UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **Sciences cognitives, psychologie et neurocognition**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Jonas CHATEL-GOLDMAN

Thèse dirigée par **Marco CONGEDO**
codirigée par **Jean-Luc SCHWARTZ** et **Christian JUTTEN**

préparée au sein du **laboratoire GIPSA-lab, département images-signal**
dans **l'école doctorale ingénierie pour la santé, la cognition et l'environnement**

financée par une **allocation fléchée Bonus Qualité Recherche de Grenoble-INP**

Electroencéphalographie synchrone de deux individus : peut-on appliquer la neuroimagerie à l'étude de l'interaction humaine?

Thèse soutenue publiquement le **23 juin 2014,**
devant le jury composé de :

Mr Arnaud DELORME CR CNRS, CERCO, Toulouse	Rapporteur
Mr Fabrizio DE VICO FALLANI Dr., CRICM, Paris	Rapporteur
Mr Edouard GENTAZ Professeur, Université de Genève	Examinateur
Mr Antoine SOULOUMIAC Dr., Institut CEA LIST, Saclay	Examinateur
Mr Jean-Philippe LACHAUX DR CNRS, INSERM, Bron	Président
Mr Christian JUTTEN Professeur, Gipsa-lab, Grenoble	Co-directeur de thèse
Mr Jean-Luc SCHWARTZ DR CNRS, Gipsa-lab, Grenoble	Co-directeur de thèse
Mr Marco CONGEDO CR CNRS, Gipsa-lab, Grenoble	Directeur de thèse

Résumé

Notre recherche vise à explorer les bases cérébrales de l'interaction sociale, par le biais notamment de l'électro-encéphalographie synchrone de plusieurs individus (hyperscanning-EEG). Cette thèse s'articule autour de trois volets théoriques, méthodologiques et expérimentaux complémentaires dans leur fonction. En premier lieu, nous proposons deux cadres conceptuels éclairant l'analyse des synchronies interindividuelles (couplage) chez l'humain. Le premier cadre s'intéresse aux conditions d'apparition du couplage, que l'on présente en considérant les principes fondamentaux qui semblent prédisposer à son émergence. Le second cadre théorique a pour but d'appréhender les rôles fonctionnels possibles du couplage. On y propose une taxonomie des processus de cognition sociale explorés au cours d'expériences sur le couplage entre sujets en interaction. En second lieu, des travaux en traitement du signal visent à développer des méthodes d'analyse adéquates pour les données produites au cours d'expérimentations en hyperscanning. On s'intéresse en particulier aux approches de séparation de source conjointe (JBSS) permettant de prendre en compte l'information inter-sujet dans la séparation. L'avantage de ces développements récents sur les méthodes classiques est démontré par une étude comparative de leurs performances sur données réelles acquises en hyperscanning-EEG. En dernier lieu, on contribue au champ des neurosciences sociales à travers une étude hyperscanning-EEG qui porte sur les effets du toucher affectif sur le couplage des activités cérébrales et physiologiques entre individus en interaction. Nous montrons que, chez des partenaires en couple, le toucher peut accroitre la dépendance des activités physiologiques, un résultat qui appuie son rôle particulier pour la communication et le support affectif au sein des relations intimes.

Mots clés : hyperscanning-EEG, couplage cérébral, couplage physiologique, empathie, toucher affectif, séparation de source conjointe (JBSS), mesures de connectivité.

Abstract

This research aims at exploring the neural bases of social interaction with use of electroencephalography acquired simultaneously from multiple individuals (hyperscanning-EEG). We do so by contributing on three complementary aspects at a theoretical, methodological and experimental level. First, we provide two theoretical frameworks that can guide and inform the analysis of interpersonal synchronies. Our first frame focuses on the necessary conditions for brain-to-brain coupling to occur. Our second frame provides a taxonomy for social cognition and situates existing studies in the neuroscience of social interaction. Second, we advance on the methodological aspects by extending the analysis framework, thereby considering and benefiting from hyperscanning-EEG data. Specifically, we focus on Joint Blind Source Separation (JBSS), a novel signal processing tool that can take into account brain-to-brain coupling in the estimation of cortical activity. We provide a comparative study of such algorithms on real-world hyperscanning-EEG data and we demonstrate their appropriateness for analysis of joint neural data. Finally, we contribute experimentally with a hyperscanning-EEG study in which we investigate the effect of affective touch on interpersonal coupling during a natural interaction. We show that touch can increase coupling of physiological activities between romantic partners. This results supports an instrumental role of interactive touch for affective communication and support in close relationships.

Keywords: hyperscanning-EEG, interpersonal brain and body coupling, empathy, affective touch, Joint Blind Source Separation (JBSS), connectivity.

Remerciements

Quand j'ai commencé ma thèse, je ne comprenais qu'un petit bout du sens du mot « connexion ».

Puis j'ai connu Annette, avec qui le courant est tout de suite passé. Pour son profond soutien pendant les périodes de doute et de remise en question, pour nos réflexions insatiables sur le lien à soi et aux autres, et parce qu'elle a bien voulu me partager jusqu'au bout avec le présent ouvrage et tout ce qu'il implique (jusqu'à notre mariage le jour du rendu final de thèse!) mes remerciements lui vont en premier.

Puis j'ai rencontré mes directeurs de thèse, Marco Congedo, Christian Jutten et Jean-Luc Schwartz. Chacun m'a fait « connecter » à différents niveaux. Ils sont et resteront pour moi des modèles en termes d'encadrement, d'ouverture et de disponibilité. Je les remercie chaleureusement pour toute la confiance qu'ils m'ont accordé dans cette exploration des alignements interactifs, pour être restés à la fois curieux et prudents, présents tout en me laissant autonome. Merci à Marco pour nos discussions variées, que ce soit sur de nouvelles pistes d'analyse ou autour de la m-value, de la robustesse des stats, de sa vision des femmes, de la photo ou encore du vin naturel. Merci à Christian pour sa perspective très haut niveau, et pour avoir accepté gentiment mes orientations peu méthodo les plus littéraires. Merci enfin à Jean-Luc d'avoir appuyé mon goût pour l'intégration, pour sa positive attitude et son assertivité permanente, et pour son implication sans faille dans le plein enjeu de « faire du sens et créer du lien ».

Puis j'ai travaillé au Gipsa-lab. Je mesure la chance d'avoir pu œuvrer dans un cadre de si bonne qualité, où les moyens ne manquent pas. Merci à Anne Guérin et Jérôme Mars pour leurs bonnes intentions et l'horizontalité de leur ascendant hiérarchique. Merci également à Lucia Bouffard-Tocat et aux Carolines Robert et Zala, qui m'ont offert un soutien logistique et administratif sans faille côté labo et école doctorale.

Puis j'ai eu des cobureaux, avec qui les discussions étaient fertiles et le tableau se remplissait vite: Ronald Phlypo, toujours heureux de partager son immense savoir ; Nicolas Tarrin, qui jamais ne pliera devant personne (sauf peut-être Chloé) ; Matthieu Goyat, joueur forever ; Alexandre Barachant, l'ergien roi de la bidouille. Je suis ravi d'avoir partagé cet espace-temps de travail et de vie avec vous.

Puis je me suis fait des copains d'équipe, les joueurs professionnels de la team Briscola. Acolytes d'espoirs, de galères, de sprints, de marathons, de coups de gueule et de blagues bidons : Antoine Coutrot, le plus révolutionnaire de mes camarades ; Hélène Queste, notre grand-mère à tous ; Christophe Maggia, l'assassin traceur de 6C ; Michael Acquadro, le dude super-héro ; mais aussi Emmanuelle, Louis, Jérémy, Katia, Jack, Mohammad, Aline, etc. Merci à tous d'avoir été là.

Puis, en étant à peine sorti, je suis retourné dans mon école d'ingénieur pour encadrer des jeunes… souvent plus vieux que moi ! Merci aux profs et à mes différents collègues de TP pour leur éthique, bonne humeur et nombreux tuyaux, et grâce à qui je garde une aspiration pour l'enseignement (malgré les copies à corriger) : Pascal Perrier, Bertrand Rivet, Olivier Michel, Laurent Girin, Robin Gerzaguet, Aude Costard, etc. Merci aux étudiants (les bons et les moins bons) pour qui j'ai pris plaisir à échanger, guider, accompagner.

Puis j’ai fait passer des expériences. Merci à tous mes couples préférés : Nico & Yanica, en tant que pilotes hors-pairs, et tous les autres « vrais sujets », dont la CNIL m’oblige à taire le nom mais qui se reconnaitront. Je souhaite que les liens qui vous unissent soient bien généralisables.

D’autres liens, d’autres sens, d’autres connexions. Je remercie mes parents d’avoir toujours encouragé le petit chercheur en moi et créé un cadre de vie propice à l’amour et la sagesse. Merci à Mani et Neko, pour les moments doux de réconfort et les diverses indignations. Mil gracias à Sofia Saborido y Pablo Inza y Andres Sautel pour m’avoir montré le beau visage argentin de la connexion.

Merci enfin à mes divers relecteurs pour leur œil frais, perçant, poli et enthousiaste : Lionel Agud, Pierre Reboul, Nicolas Matthieu, Annette Bergeron, Antoine Coutrot (the first of all !), Michael Acquadro. Et encore un énorme merci à Nico, Chloé et Annette pour votre disponibilité et vos inestimables retours, frais et au pied levé !

Quand j’ai fini ma thèse, je ne comprenais qu’un petit bout du sens du mot « connexion ».

Financement

Ces travaux de thèse ont été financés en majeure partie par une bourse fléchée Bonus Qualité Recherche de Grenoble-INP (BQR 8-2010, durée 3 ans). Une année supplémentaire a été financée sous la forme d'un contrat d'ATER (Assistant Temporaire à l'Enseignement et à la Recherche) à temps plein. Ces travaux ont également bénéficié du support financier du projet européen ERC-2012-AdG-320684-CHESS.

Table des matières

RESUME ..... **i**

ABSTRACT ..... **iii**

REMERCIEMENTS ..... **v**

FINANCEMENT ..... **vii**

TABLE DES MATIERES ..... **ix**

TABLE DES FIGURES ..... **xiii**

INDEX ..... **xvii**

INTRODUCTION **1**

CHAPITRE 1. LE COUPLAGE INTERPERSONNEL : PRINCIPES FONDAMENTAUX **5**

1.1 VUE D'ENSEMBLE SUR LES PRINCIPES PREDISPOSANT AU COUPLAGE INTERPERSONNEL 5

1.2 1ER NIVEAU DE COUPLAGE INTERPERSONNEL : S'ALIGNER AVEC L'ENVIRONNEMENT. 8

1.2.1 Régularités statistiques au sein de notre environnement 8

1.2.2 Couplage esprit - corps - monde 9

1.2.3 Similarité entre les individus 12

1.2.4 Prédire son état futur 14

1.2.5 Monde intérieur et représentations mentales 17

1.2.6 Perception active 18

1.2.7 Synthèse 1er niveau 19

1.3 2E NIVEAU DE COUPLAGE INTERPERSONNEL : S'ALIGNER SOI AVEC LES AUTRES 21

1.3.1 Evolution et socialité 21

1.3.2 Perception sociale : visages, mouvements et agentivité 22

1.3.3 Perception de la parole 25

1.3.4 Conscience de soi, conscience des autres 28

1.3.4.1 Représentations partagées et distinctes entre soi et les autres 28

1.3.4.2 Théorie de l'esprit 30

1.3.4.3 Prédire le comportement des autres 31

1.3.4.4 Bases neurophysiologiques 31

1.3.5 Processus de simulation 34

1.3.5.1 Notion de simulation 34

1.3.5.2 Système de neurones miroirs 35

1.3.5.3 Anticiper ses actions et celles d'autrui. 36

1.3.6 Empathie 39

1.3.6.1 Emotions 39

1.3.6.2 Empathie : bref historique 40

1.3.6.3 Définition opérationnelle 41

1.3.6.4 Bases neurophysiologiques 42

1.3.6.5 Facteurs modulatoires et déficits sociaux 44

1.3.7 Synthèse 2e niveau 45

1.4 3E NIVEAU DE COUPLAGE INTERPERSONNEL : ALIGNEMENTS RECIPROQUES. 46

1.4.1 Interaction sociale chez l'humain 46

1.4.2 Synergies interpersonnelles 48
1.4.3 Synthèse 3e niveau 52
1.5 SYNTHESE SUR LES DIFFERENTS NIVEAUX DE COUPLAGE INTERPERSONNEL 53

CHAPITRE 2. ETAT DE L'ART EN NEUROSCIENCES DE L'INTERACTION SOCIALE 57

2.1 SYNTHESE DU PAYSAGE EXPERIMENTAL 57
2.1.1 L' « interactive turn » en neurosciences sociales 57
2.1.2 Une vue synthétique sur les processus de cognition sociale 62
2.1.2.1 Dimension horizontale: domaines de cognition sociale 63
2.1.2.2 Dimension verticale : étages du traitement de l'information sociale 64
2.1.2.3 Une catégorisation en termes de mécanismes explorés, mais aussi de paradigmes expérimentaux et points de vue théoriques. 65
2.1.3 Sur quels mécanismes cérébraux reposent les processus sociocognitifs ? 66
2.2 ETAT DE L'ART SUR LA SYNCHRONIE INTERPERSONNELLE 68
2.2.1 Etudes sur la ToM en coopération / compétition 68
2.2.2 Résonances affectives 70
2.2.3 Coordination et action conjointe 72
2.2.4 Etudes transversales - communiquer sur la même longueur d'onde 77
2.2.4.1 Regard partagé 77
2.2.4.2 Communication verbale et non-verbale 78
2.2.5 Conclusion 80

CHAPITRE 3. VERS UN CADRE D'ANALYSE ADAPTE AUX DONNEES HYPERSCANNING-EEG 83

3.1 INTRODUCTION 83
3.2 L'ELECTROENCEPHALOGRAPHIE : UNE FENETRE SINGULIERE SUR L'ACTIVITE DU CERVEAU 84
3.2.1 Bref contexte historique 84
3.2.2 Depuis les neurones jusqu'aux signaux EEG : principes physiques 85
3.2.3 Limitations 87
3.2.4 Extension à l'hyperscanning-EEG 90
3.3 COMMENT MESURER LE COUPLAGE D'UN CERVEAU A L'AUTRE? 92
3.3.1 Définitions 92
3.3.2 Tour méthodologique des mesures de couplage en hyperscanning 92
3.3.2.1 Intercorrélation 94
3.3.2.2 Canonical Correlation Analysis (CCA) 94
3.3.2.3 Cohérence 95
3.3.2.4 Phase synchrony / Phase Locking Value (PLV) / Phase Synchronization Index 96
3.3.2.5 Integrative Coupling Index (ICI) 97
3.3.2.6 Causalité de Granger (GC) 98
3.3.2.7 Partial Directed Coherence (PDC) 99
3.3.3 Une structure dans les liens ? Outils issus de la théorie des graphes 100
3.3.4 Limitations 102
3.3.4.1 Lien non-trivial entre mesures de couplage et mécanismes biophysiques sous-jacents .. 102
3.3.4.2 Nature transitoire et complexe du couplage 102
3.3.4.3 Obstacles à l'interprétation des synchronisations mesurées en EEG 105
3.4 ELECTROENCEPHALOGRAPHIE ET SEPARATION AVEUGLE DE SOURCES (BSS) 108
3.4.1 Principes généraux 108
3.4.1.1 Formalisation du problème 108
3.4.1.2 Résoudre la BSS : principes fondamentaux 110
3.4.1.3 Cadre intégratif des procédures d'optimisation par diagonalisation conjointe 112
3.4.2 Application à l'analyse de signaux EEG 115
3.4.2.1 Prérequis de base pour la séparation de sources en EEG 115

3.4.2.2 Application pratique ... *117*
3.4.2.3 Validation des outils sur données EEG / ECoG ... *118*
3.5 EXTENSION DE LA BSS A PLUSIEURS JEUX DE DONNEES ET APPLICATION A L'HYPERSCANNING-EEG 122
3.5.1 Intérêt et principe ... 122
3.5.2 Validation des outils sur données hyperscanning-EEG ... 123
3.6 LIMITES ET DIRECTIONS FUTURES ... 129
3.7 CONCLUSION ... 131

CHAPITRE 4. COUPLAGE INTERPERSONNEL LORS DU TOUCHER AFFECTIF ... 135

4.1 INTRODUCTION ... 135
4.1.1 Lignes directrices ... 135
4.1.2 Pourquoi le toucher ? ... 137
4.2 COUPLAGE PHYSIOLOGIQUE LORS DU TOUCHER SOCIAL ... 139
4.2.1 Présentation de l'étude et de ses résultats ... 139
4.2.2 Addendum ... 152
4.2.2.1 Complément théorique et expérimental: notion de corégulation affective ... 152
4.2.2.2 Complément méthodologique : modèles de couplage physiologique ... 154
4.3 ANALYSES SUR LES DONNEES HYPERSCANNING-EEG ... 157
4.3.1 Hypothèses sur l'activité cérébrale et le couplage intercérébral ... 157
4.3.2 Jeu de données dual-EEG ... 159
4.3.3 Analyses individuelles au niveau des sources: approche group-BSS ... 161
4.3.3.1 Méthode ... 161
4.3.3.2 Résultats ... 162
4.3.4 Analyses inter-sujets au niveau des sources: approche par JBSS ... 166
4.3.4.1 Méthode ... 166
4.3.4.2 Résultats ... 168
4.3.5 Analyses inter-sujets en surface : synchronie de phase multivariée ... 173
4.3.5.1 Méthode ... 173
4.3.5.2 Résultats ... 174
4.3.6 Analyses inter-sujets dans l'espace tangent: approche ANODI ... 176
4.3.6.1 Méthode ... 176
4.3.6.2 Résultats ... 177
4.3.7 Discussion ... 179
4.4 CONCLUSION ... 181

CONCLUSION ET DIRECTIONS FUTURES ... 185

5.1 SYNTHESE DES RESULTATS PRINCIPAUX ... 185
5.2 DISCUSSION GENERALE ... 185
5.2.1 Aspects théoriques ... 187
5.2.2 Aspects méthodologiques ... 189
5.2.3 Aspects expérimentaux ... 190
5.3 PERSPECTIVES ... 192
5.4 POSTFACE ... 193

