RJ. Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature* 1998;393:467–70.
-
- 22 Hamann SB, Ely TD, Grafton ST, Kilts CD. Amygdala activity related to enhanced memory for pleasant and aversive stimuli. *Nat Neurosci* 1999;2:289–93.
-
- 23 Davis M, Whalen PJ. The amygdala: vigilance and emotion. *Mol Psychiatry* 2001;6:13–34.
-
- 24 Mayberg HS, Lewis P, Regenold W, Wagner HN. Paralimbic hypoperfusion in unipolar depression. *J Nucl Med* 1994;35:929–34.
-
- 25 Mayberg HS, Brannan SK, Tekell JL, Silva JA, Mahurin RK, McGinnis S, et al. Regional metabolic effects of fluoxetine in major depression: serial changes and relationship to clinical response. *Biol Psychiatry* 2000;48:830–43.
-
- 26 Damasio AR, Grabowski TJ, Bechara A, Damasio H, Ponto LLB, Parvizi J, et al. Subcortical and cortical brain activity during the feeling of self-generated emotions. *Nat Neurosci* 2000;3:1049–56.
-
- 27 Septien L, Didi-Roy R, Pelletier JL, Marin A, Giroud M. Apport de l'étude des débits sanguins locaux dans le diagnostic des syndromes frontaux. *L'Encéphale* 1993;19:249–55.
-
- 28 Tucker DM, Derrybery D, Luu P. Anatomy and physiology of human emotion: vertical integration of brainstem, limbic and cortical systems. In: Borod JC, ed. *The Neuropsychology of Emotion*. New York: Oxford University Press; 2000. p. 56–79.