REFERENCES ... 195

ANNEXES ... 221

6.1 CV ... 221
6.2 ARTICLE DE REVUE EN NEUROSCIENCES DE L'INTERACTION SOCIALE ... 224
6.3 MISE EN PLACE DE L'EXPERIENCE HYPERSCANNING-EEG SUR LE TOUCHER ... 231

6.3.1 Photographies 231
6.3.2 Branchements audio/vidéo et capteurs/contrôleurs 232
6.3.3 Branchement des amplificateurs EEG + physio 233
6.3.4 Détail du système EEG 234
6.3.5 Description du logiciel de passation 235
6.3.6 Diagramme de classes simplifié du logiciel de passation 236
6.3.7 Caractéristiques des triggers et modalité d'émission 237
6.3.8 Fichiers d'instructions sujets 238
6.3.9 Checklist préparation de la salle 240
6.3.10 Checklist installation sujets 240
6.3.11 Consignes 241
6.3.12 Fiche d'inclusion volontaire 242
6.3.13 Fiche bilan passation 243
6.4 QUESTIONNAIRES 244
6.4.1 Questionnaire d'empathie 244
6.4.2 Questionnaire d'empathie, analyse des résultats 246
6.4.3 Questionnaire d'auto-évaluation (self-report) 246
6.5 MESURES PHYSIOLOGIQUES 247
6.5.1 Pulse Rate Variability (PRV): définition 247
6.5.2 Pulse Rate Variability (PRV): estimation 248
6.5.3 Pulse Rate Variability (PRV) : analyses 249
6.5.4 Respiration Volume per Time (RVT) : définition et estimation 250
6.6 RESULTATS PRELIMINAIRES SUR LA CCA PAR FENETRES GLISSANTES 251
6.6.1 Contexte 251
6.6.2 Approche par CCA sur fenêtres glissantes 251
6.6.3 Résultats préliminaires et simulations 251
6.6.4 Conclusion 257
6.7 RESULTATS PRELIMINAIRES SUR UNE MESURE DE SYNCHRONIE DE PHASE TEMPS-FREQUENCE ET MULTIVARIEE 257
6.7.1 Introduction 257
6.7.2 Présentation de la méthode 258
6.7.3 Etude de performances 260

Table des figures

FIGURE 1.1 Illustration des différents niveaux de couplage interpersonnels. xv
FIGURE 1.2 Illustration des interactions entre le système nerveux, le corps et l'environnement. 11
FIGURE 1.3 Exemples d'invariants structurels dans le cerveau humain. 13
FIGURE 1.4 Exemple d'inférence dans la perception visuelle 14
FIGURE 1.5 Architecture fonctionnelle du codage prédictif. 16
FIGURE 1.6 Distribution du regard de 20 personnes sur un tableau lors d'une exploration libre. 19
FIGURE 1.7 Couplage des activités corticales entre individus en réponse à un stimulus commun. 20
FIGURE 1.8 Evolution du cerveau et socialité 22
FIGURE 1.9 Perception des visages, du mouvement biologique et attribution de l'agentivité. 24
FIGURE 1.10 Organisation fonctionnelle de la perception de la parole 27
FIGURE 1.11 Imitation spontanée et tâche de mentalisation. 30
FIGURE 1.12 Réseaux cérébraux impliqués dans la conscience de soi et des autres. 33
FIGURE 1.13 Principe des neurones miroirs et activité cérébrale lors de l'observation de l'action. 35
FIGURE 1.14 Modèle prédictif action-perception 37
FIGURE 1.15 Empathie et esthétique 41
FIGURE 1.16 Systèmes neurobiologiques impliqués dans l'empathie. 43
FIGURE 1.17 Quelques exemples d'interactions sociales complexes chez l'humain. 47
FIGURE 1.18 Observation versus interaction : une différence systémique 49
FIGURE 1.19 Expérience d'interaction perceptive au sein d'un environnement virtuel minimal 50
FIGURE 1.20 Le jeu du miroir : dynamiques de l'improvisation gestuelle conjointe. 52
FIGURE 2.1 Illustration du paysage expérimental en neuroscience de l'interaction sociale. 61
FIGURE 2.2 Illustration tirée de la Margarita Philosophica 62
FIGURE 2.3 Taxonomie des études en neuroscience impliquant des individus en interaction. 63
FIGURE 2.4 Cartes d'activation de la jonction temporo-pariétale droite pour différentes conditions sociales. .. 64
FIGURE 2.5 Circuit de régulation du traitement de l'information sociale-émotionnelle chez l'humain. 66
FIGURE 2.6 Différentes structures cérébrales suivant l'engagement émotionnel et d'interaction sociale 67
FIGURE 2.7 Illustration anatomique des structures profondes du cerveau. 68
FIGURE 2.8 Connectivité fonctionnelle inter-cérébrale (« hyper-brain network ») 69
FIGURE 2.9 Motifs de synchronie de phase entre les membres du chœur 71
FIGURE 2.10 Expériences musicales en hyperscanning-EEG. 72
FIGURE 2.11 Illustration du paradigme de « finger tapping » et de son étude en dual-EEG. 73
FIGURE 2.12 Etude de l'imitation spontanée du mouvement des mains. 75
FIGURE 2.13 Etude de la synchronisation comportementale implicite. 76
FIGURE 2.14 Etude de l'attention conjointe en couplant hyperscanning-IRMf et dual-oculométrie. 77
FIGURE 2.15 Couplage cérébral entre un narrateur et son auditeur. 78
FIGURE 2.16 Etude des synchronies cérébrales entre sujets lors d'une tâche de parole alternée. 79
FIGURE 3.1 Système international 10-20 utilisé pour standardiser l'enregistrement de l'activité EEG 85
FIGURE 3.2 Cellules pyramidales et dipôle électrique équivalent 86
FIGURE 3.3 Types de mesure en EEG 87
FIGURE 3.4 Illustration des effets de conduction volumique et de mélange des sources EEG 88
FIGURE 3.5 Motifs EEG à la surface du crâne suivant l'orientation de la source corticale 89
FIGURE 3.6 Contribution de sources non cérébrales au niveau du signal EEG 89
FIGURE 3.7 Estimation des matrices inter-spectrales par périodogramme moyenné 96
FIGURE 3.8 Illustration du principe de la causalité de Granger 99
FIGURE 3.9 Principales mesures de la topologie d'un réseau 101
FIGURE 3.10 Illustration des graphes comme outils d'analyse des réseaux cérébraux 101
FIGURE 3.11 Différents types de couplage inter-fréquence (« cross-frequency coupling », CFC) 103
FIGURE 3.12 Exemple simple de mesure inadéquate d'un couplage inter-fréquence (CFC) 104
FIGURE 3.13 Obstacles à l'interprétation des synchronisations observées en EEG de surface 106

FIGURE 3.14 Illustration de la BSS dans le cas d'un mélange linéaire instantané 109
FIGURE 3.15 Illustration de la BSS par diagonalisation de structures de statistiques du second ordre 112
FIGURE 3.16 Une indépendance des sources corticales… toute relative. 116
FIGURE 3.17 Illustration de la séparation et de la rétroprojection des sources électrophysiologiques 118
FIGURE 3.18 Implantation des électrodes intracrâniennes et localisation des sources estimées par BSS. 119
FIGURE 3.19 Matrices de corrélation des signaux EEG/ECoG et des composantes obtenues par BSS 120
FIGURE 3.20 Evolution temporelle et caractéristiques spectrales des signaux ECoG et de la composante #4 .. 121
FIGURE 4.1 Le toucher : une modalité sensorielle au rôle social essentiel. 139
FIGURE 4.2 Hypothèses sur la localisation spatiale des activités cérébrales et du couplage intercérébral 158
FIGURE 4.3 Montage EEG utilisé au cours de cette expérience 160
FIGURE 4.4 Cartes topographiques et spectres des sources globales estimées par gBSS 163
FIGURE 4.5 Cortex sensorimoteur, sources globales 164
FIGURE 4.6 Cortex préfrontal, sources globales 165
FIGURE 4.7 Exemple de visualisation de la significativité des mesures de couplage entre SE 169
FIGURE 4.8 Cartes topographiques et spectres des sources estimées pour le couple #9 170
FIGURE 4.9 Exemple de sources alignées, localisées au niveau du cortex sensorimoteur. 171
FIGURE 4.10 Exemple de sources alignées, localisées au niveau du cortex préfrontal 172
FIGURE 4.11 Table et vue schématique des groupes d'électrodes définis 174
FIGURE 4.12 Exemple de carte temps-fréquence pour la synchronie de phase multivariée. 175
FIGURE 4.13 Illustration de la mesure de distance riemannienne dans l'espace tangent 176
FIGURE 4.14 Matrice de covariance complète et intercovariance extraite dans l'espace tangent 177
FIGURE 6.1 Photographies de la salle Persee où se déroule l'expérience (2/2) 231
FIGURE 6.2 Photographies de la salle Persee où se déroule l'expérience (1/2) 231
FIGURE 6.3 Vue schématique du montage capteurs + contrôleurs. 232
FIGURE 6.4 Vue schématique du montage audio/vidéo. 232
FIGURE 6.5 Montage gUSBAmp pour chaque sujet, vue détaillée des branchements face avant. 233
FIGURE 6.6 Branchement des quatre amplificateurs gUSBAmps 233
FIGURE 6.7 Exemple d'une réalisation du signal de trigger 237
FIGURE 6.8 Exemple de signal électrocardiogramme et de signal de pouls. 247
FIGURE 6.9 Détermination des points d'intérêt (« fiducial points ») du signal PPG. 248
FIGURE 6.10 Exemple pratique du calcul du signal PPG et de la mesure d'intervalle Pulse-Pulse. 249
FIGURE 6.11 Illustration du calcul de la RVT 250
FIGURE 6.12 Illustration de la mesure de Respiration Volume per Time (RVT) 250
FIGURE 6.13 Evolution au fil du temps des corrélations canoniques entre les 3 premières composantes 252
FIGURE 6.14 Données hyperscanning-EEG, corrélations canoniques moyennes sur toutes les fenêtres 253
FIGURE 6.15 Données simulées, évolution du nombre d'échantillons par fenêtre. 254
FIGURE 6.16 Données simulées, évolution de la bande passante. 255
FIGURE 6.17 Données simulées, évolution du nombre de signaux par jeu de donnée. 256
FIGURE 6.18 Vue schématique de l'estimation de matrices cross-spectrales par méthode de Welch. 259
FIGURE 6.19 Déterminants des inter-spectres 259
FIGURE 6.20 Vue schématique de l'estimation de matrices cross-spectrales par méthode de Welch. 259
FIGURE 6.21 Exemple de signaux de test 263
FIGURE 6.22 Effet de la régularisation dans le cas univarié 264
FIGURE 6.23 Effet du moyennage temporel 264
FIGURE 6.24 Effet de la taille de fenêtre temporelle 265
FIGURE 6.25 Effet de la régularisation lors de l'augmentation du nombre de signaux couplés par groupe 266
FIGURE 6.26 Effet de l'augmentation du nombre de signaux couplés par groupes 266

Table des tables

Table 1.1 Le concept du soi, une construction multidimensionnelle. 29
Table 1.2 Développement affectif : un phénomène dynamique et multi-échelle 40
Table 2.1 Comparaison entre les paradigmes en « isolation » ou en « interaction » en cognition sociale. 58
Table 3.1 Principales mesures de connectivité applicables à l'analyse de données hyperscanning 94
Table 3.2 Taxonomie de méthodes variées reposant sur des procédures de diagonalisation 114
Table 3.3 Hypothèses de base des méthodes de BSS appliquées aux signaux EEG 115
Table 4.1 Plan factoriel et hypothèses initiales sur l'état affectif et le couplage interpersonnel. 159
Table 4.2 Design factoriel 2x2 utilisé pour l'ANODI 178

Index

bas niveau 19, 23, 38, 64, 70, 123, 129
BSS ..... *voir séparation de sources*
connectivité 12, **92**, **93**, 102, 189
contagion émotionnelle 29, 38, **42**, 71, 137, 153, 246
contagion motrice 29, 40, 44, 64, 71, 138, 179
contingence 7, **48**, 187
corégulation **152**, 180, 191
couplage 5, 9, 21, 46, 53, **92**, 139, 189
couplage physiologique **71**, **139**, **152**, 154, 180, 191
écologie 20, **60**, 65, 70, 136, 179, 191, 192
EDA ..... *voir réponse électrodermale*
EEG ..... *voir électro-encéphalographie*
électro-encéphalographie **84**, 115, 160
émotion 21, 29, **39**, 42, 63, 70, 136, 138, 152, 192
empathie **39**, 65, 70, 139, 153, 157, 180, 244
engagement 6, 21, **46**, **67**, 137
évolution 9, 12, 21, 30, 64
gBSS ..... *voir séparation de sources de groupe*
graphe 68, 74, **92**, **100**
haut niveau 14, 17, 22, 26, 31, 38, 64, 69, 79
hyperscanning-EEG 70, 72, 83, **90**, 123, 157, 179, 186
hyperscanning-IRMf 68, 70, 77
hyperscanning-NIRS 70
imagerie spectroscopique proche infrarouge 189
imitation 51, 74
interaction 6, **46**, 53, 57, 68, 90, **92**, 136, 139, 190
IRMf ..... *voir résonance magnétique fonctionnelle*
JBSS ..... *voir séparation de sources conjointe*
mécanisme 14, 38, 43, 48, 60, 65, 66, 102, 187, **225**
mesure physiologique 136, **141**, 190, 192, 247
mimétisme ..... *voir contagion motrice*
NIRS ..... *voir imagerie spectroscopique proche infrarouge*
processus 62, 66, 137, 153, **225**
réponse électrodermale 71, **143**, 191
résonance magnétique fonctionnelle 25, 26, 36, 43, 44, 78
rythme 8, 18, 25, 73, 78, 92, 158
SE ..... *voir source estimée*
séparation de sources 84, 88, **108**, 115, 118
séparation de sources conjointe 114, **122**, 166, 191
séparation de sources de groupe 161
simulation **34**, 43, 51, 58, 65, 70
source estimée 107, **109**, 115, 118, 162, 168
ssVEP ..... *voir Steady State Visually Evoked Potential*
Steady State Visually Evoked Potential 124
synchronie 18, 46, 78, **92**, 105, 130, 173, 188, 257
synergie 6, 10, **48**, 53, 75
système 10-20 ..... **84**, 159, 234

taxonomie..... **63**, 68, 137, 188
théorie de l'esprit.....15, **30**, 42, 63, 66, 192
ToM ..... *voir théorie de l'esprit*
toucher social 64, 135, **137**, 153, 157, 191

Introduction

Introduction

L'être humain est social avant tout, et vit en interaction continue avec ses semblables et le monde extérieur. La formation et le maintien de liens sociaux intenses a rendu nécessaire l'émergence de facultés mentales permettant aux individus de communiquer, de se coordonner et de comprendre les intentions, actions et états mentaux d'autrui. L'étude des bases neuronales de ces capacités sociales et cognitives a récemment éveillé l'intérêt de la communauté scientifique avec l'avènement du champ des neurosciences sociales. Cependant, on assiste à une critique croissante des paradigmes expérimentaux classiques utilisés jusqu'ici, à savoir l'étude de l'humain en isolation. A la clé, une revendication pour basculer vers un référentiel multi-centré où l'on considère les activités cérébrales et physiologiques de l'ensemble des individus en interaction.

Nos travaux de recherche s'inscrivent dans la continuité de ce tournant interactif en neuroscience sociale. Plus spécifiquement, ils visent à explorer les bases cérébrales de l'interaction sociale, par le biais notamment de l'électro-encéphalographie synchrone de plusieurs individus (hyperscanning-EEG). Dans ce contexte, un phénomène présentant un intérêt tout particulier est celui du couplage des corps et cerveaux en interaction.

Pour faire avancer notre compréhension des systèmes complexes et de leurs interactions, tels que le cerveau plongé dans son environnement social, il est indispensable d'adopter une démarche transdisciplinaire qui multiplie les approches et les points de vue sur l'objet étudié. Cette thèse s'articule donc autour de trois volets théoriques, méthodologiques et expérimentaux, distincts mais complémentaires dans leur fonction. Cette composition nous a amené à organiser le mémoire sous la forme de chapitres pouvant être lus indépendamment les uns des autres, mais néanmoins interconnectés par de nombreux liens et rappels. Chacun de ces chapitres étant largement introduit, discuté et conclu, nous ne développons pas plus loin cette introduction.

Nous voulons néanmoins insister sur le caractère encore très exploratoire et la prise de risque attenant à ce domaine de recherche. Cet enjeu essentiel nous a convaincu de l'importance d'une réflexion de fond sur les concepts, les outils, les paradigmes. Du point de vue théorique et méthodologique, nous considérons donc qu'une analyse la plus large possible de la littérature existante, et l'organisation de cette littérature en taxonomies opérationnelles, est une contribution que nous demandons à voir évaluer comme un produit de recherche en soi. Du point de vue expérimental, la mise en œuvre d'un paradigme écologique et novateur constitue là encore une contribution que nous revendiquons en tant que telle, indépendamment des résultats que nous en attendions, et qui sont forcément en deçà de nos espérances.

Le mémoire est organisé de la manière suivante :

- Le premier chapitre, « Le couplage interpersonnel : principes fondamentaux », brosse le vaste paysage des mécanismes biologiques que l'on sait impliqués dans nos interactions sociales et influences interpersonnelles. Il s'agit de notre état de l'art général. Nous avons organisé la littérature en suivant un premier cadre conceptuel où l'on s'intéresse aux conditions d'apparition du couplage interpersonnel.
- Le deuxième chapitre, « Etat de l'art en neurosciences de l'interaction sociale », décrit le tournant interactif que connaissent les approches expérimentales, théoriques et méthodologiques en neurosciences sociales. Nous proposons un second cadre théorique qui a pour but d'appréhender les rôles fonctionnels possibles du couplage interpersonnel, et qui nous permet de structurer un

état de l'art spécifique de la littérature en hyperscanning. Cette revue de questions des études en neuroscience de l'interaction sociale se veut exhaustive, et a fait l'objet d'une publication dans un article de journal (Chatel-Goldman et al., 2013b).

- Le troisième chapitre, « Vers un cadre d'analyse adapte aux données hyperscanning-EEG » aborde les aspects méthodologiques de cette thèse. On y présente des travaux en traitement du signal qui visent à développer des méthodes d'analyse adéquates pour les données produites au cours d'expérimentations en hyperscanning-EEG. En particulier, nous démontrons l'avantage des approches par séparation de sources conjointe (JBSS) sur les méthodes classiques à travers une étude comparative de leurs performances sur données hyperscanning-EEG. Cette étude a fait l'objet d'une publication dans une conférence internationale (Chatel-Goldman et al., 2013a).
- Le quatrième chapitre, « Couplage interpersonnel lors du toucher affectif », présente notre contribution expérimentale. On y décrit la première étude hyperscanning-EEG où sont explorés les effets du toucher affectif sur le couplage des activités cérébrales et physiologiques entre individus en interaction (Chatel-Goldman et al., 2014). Ces analyses sur données réelles nous donnent l'opportunité d'appliquer les outils introduits dans le chapitre précédent.
- Enfin, le chapitre de conclusion synthétise nos réflexions sur ces travaux et sur l'avenir du domaine.

Chapitre 1

Le couplage interpersonnel: principes fondamentaux

Chapitre 1. Le couplage interpersonnel : principes fondamentaux

Dans cette partie, nous nous intéressons à la question du « comment » : par quels moyens plusieurs individus parviennent-ils à résonner sur la même longueur d'onde ? L'élucidation fine des mécanismes en jeu lorsque nous établissons de telles connections reste une question ouverte. Cependant, nous avons déjà une idée générale des principes prédisposant au couplage interpersonnel. Dans cette section, nous donnons dans un premier temps une vue d'ensemble sur ces principes fondamentaux. Nous proposons un premier cadre théorique connectant différents niveaux de couplages interpersonnels à leurs principes sous-jacents. Chacun des principes décrits fait ensuite l'objet d'une sous-partie où il est éclairé à la lumière des recherches actuelles. Il est à noter ici que nous prenons le parti de ne pas détailler ces notions *in extenso*, la revue de question approfondie étant l'objet du second chapitre.

1.1 Vue d'ensemble sur les principes prédisposant au couplage interpersonnel

Les concepts choisis dans ce déroulé subjectif sur le cerveau (termes en gras) sont développés de façon succincte dans la suite de ce premier chapitre.

Au cours de l'évolution, les organismes vivants **agissent et doivent s'adapter à l'environnement** pour maximiser leur survie. Heureusement, il existe une certaine structure dans le monde qui nous entoure, qui ne se résume pas à un chaos aléatoire mais où l'on observe au contraire des **régularités statistiques**. Chez l'humain, l'adaptation collective à ces invariants entraine une importante **similarité entre individus** qui partagent des attributs anatomiques et fonctionnels en commun.

Pour ajuster notre comportement, le cerveau utilise les régularités de l'environnement afin de **prédire son état futur**. Pour cela, il s'appuie sur sa **mémoire et ses représentations mentales** qu'il actualise à travers **une perception active** de ce qui l'entoure.

Ces éléments posent déjà les fondations d'**un premier niveau de couplage interpersonnel** observable lorsque plusieurs individus sont confrontés aux mêmes stimuli (Fig. 1.1A).

Agir sur l'environnement nécessite d'avoir **conscience de soi et des autres**, et de pouvoir prédire les conséquences de ses actions, ce que notre cerveau réalise à travers des **processus de simulation sensorielle et motrice**. Ces derniers reposent en partie sur **le lien étroit entre perception et action**.

L'homme a évolué au sein d'un **contexte social complexe** nécessitant de pouvoir comprendre et se coordonner avec ses congénères. Pour réaliser ces fonctions sociales, notre cerveau s'appuie en partie

sur les mêmes structures que celles utilisées pour prédire les conséquences de nos propres actions, en **simulant autrui pour comprendre ses intentions et ses émotions**.

De ces processus « internes » de perception active et de prédiction de soi et des autres découle **un second niveau de couplage interpersonnel**, qui apparait lorsque nous cherchons activement à aligner nos sens et nos représentations sur celles d'autrui (Fig. 1.1B).

Enfin, la majeure partie des situations d'interaction sociale impliquent l'engagement et la **participation réciproque de deux individus ou plus**. Des individus en interaction sont couplés à travers une même boucle perception-action. Par conséquent, ils ont tendance à synchroniser leur comportement à de nombreux niveaux – consciemment ou non. Un exemple frappant de cela est la **communication parlée**, qui s'appuie en partie sur une coadaptation des interlocuteurs alignant leurs représentations à différents niveaux linguistiques: phonétique, grammatical, sémantique, etc.

La réciprocité dans l'interaction sociale permet une adaptation mutuelle et l'apparition de **synergies interpersonnelles.** Il s'agit de la condition nécessaire à l'émergence **d'un troisième niveau de couplage entre individus** qui forment alors les sous-parties couplées d'un système adaptif complexe (Fig. 1.1C).

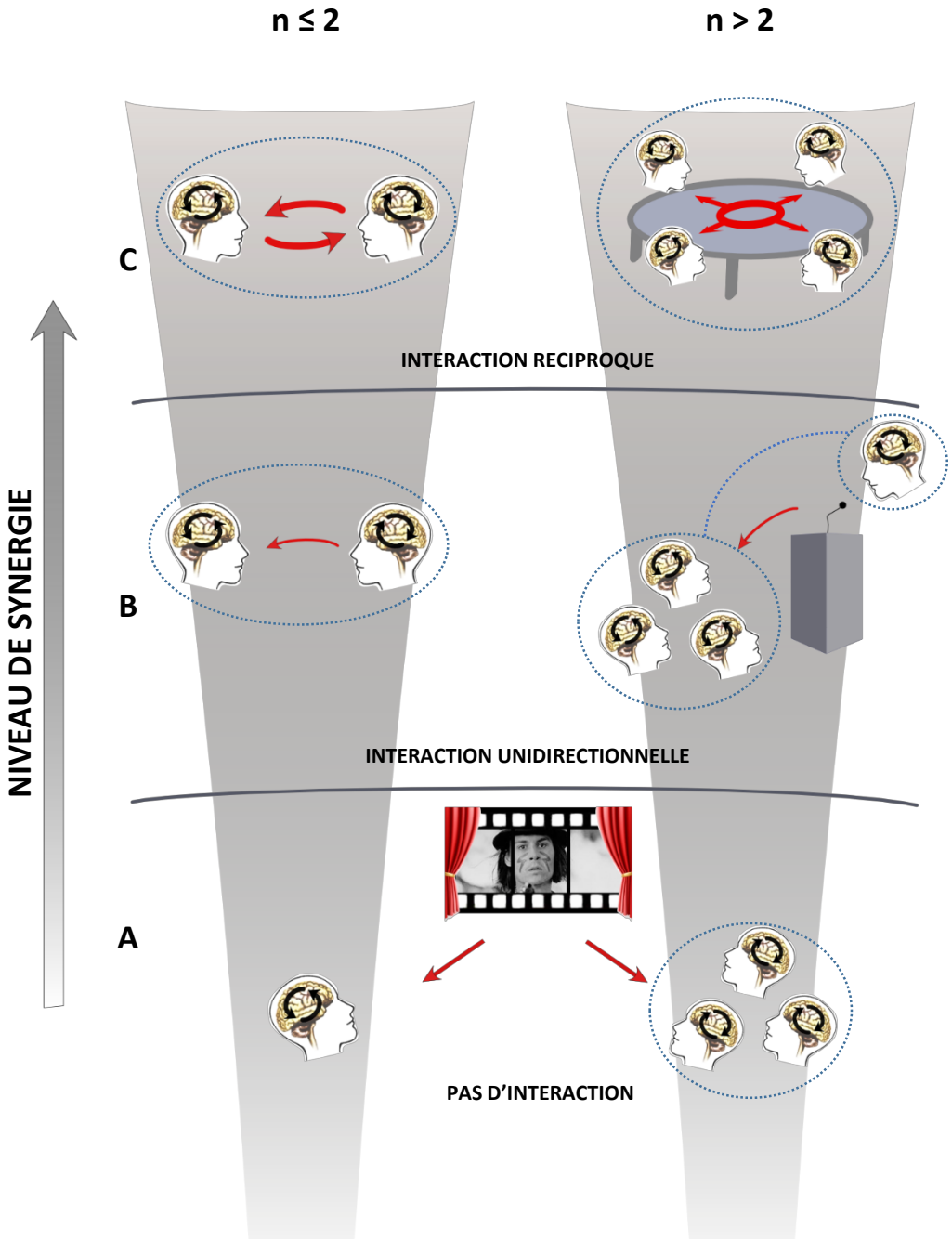


FIGURE 1.1 Illustration des différents niveaux de couplage interpersonnels.
Les flèches doubles noires représentent le lien étroit entre action et perception au sein des individus. Les flèches rouges représentent les transferts d'information. Les cercles bleus illustrent le couplage interpersonnel. Le niveau de synergie peut être vu comme différents degrés de contingence interactive, qui s'étend de boucles perception-action entre individus inexistantes à simples et enfin réciproques. **(A)** Couplage "stimulus-to-brain" en l'absence d'interaction sociale. Gauche : chaque individu a une capacité naturelle à se coupler au monde physique. Droite : synchronisation inter-sujet indirecte causée par les similitudes anatomiques et fonctionnelles dans nos réponses à l'environnement. **(B)** Couplage *directif* des corps et des cerveaux. Ici un individu (ou plus) se synchronise aux signaux générés par un autre individu sans qu'il n'y ait réciprocité. **(C)** Couplage *mutuel* des corps et des cerveaux. Ici les individus sont liés au sein d'une boucle de perception-action bidirectionnelle. Dans cette situation, les mécanismes basiques de couplage "stimulus-to-brain" sont toujours en jeu. L'apparition de synergies interpersonnelles est déterminée par l'existence d'une boucle perception-action non perturbée entre les individus engagés dans une interaction réciproque. Ces motifs émergents de l'interaction constituent en soi des mécanismes de cognition sociale.

1.2 1er niveau de couplage interpersonnel : s'aligner avec l'environnement.

1.2.1 Régularités statistiques au sein de notre environnement

Selon le modèle cosmologique actuel, l'univers observable est issu d'une phase dense et chaude, une sorte de bouillonnement chaotique et aléatoire de particules primordiales. Très vite cependant, un certain ordre apparait. Des atomes se stabilisent et s'agrègent en amas de matière formant des étoiles et planètes, qui s'organisent en un ballet céleste marqué par sa régularité. La vie émerge, gouvernée à son tour par la périodicité de motifs qui se répètent dans le temps et l'espace. Le soleil s'élève et se couche. Les jours s'allongent et raccourcissent. Se succèdent les phases de la lune, les marées, les saisons, la précession des équinoxes. L'alternance des cycles de vie et de mort de chaque être vivant donnent naissance à la continuité de la vie sur Terre. Les rythmes de la Nature engendrent une temporalité qui marque nos existences, lie et distingue nos passé, présent et futur.

Très tôt, l'homme est fasciné par ces mouvements mystérieux qui semblent se répéter de façon perpétuelle. L'observation du ciel a donnée naissance à la première science qui soit, l'astronomie, où l'on a cherché à décrire les motifs cosmologiques récurrents. Les calendriers ont offert un outil de mesure efficace des cycles naturels, auxquels on a consacré une part importante de notre culture. Par exemple, les religions juives et musulmanes s'accordent sur le calendrier lunaire, les chrétiens adoptent le calendrier solaire. Le cycle des crues du Nil était si important et si facilement prédictible que les Egyptiens ont basé leur calendrier ancien dessus (Parker, 1950). La cosmologie Hindouiste considère que tous les rythmes de la Nature découlent des cycles de création et de destruction de l'univers. Pour les décrire, elle a développé une métrique très précise du temps (Narayan, 2007) qui s'étend de 10^{-7}s (trasarenu) à 10^{22}s (jour de Brahma). La découverte du rythme circadien (du latin *circa* « environ », et *diem* « jour ») présent chez la plupart voire la totalité des animaux et des végétaux, et l'essor de la chronobiologie (l'étude des rythmes biologiques) témoignent de l'influence décisive des cycles naturels sur les organismes vivants.

Ainsi, sur du moyen et long terme, notre vie est fortement impactée et coordonnée par la structure temporelle récurrente des phénomènes naturels qui nous entourent. Ce principe se vérifie également à une échelle plus réduite. Chez l'humain, la sensation subjective du temps qui passe n'est possible que dans un intervalle de temps relativement court compris entre une dizaine de millisecondes et quelques dizaines de minutes[1]. Notre meilleure résolution temporelle est inférieure à la seconde, ce qui correspond à la durée typique de nos actions motrices, du tempo de la musique, ou encore de la parole (Buzsáki, 2009, p.8). Autant de signaux omniprésents dans notre environnement social riche, et qui présentent une structure spatiale et temporelle bien définie. Le cas de la parole audio-visuelle est particulièrement frappant, avec une durée moyenne de syllabes – une possible unité de base de la chaine parlée – d'environ 250 ms, et ce quel que soit le langage considéré. Ces statistiques « universelles » sur les signaux de parole s'appliquent aussi bien aux sons qu'aux images perçues, l'enveloppe acoustique étant fortement corrélée avec les mouvements d'ouverture de la bouche (Chandrasekaran et al., 2009). De façon plus générale, les outils d'analyse actuels nous ont permis d'examiner les propriétés statistiques des signaux naturels à grande échelle. Les résultats sont sans appel : aussi bien les sons que les images issus de notre environnement présentent une structure très

[1] Cet intervalle de temps correspond globalement à la plage de fréquence des oscillations cérébrales, qui pourraient assurer entre autres une fonction de « métrique temporelle interne » (Buzsáki, 2009, p.125).

forte[1] et leur densité spectrale d'énergie semble suivre une loi de puissance (Attias and Schreiner, 1997; Schwartz and Simoncelli, 2001).

Pour résumer, le monde qui s'offre à nos sens présente de fortes régularités. Dès le début de la vie, ses propriétés statistiques façonnent notre cerveau à la fois dans sa structure et sa fonction[2] (Hari and Kujala, 2009).

1.2.2 Couplage esprit - corps - monde

"Ask not what's inside your head but what your head's inside of"
William M. Mace (1977)

Une fonction commune à tous les systèmes nerveux est de permettre à l'organisme de se mouvoir au sein de son environnement. Déplacer des parties spécifiques du corps ou son ensemble peut être utile même en l'absence d'information sensorielle. Au début, un simple mouvement rythmique était suffisant pour nourrir des formes animales primitives qui vivaient dans l'océan entourées d'une nourriture abondante[3]. Une fois qu'une forme de contrôle moteur s'est mise place, ces organismes simples ont développé des organes sensoriels leur permettant de guider les mouvements de manière plus efficace afin d'aller chercher de la nourriture, d'éviter des situations potentiellement dangereuses, de se reproduire plus facilement, etc. Pour assurer ces fonctions à la complexité croissante, l'évolution a privilégié le développement d'un système nerveux au cœur de ce processus. Celui-ci utilise les informations de l'environnement (et de l'état interne de l'organisme) afin d'exécuter des commandes motrices appropriées permettant *in fine* de maximiser la survie.

Du fait de leur interaction continue au cours de l'évolution, le système nerveux central, le corps et l'environnement se sont *co-adaptés*. Cette influence réciproque, à la fois dans leur développement et dans leur fonctionnement, fait de la combinaison esprit-corps-monde un système complexe *couplé*, aux dynamiques riches et très structurées (Fig. 1.2). Une métaphore musicale peut illustrer ce propos. La vision classique (cognitiviste) du cerveau consiste à lui assigner le rôle de chef d'orchestre du corps : il choisit la partition (les programmes moteurs) et dirige exactement les musiciens (les muscles). Par opposition, concevoir le cerveau comme faisant partie d'un système dynamique couplé revient ici à le considérer comme un joueur de jazz engagé dans une improvisation avec les autres membres du groupe (le corps et l'environnement) et dont le résultat musical émerge de leurs échanges réciproques.

Cette conception incarnée, dynamique et interactive s'appuie sur de nombreux arguments (Chiel and Beer, 1997), que l'on résume ici succinctement :

1. Le corps assure un pré-traitement des entrées sensorielles et un post-traitement des sorties motrices (Fig. 1.2A). Par conséquent, étudier les signaux uniquement en entrée et en sortie du cerveau ne permet pas d'avoir une vue complète sur les mécanismes sensori-moteurs.

[1] Pour un observateur ayant connaissance des structures en jeu, ces signaux présentent une certaine *redondance*, i.e., une portion spatiale ou temporelle donnée peut être prédite à partir d'une autre portion. Cette propriété est utilisée dans les techniques de communication modernes afin de compresser ou transmettre efficacement des signaux.

[2] Ces régularités nous affectent avec cependant un biais très fort de notre motivation et attention qui orientent notre intérêt et nous donnent l'énergie d'apprendre et d'agir.

[3] C'est le cas des copépodes herbivores, les organismes pluricellulaires les plus abondants de la planète. Ces petits crustacés se nourrissent d'algues unicellulaires de petite taille par simple filtration de l'eau.

- *exemple de pré-traitement*: les ondes sonores sont transformées par le corps d'un auditeur[1] (principalement la tête, le pavillon de l'oreille et le conduit auditif), ce qui permet de localiser l'origine d'un son, tant en azimut que verticalement (Blauert, 1997).
- *exemple de post-traitement* : les muscles filtrent les composantes haute-fréquence des sorties nerveuses (Partridge, 1966), et pour le même signal électrique leurs réponses diffèrent suivant de nombreux paramètres : position, niveau d'activation préalable, etc. (Zajac, 1993).

2. L'évolution et le développement commun entraînent une correspondance entre les propriétés neuronales et périphériques (Fig. 1.2B).
   - *exemple au niveau évolutif :* entre les grands singes et l'hominidé, le système vestibulaire s'est modifié de façon à accroitre la sensibilité aux mouvements verticaux, ce qui est essentiel pour maintenir l'équilibre lors de la locomotion bipède (Spoor et al., 1994).
   - *exemple au niveau développemental :* la plasticité des aires sensori-motrices dans le cerveau, même chez l'adulte, permet de maintenir la correspondance entre le système nerveux et sa périphérie lors des changements morphologiques qui ont lieu tout au long de la vie (Majewska and Sur, 2006).

3. La structure de la périphérie impose des contraintes qui sont en fait autant d'opportunités pour le système nerveux.
   - *En termes de contraintes*, le cerveau ne peut traiter des informations qui ne lui sont pas délivrées par les organes sensoriels, pas plus qu'il ne peut commander des mouvements physiquement impossibles à effectuer en raison des limites biomécaniques de l'organisme.
   - *En termes d'opportunités*, ces contraintes permettent néanmoins de simplifier la tâche de contrôle moteur. En effet, commander le mouvement de chaque muscle indépendamment imposerait une charge de calcul bien trop importante pour le système nerveux, ce que le physiologiste russe Nikolai Berstein a identifié comme étant le «*degrees of freedom problem* » (Bernstein, 1967). Une solution proposée (Tuller et al., 1982) est que nos effecteurs sont couplés et se compensent mutuellement au sein de synergies musculaires qui possèdent moins de degrés de liberté. Ainsi les contraintes de structure imposent une compression dimensionnelle qui facilite le contrôle moteur (Riley and Turvey, 2002).

4. Il existe une boucle perception-action close et continue entre le système nerveux, le corps et l'environnement (Fig. 1.2C).
   - Le système nerveux est informé sans cesse en retour aux mouvements qu'il induit sur sa périphérie (Blakemore et al., 2000) et sur le monde qui l'entoure.
   - Ces retours et les propriétés dynamiques de l'environnement jouent un rôle vital dans l'adaptation du comportement.
   - Les propriétés de nos sens et de nos moyens d'action définissent la relation spécifique entre un individu et son environnement.

[1] On caractérise ces transformations par une « fonction de transfert relative à la tête » (en anglais, HRTF : head-related transfer function). Au cours du développement, le cerveau apprend ces relations reliant la localisation spatiale des sources et leur filtrage. Chaque HRTF est unique et dépend de notre morphologie. Toutefois, prendre en compte des HRTF « moyennes » à l'enregistrement (technique binaurale) permet la spatialisation sonore la plus proche de l'écoute naturelle.

Ainsi pour résumer, le rôle du système nerveux ne consiste pas simplement à donner des ordres à partir des informations qu'il reçoit, mais plutôt à évoquer des motifs dynamiques appropriés au sein d'un système couplé dont il fait lui-même partie (Fig. 1.2D).

Ce point de vue sur le couplage et la relation étroite entre le cerveau, le corps et l'environnement fait écho à de nombreux courants de pensée, que l'on cite ici à titre informatif. Un point de vue similaire est adopté au sein du champ de la cybernétique – l'étude théorique du contrôle chez les animaux et les machines – et en particulier par Ashby pour qui le cerveau est un système dynamique générant des comportements appropriés (Ashby, 1960). Les travaux sur la robotique autonome soulignent que le comportement intelligent est une propriété émergente d'un agent situé au sein d'un environnement avec lequel il interagit sans cesse (Brooks, 1991). La psychologie écologique a longtemps insisté sur une perspective dynamique de la perception et de l'action, et sur l'interdépendance entre l'organisme et l'environnement (Gibson, 1979). Les vues de Francisco Varela sur une cognition « énactive » mettent aussi l'accent sur l'aspect essentiel des interactions entre le cerveau, l'organisme et l'environnement pour l'émergence d'une activité consciente (Thompson and Varela, 2001; Maturana and Varela, 1980). Finalement, au sein des sciences cognitives, on assiste à une prise de conscience progressive de l'importance de considérer un cerveau intégré dans un corps et dans le monde qui l'entoure pour comprendre tous les aspects de la cognition (Engel et al., 2013; Hari and Kujala, 2009).

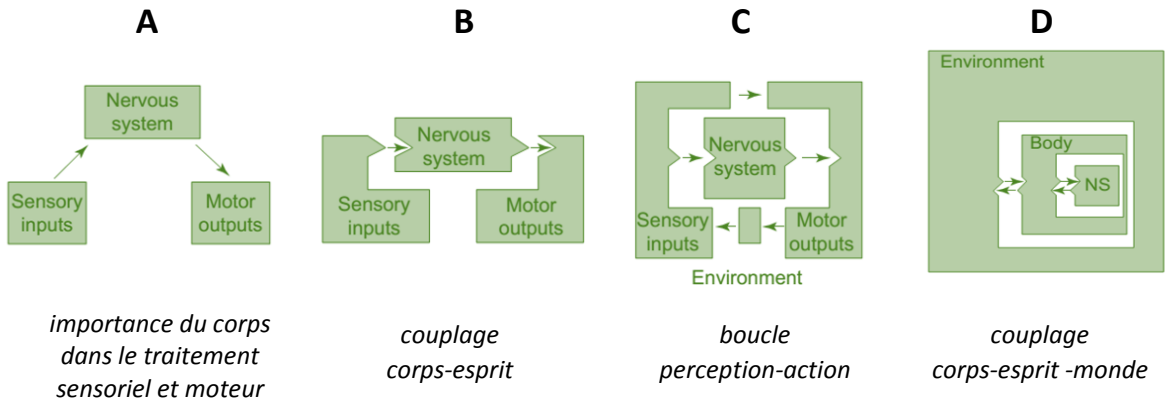


FIGURE 1.2 Illustration des interactions entre le système nerveux, le corps et l'environnement.
Les différents diagrammes illustrent la prise en compte progressive du couplage entre ces trois systèmes. Les flèches symbolisent un transfert d'information. Les inserts triangulaires symbolisent un couplage. **(A)** La plupart des entrées sensorielles sont prétraitées par le corps lui-même, et les sorties motrices sont transformées par les muscles et les propriétés biomécaniques du corps. **(B)** La co-adaptation et le co-développement du système nerveux et du corps entrainent une forte complémentarité et correspondance entre eux, ce qui crée à la fois des contraintes et des opportunités pour le contrôle par le cerveau. **(C)** Le fonctionnement du système nerveux est affecté par des retours en provenance de ses propres sorties motrices et de l'environnement. Ces rétroactions jouent un rôle fondamental pour l'ajustement de notre comportement. **(D)** Le système nerveux, le corps et l'environnement forment un système complexe *couplé*. Cet état de fait autorise l'émergence d'un comportement adaptatif riche aux dynamiques complexes et très structurées. Son étude requiert une vue globale sur ces trois systèmes en interaction. Adapté de Chiel and Beer (1997).

1.2.3 Similarité entre les individus

Chez l'humain, les caractéristiques typiques du cerveau adulte sain (poids[1], anatomie des grandes voies neuronales, nombre de synapses par neurones, proportion de matière blanche/grise, etc.) suivent une loi normale (Buzsáki, 2006, p.40) et sont largement déterminées au niveau génétique (Thompson et al., 2001; Chen et al., 2013). La faible variabilité neuroanatomique entre individus a permis, dès le XIXème siècle, de délimiter des aires cérébrales suivant l'organisation des cellules pour obtenir des cartes du cortex qui sont encore utilisées à ce jour (Zilles and Amunts, 2010).

D'où vient cette grande similarité dans la topologie cérébrale entre individus? Dans sa structure, notre cerveau apparaît comme le résultat d'un compromis entre des objectifs en termes d'évolution (s'adapter et prédire son environnement) et des coûts métaboliques et de « câblage neuronal » (Bullmore and Sporns, 2012).

L'évolution de la connectivité corticale pourrait refléter une adaptation à la structure des entrées sensorielles les plus rencontrées. Cet ajustement aux métriques temporelles et spatiales du monde extérieur permet de traiter les informations sensorielles de façon efficace en exploitant leur régularité[2]. L'idée d'un codage efficace des stimuli naturels a été proposée sous les termes de «efficient coding hypothesis» par Horace Barlow, inspiré de la théorie de l'information que Shannon avait introduite quelques années auparavant (Barlow, 1961). Elle a reçu le soutien de nombreux résultats empiriques obtenus au sein de différentes modalités sensorielles. Au niveau visuel, un codage efficace est réalisé par des populations de neurones qui implémentent des filtres de Gabor (Olshausen and Field, 1996) dont les champs récepteurs, orientés et localisés, extraient au mieux les contours, des caractéristiques importantes et récurrentes des scènes naturelles. Les neurones de la rétine, du corps géniculé latéral et du cortex visuel primaire V1 répondent de manière parcimonieuse[3] et plus importante à des stimuli ayant des statistiques en 1/f (Buzsáki, 2009, p.47). Dans son ensemble, le système visuel humain est optimisé pour traiter l'information spatiale contenue dans les images naturelles (Párraga et al., 2000). Au niveau du système auditif, les fibres nerveuses du nerf cochléaire sont organisées pour encoder de manière efficace les propriétés acoustiques pertinentes de sons naturels variés, à la fois au niveau temporel et spectral, qu'ils soient biologiques ou non (Lewicki, 2002).

Un principe structurel important dans le cerveau est l'organisation du cortex suivant des cartes topographiques (Jbabdi et al., 2013). Ces cartes, observées chez tous les vertébrés, assurent une représentation topographique corticale efficace des relations de voisinage omniprésentes dans l'environnement. De tels arrangements spatiaux semblent offrir un compromis économique en termes de connections et de calculs dans le cerveau (Bullmore and Sporns, 2012): les neurones qui interagissent le plus sont groupés ensemble, ce qui réduit le coût métabolique nécessaire à leur mise en place et à leur fonctionnement. Les cartes topographiques pourraient aussi apparaitre naturellement en réponse au besoin de projeter de manière optimale un monde extérieur en trois dimensions (ou plus) sur une surface corticale en deux dimensions (Graziano and Aflalo, 2007). Ainsi dans le cerveau, la plupart de nos entrées sensorielles sont organisées de manière topographique, et cette organisation est relayée par la suite au sein de nombreux modules du cortex. Par exemple, les projections du nerf optique sont organisées de façon rétinotopique, les projections auditives en lien avec le noyau cochléaire s'arrangent de façon tonotopique. Il en va de même pour les projections

[1] Le cerveau typique d'un homme adulte pèse 1350g (Buzsáki, 2006, p.39).

[2] Ou encore, en termes de traitement statistique du signal : les traitements sensoriels bas niveau semblent réalisés à travers un codage neuronal efficace qui viserait à extraire des réponses indépendantes en exploitant la redondance statistique des signaux en entrée.

[3] Parcimonieux est employé ici comme traduction du terme « sparse » en anglais.

tactiles/motrices qui innervent les cortex sensoriels/moteurs primaires de façon somatotopique[1]. Dans ces derniers cas, les régions corticales ont une surface d'autant plus grande que les parties du corps considérées sont plus complexes du point de vue de leur sensibilité/motricité. On appelle cette représentation déformée du corps humain à la surface du cortex « l'homonculus de Penfield », du nom du neurologue américain Wilder Penfield (1891–1976) qui l'a découverte (Fig. 1.3).

En résumé, l'adaptation aux régularités de l'environnement apparaît comme un principe d'organisation anatomique-fonctionnel majeur dans l'évolution et le développement cérébral. Le cerveau se serait ajusté pour répondre efficacement aux stimuli les plus probables. La contrepartie ? L'apparition d'illusions et d'hallucinations, au cours desquelles notre cerveau nous trompe lorsqu'il est confronté à des stimuli rares qu'il ne parvient pas à interpréter. D'un point de vue interindividuel, l'adaptation à un milieu et à des contraintes communes donne lieu en conséquence à une importante similarité entre individus.

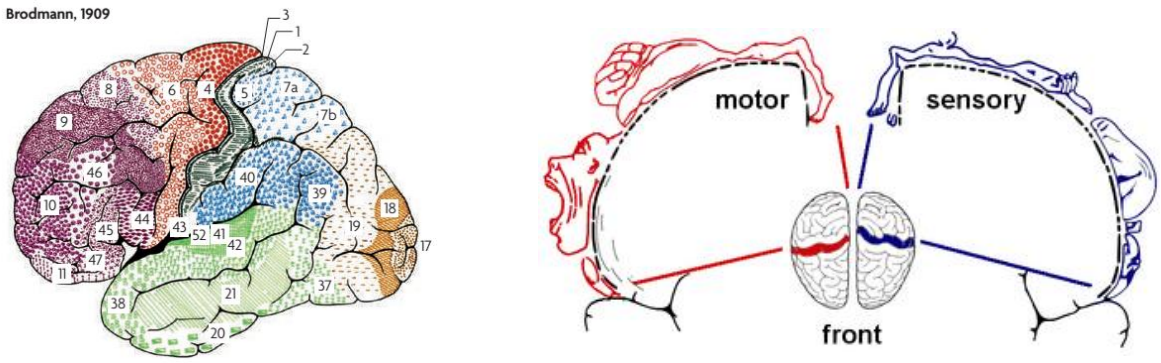


FIGURE 1.3 Exemples d'invariants structurels dans le cerveau humain.
(Gauche) Aires de Brodmann telles que décrites en 1909 (Zilles and Amunts, 2010). **(Droite)** Homonculus moteur et sensoriel.

[1] On retrouve également des connections topographiques entre régions corticales, notamment à travers les faisceaux d'axones du corps calleux qui interconnectent les deux hémisphères cérébraux. Chaque site cortical est connecté de façon préférentielle avec son homologue contre-latéral (Wahl et al., 2007).

1.2.4 Prédire son état futur

"One of the most general function of living organisms is to look ahead, to produce future"
François Jacob (1992)

L'inférence statistique semble faire partie des opérations les plus élémentaires, automatiques et inconscientes de notre cerveau (Téglás et al., 2007). Ce processus inductif, par lequel on intègre les informations sur le passé et le présent pour estimer l'aboutissement futur le plus probable, est modélisable par le cadre des statistiques bayésiennes. Ce cadre théorique peut être appliqué de manière très large et fournit toute une série de prédictions qui concernent à la fois l'apprentissage (Tenenbaum et al., 2011), les émotions et la conscience de soi (Seth, 2013), les processus attentionnels (Friston, 2009), la nature des décisions qui sont prises dans notre système perceptif et moteur (Adams et al., 2012), et jusqu'à l'architecture corticale qui permet ce type de décisions (Bastos et al., 2012; Friston et al., 2012). Au-delà des aspects psychophysiques de la perception et de l'action, l'inférence bayésienne peut également modéliser des processus à un haut niveau cognitif : apprentissage du langage, reconnaissance des mots, inférence sur l'esprit d'autrui, etc. (Dehaene, 2012). Ainsi, il est tout à fait possible que nos capacités sociales à comprendre et à s'aligner avec les autres reposent (au moins en partie) sur des mécanismes d'inférence. C'est pourquoi il nous semble indispensable d'introduire brièvement le sujet ici.

L'inférence bayésienne[1] est une théorie mathématique simple qui caractérise le raisonnement plausible en présence d'incertitudes. L'hypothèse en cognition bayésienne est que le cerveau contient des mécanismes évolués de raisonnement probabiliste. Nos décisions combinent un calcul bayésien de la probabilité sur le monde extérieur avec une estimation de la valeur probable et des conséquences de nos choix. Le cadre bayésien pourrait expliquer la manière dont notre cerveau anticipe sur le monde (concepts de codage prédictif) et répond à la nouveauté (propagation des signaux d'erreur). Cette vue suivant laquelle la prédiction et la correction d'erreur constituent des principes fondamentaux pour comprendre le fonctionnement du cerveau est en plein essor dans les sciences de la cognition (Clark, 2013).

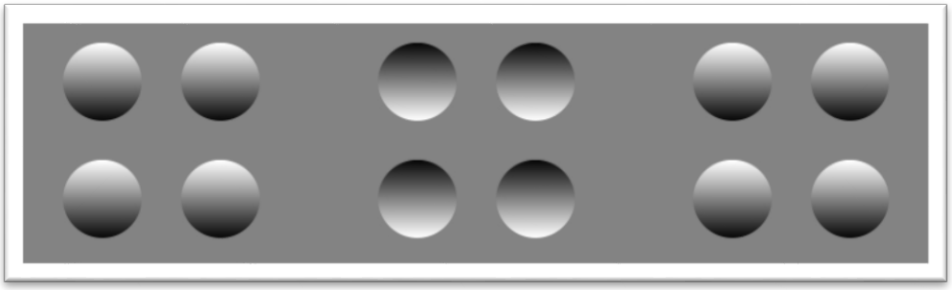


FIGURE 1.4 Exemple d'inférence dans la perception visuelle : influence des *a priori* d'illumination sur la perception de figures concaves ou convexes.
Le cerveau interprète des entrée sensorielles comme des indications sur un monde structuré. Lorsqu'il dispose d'informations perceptives ambigues comme c'est le cas ici (simples gradients de niveaux de gris ayant la même probabilité d'être des creux ou des bosses), le cerveau utilise des *a priori* sur les états cachés du monde extérieur. Dans le cas présent, il tire des inférences sur la source de lumière, supposée venir du haut, pour en déduire la forme des objets. C'est pourquoi retourner la figure entraine une perception inversée.

[1] Les principes du raisonnement bayésien ont été proposés par le révérend Thomas Bayes (1701-1761), pasteur de l'Église presbytérienne et mathématicien britannique. Sans nier l'inventivité de Bayes, on s'accorde aujourd'hui à penser que sa règle n'est qu'une application simple de la règle du produit en théorie des probabilités, déjà connue de Bernoulli et de De Moivre, et dont Laplace (1774) percevra, le premier, le très vaste champ d'applications (Dehaene, 2012).

Le concept de codage prédictif considère le contenu perceptif comme le résultat d'une inférence probabiliste, orientée par un savoir *a priori*, sur les causes extérieures de nos signaux sensoriels. En d'autres termes, notre cerveau utiliserait des informations préalables sur l'état du monde pour en tirer une interprétation la plus probable (Fig. 1.4). Ce concept dépasse la vue classique de la perception en tant que processus largement « bottom-up » de détection de caractéristiques. Il propose, au contraire, que le contenu perceptif est déterminé par des signaux prédictifs « top-down » issus d'un modèle génératif des causes plausibles de nos entrées sensorielles (Fig. 1.5). Ce modèle hiérarchisé réalise donc une correspondance entre les causes (actions) et leurs conséquences (sensations). Son inversion permet de générer des prédictions sur le monde extérieur et résout implicitement le problème du liage perceptif en expliquant comment des indices multisensoriels peuvent résulter d'une même cause (Bastos et al., 2012).

Selon l'hypothèse du codage prédictif, le cerveau essaye en permanence de minimiser l'écart entre ses entrées et ses modèles internes (erreur de prédiction) à travers des calculs neuronaux qui approximent une inférence bayésienne. De façon importante, minimiser l'erreur de prédiction peut se faire soit par la mise à jour des modèles génératifs (inférence perceptive et apprentissage, ajustement du modèle à l'environnement) soit en réalisant des actions permettant d'aligner ses états sensoriels avec les prédictions (inférence active, ajustement de l'environnement au modèle). Dans la plupart des cas, il est considéré que ces processus se déroulent de façon continue et simultanée, ce qui souligne encore une fois une continuité profonde entre la perception et l'action.

Les erreurs de prédiction sont associées avec une précision (gain synaptique) qui détermine leur influence sur les traitements hiérarchiques subséquents. L'optimisation de ces poids de précision permettrait de relativiser à quel point les erreurs de prédiction sont résolues par la mise à jour des modèles génératifs ou par l'action. Ce mécanisme est interprété comme un moyen naturel de comprendre et d'implémenter les processus attentionnels (Friston, 2009).

Nous ne détaillons pas plus avant les mécanismes d'inférence bayésienne et leurs applications car ce n'est pas le sujet ici. Il est cependant important de noter l'énorme potentiel de ce cadre théorique pour expliquer la cognition dans son ensemble et plus encore[1]. Malgré cela, à notre connaissance la recherche sur l'inférence bayésienne pour expliquer les processus de cognition sociale est encore très peu développée. Les quelques travaux à ce jour se sont concentrés sur des mécanismes de théorie de l'esprit (voir sections 1.3.4 et 1.3.5) dans un contexte observationnel (e.g., Kilner et al., 2007; Baker et al., 2009). Dans le dernier chapitre, nous introduirons quelques pistes de réflexion autour du rôle possible de la prédiction dans l'alignement des corps et des esprits en interaction.

[1] Voir e.g., l'élaboration par Karl Friston d'une théorie unificatrice sur le cerveau (et sur la vie) basé sur son principe de minimisation de l'énergie libre (Friston, 2010, 2013).

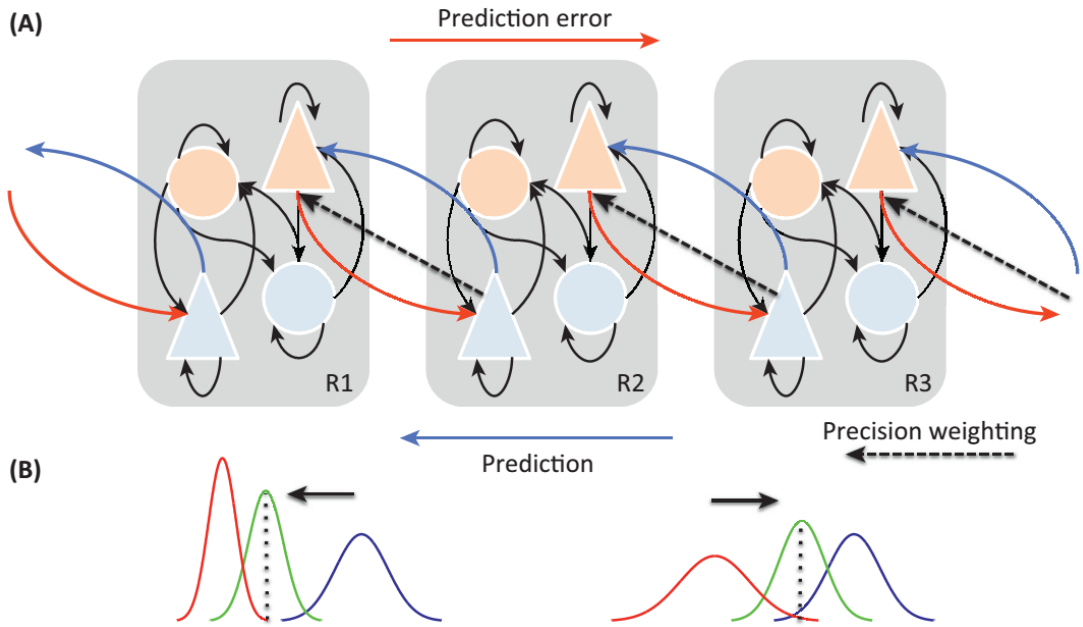


FIGURE 1.5 Architecture fonctionnelle du codage prédictif.
(A) Représentation schématique de l'organisation hiérarchique du codage prédictif suivant trois régions corticales de « bas niveau » (R1) à « haut niveau » (R3). Les projections *bottom-up* (de bas à haut niveau) transmettent le signal d'erreur (flèches rouges) en se propageant depuis des « unités d'erreur » (orange clair) situées dans les couches superficielles du cortex jusqu'à des « unités d'état» (bleu clair) situées dans les couches profondes, et inversement pour les projections *top-down* (de haut à bas niveau) qui transmettent le signal de prédiction (flèches bleues). Les erreurs de prédiction sont associées avec des précisions qui déterminent l'influence relative des flux top-down ou bottom-up. Les poids de précision (lignes pointillées) régulent le gain sur l'erreur de prédiction, et donc l'importance qui lui est accordée. Les triangles représentent des neurones pyramidaux et les cercles représentent des inter-neurones inhibiteurs.
(B) Influence des poids de précisions sur l'inférence bayésienne. Les courbes représentent les distributions de probabilité d'un signal sensoriel (axe horizontal). A gauche, un signal sensoriel associé avec une précision importante (en rouge, perception sûre) influe fortement sur le modèle génératif futur (en vert) comparé au modèle passé (en bleu). A droite, un signal sensoriel associé avec une précision faible a un effet opposé sur nos attentes futures. Adapté de Seth (2013).

1.2.5 Monde intérieur et représentations mentales

"Whilst part of what we perceive comes through our senses from the object before us, another part (and it may be the larger part) always comes […] out of our own head."
William James (1890)

La section précédente pose les bases de ce en quoi pourraient consister nos « représentations » internes et leur mécanismes sous-jacents: des modèles génératifs sur le monde mis à jour par inférence perceptive et active. Cette reconstruction de la réalité extérieure est un ajustement continuel de nos motifs cérébraux auto-générés aux influences extérieures.

Cependant, le cerveau élabore sa représentation du monde en s'aidant seulement en partie des informations qu'il reçoit des organes sensoriels. En effet, les entrées sensorielles ne dominent pas complétement l'activité corticale, mais semblent plutôt jouer un rôle modulateur assez restreint (Destexhe, 2011). Ainsi, le cerveau perçoit et construit le monde « de l'intérieur »[1], et ce d'autant plus à mesure que l'on atteint des réseaux neuronaux et fonctions de haut niveau (Buzsáki, 2009, p.11). Il produit une activité électrique spontanée et permanente même en l'absence de toute stimulation externe. Un exemple frappant et vécu de tous est celui des rêves qui ont lieu lors du sommeil paradoxal. À ce moment, l'activité du cerveau est alors étonnamment similaire à celle de l'éveil (Nir and Tononi, 2010). Cette constatation a conduit Roberto Llinás à proposer que notre état de conscience éveillée peut être considéré comme « un rêve modulé par les sens » (Llinás and Paré, 1991).

Ainsi en l'absence de tâche spécifique et indépendamment de ses entrées sensorielles, le cerveau affiche une activité intrinsèque aux motifs fonctionnels relativement persistants. Les structures cérébrales impliquées dans ces oscillations au repos ont été baptisées «réseau du mode par défaut» (Default Mode Network, DMN) et constituent depuis peu un sujet de recherche actif (Raichle and Snyder, 2007)[2]. De nombreux travaux se sont penchés sur le rôle fonctionnel possible du DMN et ses dysfonctionnements au sein de troubles cérébraux variés (nous n'irons pas plus loin dans les détails). De façon intéressante, des études récentes ont mis en évidence un chevauchement remarquable entre les réseaux impliqués dans le DMN et les régions typiquement activées dans les processus sociocognitifs (Mars and Neubert, 2012). Ces observations ont été interprétées comme révélatrices d'une prédisposition particulière des humains à voir le monde avant tout comme un environnement social, au point que les processus sociocognitifs pourraient constituer un mode de pensée par défaut lorsque l'on n'est engagé dans aucune tâche particulière (Schilbach et al., 2008).

[1] Cette hypothèse a été proposée par l'électrophysiologiste Rodolpho Llinás et à reçu un important support expérimental depuis (Llinás and Paré, 1991; Destexhe, 2011). Elle repose sur la constatation que les connexions «internes» (cortico-corticales) sont largement prépondérantes face aux connections afférentes des entrées sensorielles (thalamo-corticales).

[2] Nos connaissances sont encore limitées à ce sujet, mais deux arguments principaux appuient l'importance de cette activité au repos dans le fonctionnement cérébral (Raichle and Snyder, 2007). En premier lieu, nos réponses aux demandes momentanées de l'environnement (i.e. les tâches mentales) n'influent que d'environ 1% dans le budget énergétique total du cerveau. Deuxièmement, ces activités intrinsèques ne sont pas des fluctuations aléatoires mais au contraire affichent un remarquable degré d'organisation fonctionnelle.

1.2.6 Perception active

Les objets qui nous entourent transmettent, directement ou indirectement, différentes formes d'énergie – par exemple de nature électromagnétique, chimique ou mécanique – qui se propagent dans l'environnement sous la forme de signaux physiques – lumière, composants chimiques, pression. Nous captons ces stimuli par l'intermédiaire de récepteurs spécifiques et les traduisons sous la forme d'influx nerveux interprétables par le cerveau. Ce procédé physiologique donne naissance à la perception sensorielle avec ses différents canaux – vue, odorat, goût, audition, toucher. Comme vu précédemment, notre cerveau anticipe et confronte sans cesse ces expériences multisensorielles à ce qu'il connait déjà. Il peut ainsi faire des hypothèses sur l'état du monde extérieur afin de choisir un comportement adapté.

De façon importante, ce procédé ne se résume pas à un traitement passif de nos entrées sensorielles. Au contraire, les organismes sondent activement[1] l'environnement et le modifient en déplaçant leurs surfaces réceptrices : tête, yeux, mains, langue, etc. (Hasson et al., 2012). Ce processus permet de sélectionner les informations pertinentes et d'affiner nos percepts (Figure 1.6).

Le concept de perception active repose ainsi sur une collaboration étroite entre les systèmes moteurs et sensoriels avec l'attention au cœur de ce processus. De façon importante, ici les synchronies jouent un rôle fondamental. En effet, le flux sensoriel tend à être rythmique dû à la rythmicité de nos routines motrices[2], et la manipulation attentionnelle de ces oscillations dans les voies sensorielles est un instrument essentiel de sélection perceptive (Engel et al., 2013). Selon Schroeder et al., (2010), il existerait deux modes attentionnels: « rythmiques » et « continus ». En mode « rythmique », l'alignement des oscillations neuronales basse fréquence avec celles des stimuli pourrait agir comme un filtrage perceptif temporel. Ce dernier viendrait maximiser la sensibilité du système qui se retrouve en phase de haute excitabilité pendant les évènements pertinents. A l'inverse, le mode « continu » opèrerait lorsque les stimuli sont aléatoires et non prédictibles. Dans ce cas, nos processus attentionnels supprimeraient les oscillations neuronales basses fréquences et exploiteraient davantage les oscillations hautes fréquences dans la bande gamma (typiquement au-delà de 25Hz).

Pour résumer, nous appréhendons le monde extérieur à travers nos actions, et ce principe de perception active est un élément essentiel dans le couplage dynamique avec notre environnement. Nous sommes dotés d'une prédisposition naturelle pour cette capacité fondamentale dont l'intensité peut varier suivant l'âge, les compétences ou la vigilance du sujet (Hari and Kujala, 2009).

[1] En robotique, le terme « active sensing » fait référence à l'usage d'un capteur qui nécessite en entrée l'énergie d'une autre source que celle qu'il est en train de sonder (Schroeder et al., 2010). Des exemples classiques au sein des systèmes biologiques incluent l'écholocalisation chez les chauves-souris et les mammifères marins et l'électrolocalisation chez les poissons. Par contraste, les capteurs biologiques tels que les doigts et les yeux sont souvent considérés comme des éléments passifs qui convertissent l'énergie de l'entrée en code neuronal. Cependant un examen plus fin de la manière dont les humains et autres animaux collectent des données de leur environnement suggère qu'il s'agit plutôt d'un processus de perception active.

[2] Pour l'odorat, ce rythme correspond aux fréquences de respirations modulées lors du « sniffing » (reniflement actif clairement visible chez les chiens par exemple). Pour la vision, ces rythmes correspondent aux variations de mouvements saccadiques (autour de 3Hz). Même lorsque l'on fixe un point, les microsaccades de l'œil imposent un rythme très fort au traitement visuel.



FIGURE 1.6 Distribution du regard de 20 personnes sur un tableau lors d'une exploration libre.
Cette carte a été obtenue en utilisant une technique d'oculométrie, et représente la distribution moyenne du regard des 20 sujets lors d'une exploration libre de 10s. Elle montre que nous orientons spécifiquement le regard pour sélectionner l'information saillante dans l'environnement. Elle illustre également le fait que les visages, en tant que stimulus social par excellence, attirent particulièrement l'attention (voir section 1.3.2). Tableau : "Piipunsytyttäjät/Lighting pipes" par Juho Rissanen, 1902. Illustration adaptée de Hari and Kujala (2009).

1.2.7 Synthèse 1er niveau

Dans une certaine mesure, de nombreux êtres vivants partagent des attributs anatomiques et fonctionnels[1]. A travers une trajectoire phylogénétique (évolution) similaire, l'adaptation à un environnement commun amène à une correspondance anatomique entre individus appartenant à des espèces identiques ou proches. Finalement, chez l'humain des trajectoires ontogéniques (développement) semblables et notre socialité complexe conduisent à une correspondance fonctionnelle entre individus, à travers un système élaboré de codes partagés qui inclut le langage, les coutumes et les règles morales (Hasson et al., 2012).

Du fait de nos similitudes anatomiques et fonctionnelles, nos cerveaux répondent au moins en partie de façon analogue à des stimuli identiques. Ainsi, lorsque plusieurs cerveaux sont exposés simultanément à une séquence perceptuelle identique, il s'ensuit que leurs activités peuvent se synchroniser à travers le déroulé synchrone de flux sensoriels communs. Ce couplage indirect peut être renforcé par les processus actifs de sélection attentionnelle. Aucune interaction sociale ou synergie interpersonnelle n'est requise pour obtenir cet effet. Par la suite, on y fera référence sous le terme de « couplage stimulus-to-brain ». Le principe est représenté en Fig. 1.1, partie A.

Ce type de couplage a été mis en évidence de façon très claire au sein d'une série d'expériences du groupe de Uri Hasson à Princeton. Leur créneau : explorer le degré de vraisemblance[2] des activités corticales aux niveaux intra- et surtout inter-individuel, en réponse à des stimuli naturels (Hasson et al., 2010). Pour cela, ils ont mesuré les activités cérébrales de participants par imagerie fonctionnelle

[1] Axiome de base de toutes les sciences humaines: il existe des invariants interindividuels qui justifient d'extrapoler les résultats obtenus sur quelques individus à toute une population.

[2] «Response reliability » en anglais. Ici la plupart du temps les mesures de couplage sont simplement des corrélations moyennes des activités hémodynamiques pour chaque voxel correspondant pour un sujet et entre les sujets.

(fMRI, Functional Magnetic Resonance Imagery) lorsqu'ils regardent librement les mêmes séquences de films (Fig. 1.7). Ces études et les réplications qui ont suivi montrent qu'immergé en conditions naturelles, une large portion du cortex affiche des réponses sélectives et récurrentes qui sont partagées entre tous sujets spectateurs (Hasson et al., 2004, 2008; Jääskeläinen et al., 2008; Wilson et al., 2008). De façon intéressante, certaines réponses n'étaient à l'inverse récurrentes ou partagées que par quelques individus. Ainsi, mettre en évidence le couplage intra- et inter-sujet en situation écologique ouvre une perspective unique sur les processus neuronaux qui sont partagés par tous, ceux exprimés seulement dans un sous-groupe d'individus, ou encore ceux qui caractérisent notre « idiosyncrasie individuelle »[1].

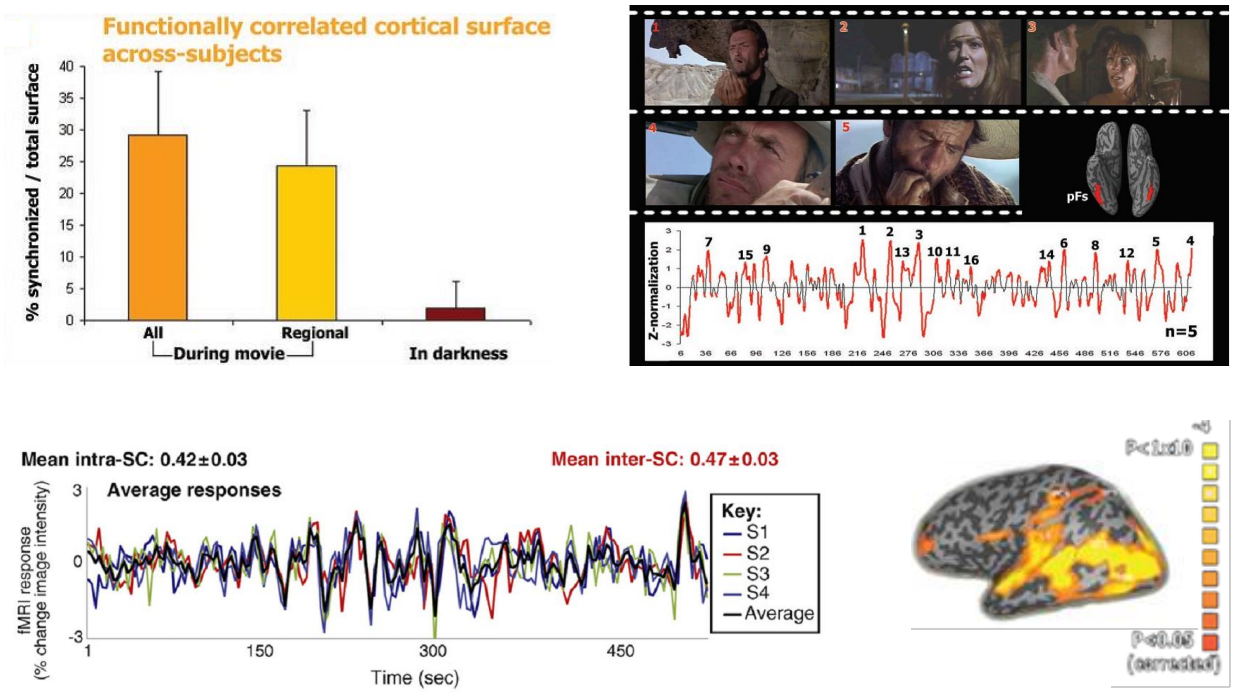


FIGURE 1.7 Couplage des activités corticales entre individus en réponse à un stimulus commun.
(Haut gauche) En réponse à des séquences du film « Le Bon, le Brute et le Truand » de Sergio Leone, les activités corticales des spectateurs sont fortement couplées. **(Haut droite)** Par une approche de « corrélation inverse », le couplage intra- et inter-sujets peut être utilisé pour révéler la sélectivité fonctionnelle de certaines structures cérébrales impliquées de façon récurrente, comme ici le gyrus fusiforme pour le traitement des visages. **(Bas gauche)** Décours temporel de la réponse BOLD au sein du cortex auditif primaire (A1+) moyennée sur deux répétitions pour quatre sujets (S1-4). **(Bas droite)** carte des corrélations significatives entre sujets au niveau de l'hémisphère gauche. Les corrélations s'étendent bien au-delà des cortex visuel et auditif. Adapté de Hasson et al. (2004, 2010).

[1] Ce pléonasme a été employé par le médecin Français Claude Bernard pour évoquer la disposition particulière d'un individu à réagir à un événement extérieur.

1.3 2e niveau de couplage interpersonnel : s'aligner soi avec les autres.

1.3.1 Evolution et socialité

L'esprit humain est un produit de l'évolution biologique. Il est composé d'un ensemble de mécanismes qui se sont construits et adaptés en réponse aux contraintes évolutives auxquelles notre espèce a été confrontée au cours de son histoire naturelle. Une de ces contraintes consiste à s'adapter, depuis des millions d'années et à l'échelle de l'espèce et de l'individu, à la vie dans des groupes sociaux complexes. Vivre en société implique d'entrer dans des relations mutuelles de compétition ou de coopération. Ici, les individus qui possèdent la capacité à prédire le comportement des autres créatures ont plus de chances de survivre et de se reproduire (Decety, 2002). En d'autres termes, des pressions sélectives ont favorisé au cours de l'évolution notre capacité à lire les intentions des autres, à ressentir et à partager leur état subjectif, mais aussi à communiquer, instruire, confronter ses points de vue, prendre des décision collectives, etc. (Frith and Frith, 2012). Autant de fonctions qui nous permettent aujourd'hui de comprendre l'autre avec un haut niveau de précision et de vivre au sein de communautés de plusieurs millions d'individus (Adolphs, 2003). Comment notre « cerveau social » a-t-il évolué vers ce degré de complexité ?

Une découverte récente a particulièrement interpelé les anthropologues. L'analyse du volume relatif du cerveau au sein de nombreuses classes animales révèle que celui-ci est invariablement plus gros pour les espèces ayant un système d'appariement de type monogame, *sauf* pour les primates (Fig. 1.8). Chez ces derniers, on retrouve une corrélation forte et robuste entre le volume relatif du néocortex et la taille du groupe social. Selon Dunbar and Shultz (2007), ces observations suggèrent qu'à un certain point dans leur évolution, les primates ont utilisé les capacités cognitives en jeu dans les relations de couple pour créer et maintenir des relations avec des individus qui ne sont pas des partenaires sexuels. Chez l'humain, les relations sociales au sein d'un couple monogame et dans un groupe d'individus partagent en effet de nombreuses caractéristiques comportementales et psychologiques. Elles impliquent un certain engagement dans l'interaction, le besoin de se coordonner et de se faire confiance. Ces relations étroites sont marquées également par un rôle important des émotions et du soutien affectif (Dunbar, 2010). En société, tous ces éléments sont indispensables au maintien de la cohésion du groupe.

Pour résumer, selon les théories actuelles, il semble que ce soit la charge cognitive intense inhérente à nos capacités sociales complexes qui ait orienté l'évolution vers des cerveaux (et notamment un néocortex[1]) au volume relatif très important. La socialité des primates se distingue de celle des autres espèces par une grande flexibilité et des relations étroites qui généralisent à l'échelle du groupe les liens sociaux intenses initialement propres aux couples appariés (« pairbonds »). Le fait que le système nerveux, par ses propriétés physiologiques, permette de rentrer en résonance affective et motrice avec les autres, et ce dès la naissance, offre les conditions nécessaires au développement du « sens des autres » (Decety, 2002).

[1] Plus précisément, le cortex préfrontal, qui s'est notablement développé depuis le Pléistocène et pour lequel les connexions avec les autres structures limbiques plus anciennes se sont multipliées, joue un rôle particulièrement important dans la cognition sociale et l'intersubjectivité (Decety, 2011). On regroupe les arguments en faveur d'un moteur évolutif social de notre développement neurobiologique sous le terme-valise de la « social brain hypothesis » (Dunbar and Shultz, 2007).

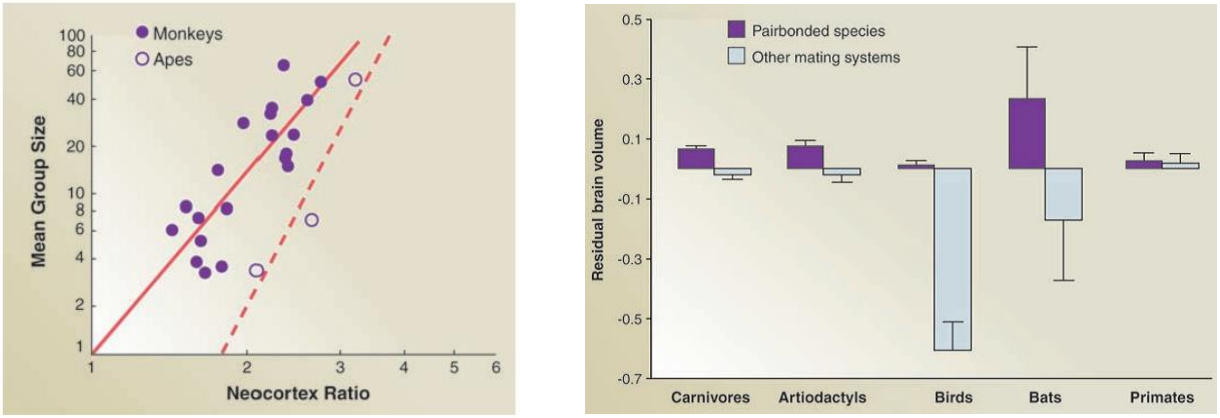


FIGURE 1.8 Evolution du cerveau et socialité
Chez le primate, la socialité complexe au sein de groupes d'individus s'est développée à partir des capacités en jeu dans les relations de couples monogames, en les appliquant aux autres membres du groupe pour des relations non reproductives. La charge cognitive exceptionnelle requise pour mener à bien ces relations sociales intenses a orienté l'évolution vers des cerveaux plus gros. **(Gauche)** Chez les primates anthropoïdes, la taille moyenne du groupe social augmente avec le volume relatif du néocortex (mesuré comme le ratio entre le volume du néocortex et le volume du reste du cerveau). **(Droite)** Moyenne (±SE) du volume cérébral, contrôlé par rapport à la taille du corps chez des espèces ayant un système d'appariement de type monogame (barres violettes) ou autre (barres bleues) chez les oiseaux et quatre ordres de mammifères. Toutes les différences sont significatives sauf pour les primates. Adapté de Dunbar and Shultz (2007).

1.3.2 Perception sociale : visages, mouvements et agentivité

Nous avons une tendance irrépressible à distinguer des visages humains au sein de formes ambigues ou communes, comme l'illustrent les célèbres tableaux de Giuseppe Arcimboldo. L'existence de ce phénomène psychologique, que l'on nomme une « paréidolie » (Fig. 1.9A), met en relief le traitement particulier accordé à la perception des visages. Ce sujet a fait l'objet de nombreuses recherches en neurosciences cognitives et en électrophysiologie, qui ont dévoilé chez l'adulte un réseau distribué de régions corticales (gyrus occipital inférieur, gyrus fusiforme, sillon temporal supérieur et gyrus frontal inférieur) et sous-corticales (colliculus supérieur, noyau pulviné du thalamus et amygdale) impliquées dans la détection des visages (Johnson, 2005). En particulier, ces études ont mis en évidence que les réponses dans les régions corticales de haut niveau (liées entre autres à la reconnaissance d'objets) sont fortement modulées par une voie sous-corticale qui réagit très vite (≈170ms) aux basses fréquences spatiales du visage, ou de tout autre stimulus qui s'y apparente (Hadjikhani et al., 2009). Ces résultats récents éclairent une littérature plus ancienne sur les capacités exceptionnelles des nouveaux-nés à détecter et orienter leur regards vers les visages qui les entourent. La voie sous-corticale de ce processus perceptif précoce, rapide, automatique et inconscient forme l'une des bases neuronales sur lesquelles se développent chez l'adulte les réseaux corticaux liés aux capacités de cognition sociale plus évoluées (Johnson, 2005).

A chaque fois que nous bougeons, nous envoyons des signaux involontaires sur nous-mêmes. Cette « information publique », comme la décrivent les éthologistes (Danchin et al., 2004), informe ceux qui nous observent que nous sommes des agents dotés d'une autonomie propre. Détecter et distinguer différents types de mouvements biologiques est important pour reconnaitre les proies, les prédateurs, ainsi que ses congénères, dont les actions futures et leurs conséquences peuvent être radicalement

différentes! La dynamique de nos mouvements est un signal particulièrement saillant de cette agentivité (Scholl and Tremoulet, 2000). Pour étudier ces indices dynamiques isolés de leur forme, le psychologue suédois Gunnar Johansson a utilisé une technique ingénieuse[1] consistant à attacher des sources lumineuses aux articulations d'acteurs puis à enregistrer leurs gestes dans le noir (Johansson, 1973). Il a ensuite montré ces points lumineux à des sujets naïfs, qui ont alors reconnu rapidement et sans aucun effort des individus en train de marcher (Fig. 1.9B). En utilisant la même méthode, de nombreux autres chercheurs ont montré que non seulement les spectateurs peuvent reconnaitre facilement la locomotion, mais aussi le sexe de la personne, ses traits de personnalité et émotions, et des actions complexes comme des gestes dansés (Dittrich et al., 1996). Les études en neuroimagerie indiquent qu'au niveau cérébral, la détection du mouvement biologique est associée avec une activité accrue dans le sillon temporal supérieur (Allison et al., 2000), particulièrement dans sa partie postérieure (pSTS, Fig. 1.9C).

Aussitôt établi que ce qui nous fait face est un agent, nous interprétons les causes de ses actions. Ainsi, dès la plus jeune enfance, nous attribuons une conscience et des objectifs à ces entités, en nous attendant à ce qu'elles suivent leurs buts de façon rationnelle (par exemple se déplacer en adoptant le chemin le plus court, Csibra et al., 1999). Lorsque deux agents entrent en contact, alors il nous semble que l'un cause le comportement de l'autre. De façon remarquable, il n'est pas du tout nécessaire qu'un agent ressemble à un humain pour qu'on lui attribue une intention[2]. Pour des spectateurs ordinaires, de simples formes géométriques animées en silence suffisent à cette évocation (Fig. 1.9D). Cet effet robuste et intuitif a été étudié en neuroimagerie (Castelli et al., 2002) et s'accompagne également de l'activation du pSTS et d'autres aires impliquées dans la théorie de l'esprit (voir section 1.3.4). Cela suggère que la perception du mouvement biologique et l'attribution de l'intention et d'autres états mentaux partagent les mêmes bases neuronales (Frith and Frith, 2010).

En résumé, nous sommes tellement doués pour détecter les visages et les mouvements biologiques, puis leur attribuer une agentivité, que cela nous donne une forte propension à donner vie à tout ce qui nous entoure[3] ! En tant que stimuli sociaux d'importance majeure, les autres humains et entités biologiques sont traités à part sur le plan perceptif. Plus encore que d'offrir une base nécessaire à l'élaboration de notre cognition sociale complexe, il s'agit là de mécanismes cérébraux automatiques et implicites qui s'avèrent critiques pour notre survie (Frith and Frith, 2010). Ces mécanismes universels de bas niveau et les processus attentionnels qui leur sont associés viennent structurer et contraindre fortement nos activités corticales en réponse à l'observation d'autrui. Ils contribuent en partie au couplage cérébral mesuré entre la plupart des individus lorsqu'ils visionnent des séquences de film où jouent des acteurs et protagonistes variés (Fig. 1.7).

[1] Les lointaines origines de cette technique peuvent être retrouvées chez Étienne-Jules Marey (médecin français, touche-à-tout atypique, pionnier de la photographie et un des précurseurs du cinéma) sous le nom de chronophotographie (1891). Elle est employée depuis 1990 pour produire des films en images de synthèse.

[2] Ce que les grands maitres du film d'animation ont parfaitement intégré!...

[3] On appelle « paréidolie » le phénomène psychologique qui consiste à associer un visage à un stimulus visuel informe ou ambigu (e.g., un rocher, un nuage, un réveil, etc.). Sa combinaison avec « l'apophénie » (percevoir des structures ou des relations dans des données purement aléatoires ou sans signification) et la « hiérophanie » (manifestation du sacré) a peut-être aidé les sociétés primitives à organiser le chaos pour en faire un monde intelligible qu'on puisse appréhender plus facilement (Bustamante et al., 2010).

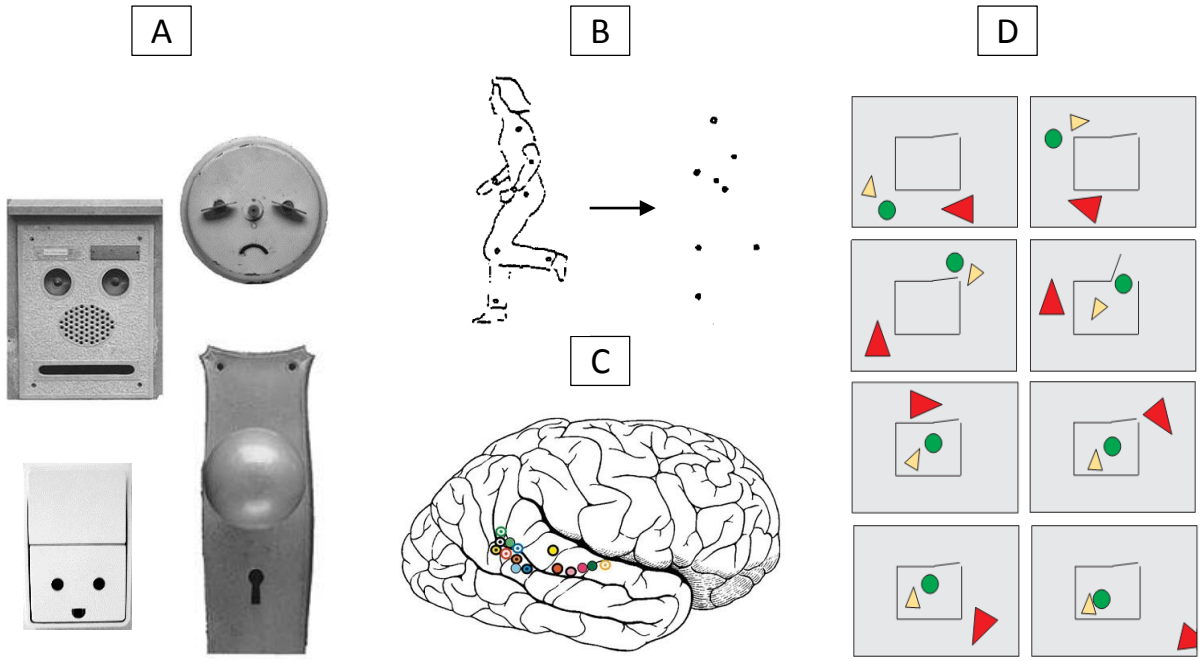


FIGURE 1.9 Perception des visages, du mouvement biologique et attribution de l'agentivité.
(A) Exemples de paréidolie, la perception des visages à partir de stimuli informes ou ambigus. Adapté de (Hadjikhani et al., 2009). **(B)** Capture des gestes de locomotion à l'aide de points lumineux afin de modéliser notre perception du mouvement biologique (Johansson, 1973). Lorsque ces points sont en mouvement, on distingue très vite et sans effort une silhouette humaine en train de courir. **(C)** Observer un mouvement biologique active le sillon temporal supérieur (STS). Les cercles indiquent des activations pour de nombreux mouvements biologiques différents. Adapté de (Allison et al., 2000). **(D)** Extraits d'une séquence utilisée pour démontrer la perception de l'animacité (« animacy » en anglais). La séquence se lit de gauche à droite et de haut en bas. En tant que spectateur, nous percevons ces objets comme des agents ayant des états mentaux et des désirs propres (ici le gros triangle rouge semble vouloir attraper le petit jaune). Adapté de Scholl and Tremoulet (2000).

1.3.3 Perception de la parole

Chez l'humain, la parole est une forme de communication privilégiée pour transmettre et échanger nos savoirs. Elle s'accompagne par l'alignement de nos représentations linguistiques à de multiples niveaux: phonologique, syntaxique, sémantique, etc. (Garrod and Pickering, 2004; Menenti et al., 2012). Comme une radio que l'on règle à la bonne fréquence d'écoute, certaines propositions récentes suggèrent que l'auditeur vient s'accorder au signal de parole[1] pour le traiter de manière optimale (Hasson et al., 2012). De nombreux arguments empiriques soutiennent cette vision, avec une littérature récente mais abondante sur le couplage entre les signaux de parole et l'activité neuronale de celui ou celle qui les perçoit.

Le signal de parole a sa propre modulation d'amplitude à la fois dans la modalité auditive et visuelle, dans la gamme de fréquences 3-8Hz, ce qui correspond au nombre moyen de syllabes émises par seconde (Chandrasekaran et al., 2009). Dans une étude en MEG (magnétoencéphalographie), Luo et Poeppel (2007) montrent que nos rythmes corticaux sont également modulés en réponse à un signal de parole. Plus précisément, les motifs de phase dans la bande theta (fréquences 4-8Hz ≈ cycles 200ms) du cortex auditif permettent de segmenter le signal de parole syllabe par syllabe et de suivre les dynamiques de la voix. Toujours en MEG, Bourguignon et al. (2013) observent l'émergence d'un couplage autour de 0.5Hz dans les régions supérieures-temporales-postérieures, ce qui suggère que les fluctuations de l'enveloppe de la voix dues à la rythmicité prosodique se reflètent aussi dans le cortex auditif de celui qui la perçoit. Dans une étude récente, Mesgarani et al. (2014) tirent profit d'enregistrements ECoG (électrocortigraphie) à haute densité pour révéler en détail l'encodage de tout l'inventaire phonétique anglais dans le gyrus temporal supérieur (STG). Cette région, qui fait partie de l'aire de Wernicke, semble jouer un rôle critique dans la transformation de l'information acoustique vers des représentations phonétiques et pré-lexicales (Hickok and Poeppel, 2007). Les auteurs montrent que les indices de la dynamique spectrotemporelle du signal de parole sont encodés et se traduisent par des fluctuations spécifiques dans l'activité électrique du STG. En se basant sur un modèle de ces réponses du STG à la parole, la même équipe a réussi l'exploit de décoder des mots en se basant uniquement sur l'activité dans le cortex auditif des sujets (Pasley et al., 2012). Les traitements neuronaux qui sous-tendent l'encodage de l'information acoustique sont-ils universels ? Des résultats dans ce sens sont apportés par Honey et al. (2012b) dans une étude utilisant l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Les auteurs ont mis en place un paradigme expérimental original leur permettant de dissocier le contenu linguistique de sa forme (propriétés physiques du stimulus auditif). Pour cela, les chercheurs font écouter une histoire en anglais ou en russe à des sujets soit anglophones soit russophones (Figure 1.10, haut). Ils observent alors que les réponses neuronales des sujets sont largement similaires, que ce soit à l'intérieur ou entre les groupes linguistiques, ce qui indique que le cerveau traite l'information acoustique de parole de manière largement indépendante du langage employé.

L'intelligibilité de la parole perçue peut être amplifiée en tirant profit du signal visuel couplé avec les variations de la voix[2]. Toute une littérature comportementale sur la perception multimodale de la

[1] L'étymologie du mot *parole* est la même que celle du mot parabole, en grec le mot παραβολή signifie «rapprochement, comparaison».

[2] Cette interférence entre l'audition et la vision lors de la perception de la parole est illustrée par l'effet McGurk (McGurk and MacDonald, 1976), que l'on peut résumer comme suit. On présente une vidéo montrant une personne prononçant un phonème (e.g., /ga/) alors que la bande sonore diffuse l'enregistrement d'un autre phonème (e.g., /ba/). On a alors l'impression d'entendre un troisième phonème intermédiaire (e.g., /da/). L'explication de ce phénomène est que l'auditeur perçoit une sorte de moyenne "articulatoire" des deux phonèmes présentées (l'une en modalité auditive, l'autre en modalité visuelle) résultant dans ce cas précis en la

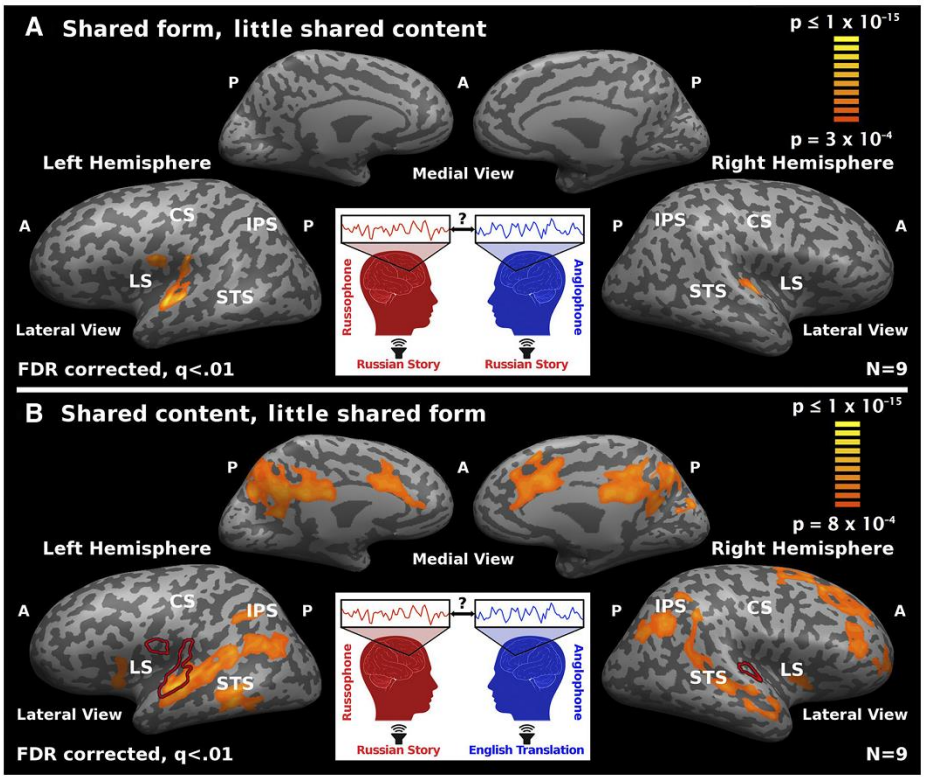
parole est éclairée par des résultats récents en neurosciences, qui montrent que le cortex auditif ne suit pas seulement la dynamique des signaux sonores mais reflète également certains aspects de la dynamique des signaux visuels[1] (e.g., Luo et al., 2010). Un tel liage perceptif multimodal permet de résoudre plus facilement des tâches complexes de discrimination de la parole noyée dans de bruit ou entre différentes voix (effet « cocktail party », gain d'environ 15dB quand on ajoute la modalité visuelle). En effet, voir le visage du locuteur améliore les capacités du cortex auditif à suivre l'enveloppe temporelle du signal de parole, et donc à se concentrer sur une personne en particulier. En termes prédictif, l'information visuelle aide à diriger nos ressources attentionnelles sur des instants appropriés dans le temps on l'on s'attend à recevoir une entrée acoustique pertinente en provenance d'une source donnée (Zion Golumbic et al., 2013). Cette modulation attentionnelle a un effet déterminant sur nos facultés de discrimination de la parole, dont la performance se traduit par une forte sélectivité neuronale au flux perceptif sur lequel on se concentre (Mesgarani and Chang, 2012).

Finalement, pour comprendre le monde qui nous entoure, nous devons aussi intégrer les informations reçues sur de multiples échelles temporelles. Dans le cas de la parole, il nous faut non seulement percevoir chaque mot à partir de ses phonèmes, mais aussi comprendre le sens que ce mot prend quand il s'inscrit dans une phrase plus longue, et enfin comprendre le sens de chaque phrase dans le contexte de la conversation. Les données issues d'études en IRMf et en ECoG suggèrent que nos régions cérébrales s'organisent suivant l'échelle temporelle du traitement de l'information (Stephens et al., 2013; Honey et al., 2012a). Par analogie avec les champs réceptifs au niveau spatial, cette organisation hiérarchique de la perception est définie en termes de *fenêtres réceptives temporelles* (Lerner et al., 2011), voir en Figure 1.10 (bas). Les structures corticales en bas de cette hiérarchie maintiennent nos représentations de l'information sensorielle sur de courtes périodes temporelles (e.g., représentations phonétiques et pré-lexicales) et sont associées à des fluctuations dans les hautes fréquences. Par contraste, les régions de plus haut niveau sont associées à des fluctuations basse fréquence et maintiennent des représentations plus abstraites sur des secondes et des minutes (e.g., représentations sémantiques). Selon Miller et al. (2012), l'ensemble de ces traitements serait coordonné par des oscillations neuronales plutôt basse-fréquence (2-25Hz) qui moduleraient les activités locales à travers des phénomènes de couplage inter-fréquences (voir section 3.3.4).

Pour résumer, la perception en communication parlée repose au moins en partie sur un alignement de nos réponses corticales aux signaux audiovisuels de parole. Le couplage acoustique-neuronal s'observe à différents niveaux dans la hiérarchie du traitement de l'information acoustique, qui semble en partie indépendant du langage employé. Cette résonance est fortement orientée par des processus attentionnels. Elle s'observe à de nombreux niveaux, à la fois pour de multiples modalités sensorielles et à différentes échelles temporelles.

perception du phonème /d/. L'existence de cet effet suggère que la perception de la parole est, au moins en partie et dans certaines conditions, multimodale.

[1] Luo et Poeppel (2007) proposent un mécanisme d'intégration par lequel des signaux non-auditifs viendraient modifier la phase de l'activité oscillatoire dans le cortex auditif, ce qui le placerait dans un état de haute excitabilité, permettant ainsi d'amplifier sélectivement la réponse du cortex auditif à des stimulations arrivant par la suite. C'est ce mécanisme qui est proposé par Lakatos et al. (2007) et Schroeder et al. (2008) pour expliquer comment l'entrée visuelle peut renforcer la représentation auditive de l'entrée acoustique.



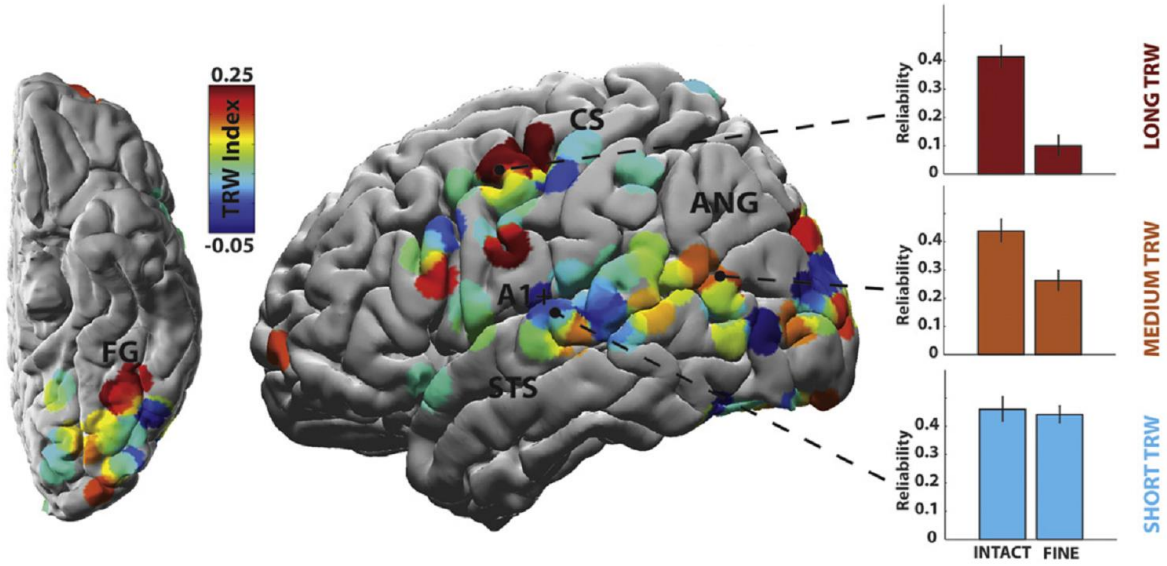


FIGURE 1.10 Organisation fonctionnelle de la perception de la parole
(Haut) Séparation de la forme et du fond à l'écoute de narrations naturelles. Pour isoler les régions qui répondent avant tout à la forme des stimuli auditifs (i.e., à leurs propriétés acoustiques physiques), les auteurs ont analysé les réponses corticales partagées par des russophones et des anglophones qui écoutent des enregistrements en russe (panneau du haut). Pour isoler les régions qui répondent avant tout au contenu de la narration, les auteurs ont regardé ce qui est commun entre les réponses corticales de russophones qui écoutent du russe avec des anglophones qui écoutent la même histoire en anglais (panneau du bas). La similarité des réponses entre langages est quasiment la même que la similarité des réponses au sein de chaque langage. Adapté de Honey et al. (2012b). **(Bas)** Topographie des fenêtres temporelles réceptives (TRW) obtenue en ECoG (moyenne sur 5 individus). Les courtes TRW sont prédominantes autour des aires sensorielles primaires, tandis que les longues TRW en sont plutôt éloignées. L'indice TRW est définit comme la différence entre la répétabilité (reliability) des activités corticales en réponse à des stimuli audiovisuels dont on garde une structure temporelle soit intacte, soit mélangée (interversion de segments de durée 0.5-1.5s). Acronymes utilisés : STS, sillon temporal supérieur ; ANG, gyrus angulaire ; CS, sillon central. Adapté de Honey et al. (2012a).

1.3.4 Conscience de soi, conscience des autres

« Autrui éveille, assure et maintient notre conscience de nous-même.
Je ne peux exister sans autrui, qui est une pièce maîtresse de mon univers. »
Michel Tournier (Vendredi ou les limbes du Pacifique)

On ne peut pas s'appréhender soi-même sans prendre en compte et conceptualiser autrui. Dans nos interactions, nous analysons et intégrons les perspectives des autres. Cela nous amène à surveiller et réguler notre comportement, ainsi qu'à réfléchir sur nous-même et sur notre propre cognition. Cependant, chaque individu n'est pas seulement social mais aussi unique, et par conséquent nos représentations de soi et des autres se chevauchent et sont également distinctes. Ici nous abordons brièvement des éléments importants issus des sciences du développement, de la psychologie sociale et des neurosciences qui permettent d'expliquer nos capacités à s'identifier et comprendre les autres, mais aussi à distinguer entre soi et autrui.

1.3.4.1 Représentations partagées et distinctes entre soi et les autres

Le concept du soi (et des autres) recouvre de nombreuses dimensions conceptuelles et processus cognitifs (Table 1.1). Il constitue un centre d'intérêt majeur en psychologie sociale et en sciences du développement (Decety and Sommerville, 2003).

En vouant une attention particulière aux processus d'autoréférence[1], la recherche en psychologie sociale expose une nature du soi qui est à la fois unique et partagée. Les nombreux biais positifs dans le traitement des informations liées à soi illustrent la forte propension qu'ont les individus à s'estimer uniques. Typiquement, nous avons une tendance à nous juger meilleurs que les autres (Alicke et al., 1995), à percevoir nos propres comportements comme plus cohérents que ceux d'autrui (McConnell et al., 2002) et nous affichons une mémoire accrue pour les stimuli que l'on estime en relation à soi-même[2] (Symons and Johnson, 1997). Dans le même temps, les travaux dans cette discipline montrent que le concept de soi se confond avec celui d'autrui. Quand ils communiquent, les individus ont tendance à se croire mieux compris par les autres qu'en réalité, et ce biais est lié à quel point ils ont conscience d'eux-mêmes (Vorauer and Ross, 1999). La théorie de la comparaison sociale suggère que l'on se compare aux autres pour évaluer ses capacités, opinions et caractéristiques (Festinger, 1954; Buckingham and Alicke, 2002). Elle s'appuie sur de nombreux indices qui montrent que ce que l'on perçoit d'autrui influence notre évaluation de soi et de son contexte, et ce même de façon inconsciente (Samson et al., 2010; Mussweiler et al., 2004). Nous confondons volontiers les traits de personnalité et les attitudes qui nous sont propres avec celles d'individus intimes ou considérés comme appartenant au même groupe social (Coats et al., 2000). Dans le contexte des relations intimes, ces éléments ont

[1] Ces processus incluent comment l'on se voit en tant que personne, ce qui définit nos inclinations et capacités propres, l'estime de soi, à quel point on inclue les autres dans son concept de soi, etc.

[2] Par exemple, on se souvient plus facilement des anniversaires proches de notre date de naissance, des mots relatifs à soi, et on a une tendance à attribuer son propre comportement à une situation extérieure qui implique d'autres personnes. En marketing, au cinéma et dans les jeux vidéo, cet effet est utilisé pour accroitre l'identification à un modèle, afin d'enclencher des pensées, attitudes et intention (d'achat) plus favorables (Symons and Johnson, 1997).

motivé certains auteurs à postuler que l'on étend nos représentations de soi pour inclure celles de nos proches[1] (Aron et al., 2004).

Chez l'enfant, tout un faisceau d'indices issus des travaux en psychologie du développement montrent que les représentations de ses propres actions et de celles des autres se recoupent, et que leur distinction requière une certaine maturation[2]. Les bébés perçoivent en grande partie le monde à travers les émotions, les gestes et les vocalisations des autres personnes (Hari and Kujala, 2009; Meltzoff et al., 2009). A la naissance, ils imitent automatiquement certaines actions des adultes (Fig. 1.11). Ce phénomène de contagion motrice a été mis en évidence chez l'humain par Meltzoff et Moore (1977) et répliqué de nombreuses fois, y compris chez le chimpanzé (Myowa-Yamakoshi et al., 2004) et le macaque rhésus (Ferrari et al., 2006). Les bébés partagent aussi automatiquement les états affectifs qu'ils perçoivent chez les autres, comme l'illustrent les nombreux phénomènes de contagion émotionnelle (Trevarthen, 1979; Hatfield et al., 1993). Au cours des premières années de leur vie, les enfants acquièrent un savoir des aspects objectifs et subjectifs de soi et des autres. Entre 18 et 24 mois, ils reconnaissent leur propre image dans le miroir, une capacité liée à l'émergence d'émotions sociales qui nécessitent la conscience de soi (e.g., l'embarras, la honte, etc.). Ce n'est qu'à partir de 3 ans et demi que l'on parvient à se représenter ses états mentaux et ceux des autres, et à reconnaitre dans quelles circonstances ils diffèrent. On parle alors de *théorie de l'esprit*.

Dimension	Aspect	Caractéristique
Niveau de conscience	Conscience	Précoce, principalement perceptuelle et incarnée
	Conscience de soi	Tardive, basée sur des représentations mentales
Contenu	Agentivité	Sens implicite de qui exécute des actions/pensées
	Distinctivité	Conscience d'être unique
	Continuité personnelle	Conscience de la continuité à travers le temps
	Réflexion	Conscience de la conscience
Type de conscience	Physique	Propriétés physiques
	Active	Capacité d'action
	Psychologique	Traits et valeurs
	Sociale / collective	Rôle et appartenance sociale, réputation, relation aux autres.

Table 1.1 Le concept du soi, une construction multidimensionnelle.
De façon intéressante, ces différentes dimensions du « puzzle » de soi s'appliquent également à notre perception d'autrui. Adapté de Decety and Sommerville (2003).

[1] Selon le modèle de l'expansion de soi de Aron et Aron (1986), on inclue les ressources (matérielles et psychiques), les perspectives (points de vue) et les identités (mémoire, traits de personnalité, etc.) afin d'accroitre son sentiment d'efficacité personnelle (la croyance en notre capacité de produire ou non une tâche).

[2] A un niveau philosophique, cette idée est déjà clairement exprimée par Nietzsche "Das Du ist älter als das Ich" (« Toi est plus vieux que Moi »; Ainsi parlait Zarathoustra, 1885 ; cité par Hari and Kujala, 2009) avec l'intuition que le concept des autres personnes se développe avant le concept de soi.

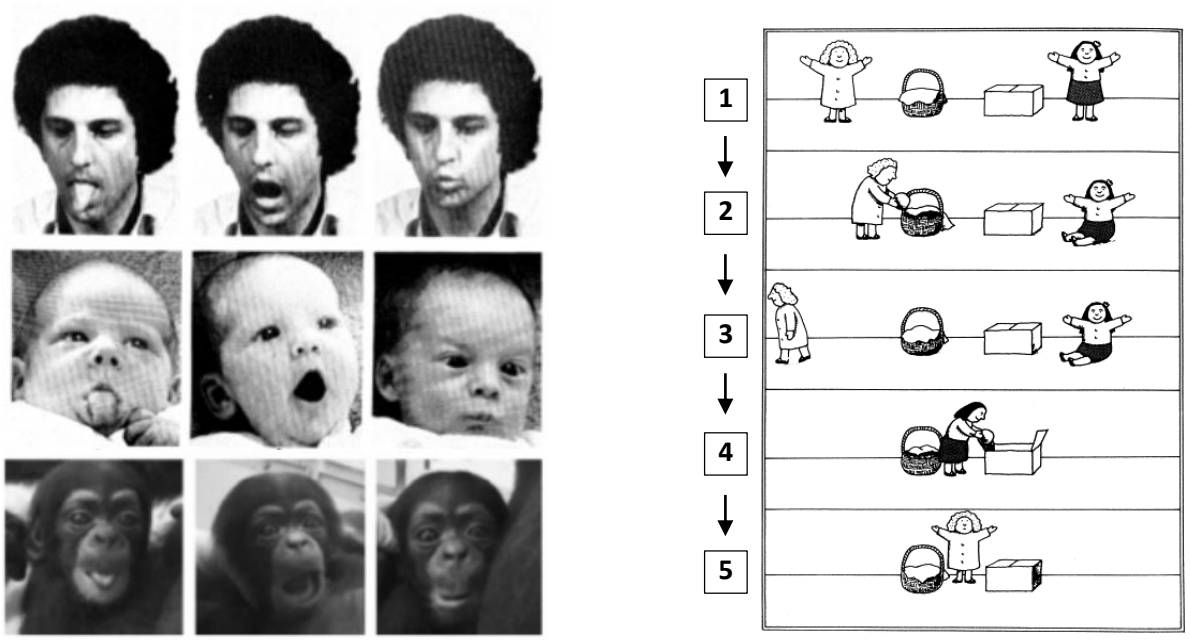


FIGURE 1.11 Imitation spontanée et tâche de mentalisation.
(Gauche) Imitation spontanée chez l'humain et le chimpanzé âgés de deux semaines en réponse à la protusion de la langue, l'ouverture de la bouche et la protusion des lèvres. Lignes 1 et 2 adaptées de Meltzoff and Moore (1977). Ligne 3 adaptée de Myowa-Yamakoshi et al. (2004). **(Droite)** Test de Sally-Ann utilisé comme tâche de fausse-croyance. Le scénario peut être mimé par des acteurs ou des poupées: 1) voici Sally et Ann, 2) Sally met la balle dans le panier, 3) Sally s'en va, 4) Ann met la balle dans la boite, 5) où Sally cherche-t-elle la balle ? Pour répondre à cette question, l'enfant doit réaliser que Sally n'a pas vu que la balle a été déplacée, et donc qu'elle va croire à tort que la balle est toujours dans le panier. Au cours du développement normal, cette maturation se fait autour de trois ans et demi. Adapté de Frith and Frith (1999).

1.3.4.2 Théorie de l'esprit

On appelle avoir une *théorie de l'esprit* (ToM, pour «Theory of Mind »), le fait de se représenter que les autres ont des désirs et croyances qui leur sont propres, et que leur comportement peut être expliqué par ceux-ci (Frith and Frith, 1999). Avoir une ToM est ce qui nous permet de comprendre les commérages, les blagues, les films, les contes ou encore les pièces de théâtre. C'est quand l'on acquière la capacité qui permet cette compréhension – la mentalisation (« mentalizing ») – que s'opère la distinction entre soi et les autres. On associe la mentalisation avec la possibilité d'adopter à la fois une vue à la première et à la troisième personne (Amodio and Frith, 2006). Sa maturation marque une étape importante au niveau évolutif et développemental. La ToM est un produit récent de l'évolution : à part les humains, seuls les grands singes semblent capables, à la limite de leurs capacités cognitives, d'une forme primitive d'attribution d'états mentaux aux autres (Frith and Frith, 1999). Comprendre les intentions et les schémas de pensée des autres est une tâche très difficile. Par conséquent, la capacité de ToM se développe relativement tard (Fig. 1.11) et continue à s'améliorer tout au long de sa vie, là où d'autres aptitudes peuvent décliner avec l'âge (Happé et al., 1998). Parfois, le développement de la mentalisation est particulièrement compromis, ce qui a pour conséquences graves un manque de perspicacité sociale et une communication altérée. C'est notamment le cas pour les individus qui présentent des troubles du spectre autistique, qui, à divers degrés, sont incapables de s'engager dans une interaction sociale, de suivre le regard ou les mouvements biologiques, et souvent ne parviennent pas à réaliser des tâches simples de fausse croyance (Klin et al., 2009).

1.3.4.3 Prédire le comportement des autres

L'inférence et l'apprentissage de l'erreur de prédiction sont des mécanismes très généraux, pas spécialement dédiés à la cognition sociale, mais dont les ressources peuvent être utilisées pour essayer d'estimer ce que les autres vont penser ou réaliser (Frith and Frith, 2010). Cette prédiction peut être encore améliorée si l'on mentalise, i.e. si l'on prend en compte leurs savoirs et croyances avec la ToM. De manière remarquable, ces processus sont en partie inconscients. Dans une étude comportementale récente, Samson et al. (2010) montrent que l'on se représente automatiquement le point de vue des autres lorsque l'on juge une situation. Si quelqu'un d'autre est dans la même pièce que soi, et qu'il ne peut voir que deux des quatre objets que l'on voit, sa simple présence interfère avec notre capacité à dire que l'on voit ces quatre objets (on réagit plus lentement en cas de non-congruence avec ce que voit l'autre).

Pour aller plus loin, il ne fait pas de doute que nous incorporons les schémas de pensée d'autrui sur le monde mais aussi sur nous-même. De tels raisonnements élaborés se retrouvent typiquement dans les jeux stratégiques ou de bluff par exemple. Ces facultés métacognitives sociales (« je pense qu'il/elle pense que je pense… etc. ») sont étudiées avec succès au sein de modèles computationnels de ToM où chaque agent évalue de façon récursive à la fois ce que l'autre pense et son niveau de sophistication (Yoshida et al., 2008). Ces modèles dynamiques ont été utilisé lors d'expériences en neuroimagerie qui ont permis d'identifier des sous-régions spécifiques du cortex préfrontal impliquées dans ces tâches de mentalisation de haut niveau (Yoshida et al., 2010b). Finalement, les mêmes outils ont permis de quantifier la sévérité des symptômes chez des sujets atteints de troubles du spectre autistique, qui présentent en général une capacité réduite à inférer la stratégie de ToM d'autrui (Yoshida et al., 2010a).

1.3.4.4 Bases neurophysiologiques

Au niveau neurobiologique, deux jeux de structures cérébrales semblent jouer un rôle déterminant dans la conscience de soi et des autres (Uddin et al., 2007). Un premier réseau cortical, localisé au niveau frontopariétal droit et qui se chevauche avec le système de neurones miroirs (c.f. section 1.3.5) semble impliqué à la fois dans des processus physiques de reconnaissance de soi et de compréhension sociale (Fig. 1.12, haut). Cette spécialisation de l'hémisphère droit a été mise en évidence au sein de nombreuses études sur des cerveaux présentant des atteintes spécifiques. Par exemple, l'autoprosopagnosie (le fait de ne pas reconnaitre son visage dans le miroir) peut apparaitre en cas de lésion du cortex frontopariétal droit (Breen et al., 2001), et de tels dommages peuvent également occasionner une anosognosie (le déni pathologique d'un trouble physique comme une paralysie) ou une asomatognosie (absence de reconnaissance d'une portion de son propre corps). Des études récentes ont commencé à décrire les processus cérébraux multisensoriels qui donnent naissance à la conscience physique de soi (Blanke, 2012). Ces travaux soulignent le rôle clé du cortex sensorimoteur, prémoteur médian et extrastrié, ainsi que du sillon intra-pariétal dans notre capacité à identifier et localiser son corps spatialement en prenant une perspective à la première personne. De son côté, le cortex temporo-pariétal joue un rôle décisif dans la conscience de son corps et de ses parties (i.e. la sensation qu'ils nous appartiennent). Son altération entraine une intégration anormale des entrées tactiles, proprioceptives, visuelles et vestibulaires et provoque l'apparition d'expériences extracorporelles[1] (Blanke et al., 2002).

[1] En anglais : «out-of-body experience » (OBE), phénomène par lequel les sujets se voient à la troisième personne (depuis un point de vue extérieur) avec la sensation de voler ou d'être séparés de leur corps physique (Blanke,

Un second réseau, composé des structures corticales médianes (CMS, pour « cortical midline structures ») a été associé avec les processus de référence à soi et de cognition sociale (Fig. 1.12, bas). Il sous-tend les aspects plus abstraits de nos représentations des autres et de soi (Uddin et al., 2007). Il s'agit d'un système typiquement impliqué dans la ToM et l'évaluation réflective du contexte social (Northoff and Bermpohl, 2004). Dans une méta-analyse, Northoff et collaborateurs (2006) montrent que les CMS s'activent en réponse à des stimuli vécus comme très liés à sa propre personne. De façon intéressante, ce qui catégorise ces activations n'est pas leur origine sensorielle ni le domaine fonctionnel impliqué (e.g., spatial, facial, verbal, émotionnel) mais la force de leur relation à soi-même[1]. Finalement, certaines régions du cortex préfrontal médian (mPFC) faisant partie du CMS semblent impliquées dans l'évaluation de la conformité à soi : ses parties ventrales sont activées en réponse à la perception de soi ou d'une personne jugée similaire, tandis que ses parties dorsales sont activées lorsque l'on perçoit une personne jugée différente (Mitchell, 2009). Notre façon de se juger en fonction des autres dépend fortement de la culture et du contexte social. Dans une étude en IRMf, le mPFC s'est activé chez des sujets chinois lorsqu'on leur demande de penser à leur propre personnalité et à celle de leur mère, tandis que, chez des sujets occidentaux, il était activé uniquement lorsqu'ils pensent à eux-mêmes (Zhu et al., 2007). De même, la réputation verbale (entendre parler de quelqu'un) est lié à une activité plus intense dans le mPFC à la fois pour soi et pour quelqu'un d'intime, mais pas pour un étranger (Kawamichi et al., 2013). Ainsi, le CMS supporte à la fois la perception de soi et des autres, et permet de tirer profit de ce que l'on sait sur soi pour faire du sens chez les autres (et *vice versa*).

Pour comprendre les autres à travers soi, nous avons aussi besoin de dissocier et coordonner nos représentations d'autrui et de soi-même. Cela nécessite de recruter des ressources exécutives qui permettent le contrôle de nos actions à un haut niveau : inhibition, coordination, planification, flexibilité attentionnelle, etc. (Decety and Sommerville, 2003). La maturation d'une composante d'inhibition exécutive est un élément indispensable au développement de la ToM qui requiert de supprimer la perspective à la première personne (prépondérante) pour adopter celle d'un autre (Carlson et al., 2004). Au niveau neuronal, de nombreux arguments empiriques indiquent que la région orbitofrontale joue un rôle clé dans cette fonction inhibitrice, à commencer par son implication dans les tâches de ToM. De façon essentielle, des lésions dans la partie antérieure du lobe frontal sont associées avec l'émergence de syndromes comportementaux où les patients ne peuvent plus s'empêcher d'imiter les actions des autres (Lhermitte et al., 1986).

Finalement, de façon intéressante au moins deux régions cérébrales mentionnées ici, le cortex cingulaire postérieur et le cortex frontal médian, font partie intégrante du réseau du mode par défaut (Fox and Raichle, 2007). L'introspection et la tendance à voir les autres comme soi pourrait donc constituer un mode par défaut de l'esprit humain (Schilbach et al., 2008).

2012). Cette illusion peut être induite expérimentalement en stimulant électriquement la partie antérieure du gyrus angulaire et du gyrus temporal supérieur (Blanke et al., 2002) ou encore provoquée à l'aide d'illusions visuo-somatosensorielles et de dispositifs de réalité virtuelle (Lenggenhager et al., 2007).

[1] Les CMS reçoivent des connections afférentes de toutes les régions associées avec les modalités primaires et/ou secondaires extéroceptives, ainsi que des régions sous-corticales traitant les signaux sensoriels introspectifs : sens de l'équilibre, douleur, etc. (Northoff et al., 2006).

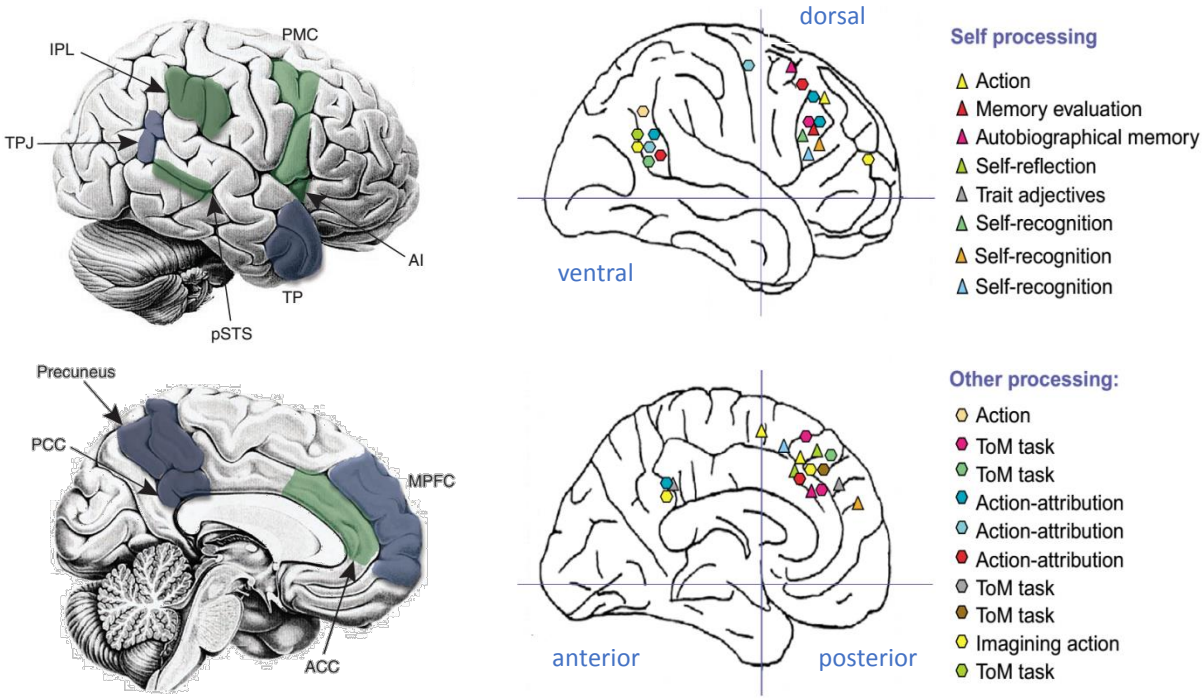


FIGURE 1.12 Réseaux cérébraux impliqués dans la conscience de soi et des autres.
(Haut) vue de surface latérale de l'hémisphère droit. **(Bas)** vue médiale-sagittale. **(Gauche)** Régions engagées dans des tâches de théorie de l'esprit (en bleu) et de représentation de soi et des autres (en vert). Abréviations : IPL, lobule pariétal inférieur ; TPJ, jonction temporo-pariétale ; pSTS, partie postérieure du sillon temporal supérieur ; TP, pôle temporal ; AI, insula antérieure ; PMC, cortex prémoteur ; MPFC, cortex préfrontal médian ; PCC, cortex cingulaire postérieur ; ACC, cortex cingulaire antérieur. Adapté de (Zaki and Ochsner, 2012). **(Droite)** Chevauchement de groupes d'activation dans le cortex préfrontal et le lobule pariétal droit relevés au sein d'études de neuroimagerie variées en rapport avec le traitement de soi et d'autrui. Adapté de Decety and Sommerville (2003).

Pour résumer, inférer l'intention d'autres agents se fait par l'analyse de leur comportement en conjonction avec la représentation de nos propres états mentaux (Blakemore and Decety, 2001). La connaissance de soi éclaire celle d'autrui et *vice-versa* parce que nous partageons des représentations sous-tendues par des mécanismes neurologiques communs entre soi et autrui (Decety, 2002). Ils sont implémentés au sein d'un large réseau cérébral qui est plutôt latéralisé dans l'hémisphère droit et inclut les aires préfrontales, temporales postérieures et pariétales inférieures. Ces mécanismes partagés ont une telle importance qu'ils contribuent continuement à moduler notre activité cérébrale au repos. Leur existence montre l'étendue des similarités et les liens fonctionnels forts entre soi et les autres à un niveau individuel, ce qui joue sans doute un rôle important pour la mise en place du couplage à un niveau interpersonnel.

1.3.5 Processus de simulation

Les humains ont la capacité incroyable d'utiliser consciemment leur imagination pour simuler le monde réel ou le monde fictif. La production délibérée de représentations internes nourrit notre créativité et atténue la dépendance à nos environnements physiques et sociaux. Imaginer permet de planifier et d'anticiper son propre comportement et celui d'autrui, mais aussi de rappeler ou manipuler ses représentations des autres et ce qu'elles évoquent[1]. Autant de fonctions sociales qui confèrent à nos facultés de (re)création mentale un certain avantage évolutif (Decety and Grèzes, 2006). Ici on se concentre sur un aspect particulier de l'imagination, la simulation de son propre comportement et de celui des autres.

1.3.5.1 Notion de simulation

De façon générale, le processus de simulation se conçoit comme la réactivation consciente d'expériences passées afin d'en retirer du plaisir, de la motivation ou des informations pertinentes (Adolphs, 2006). La théorie de la simulation prend racine dans des idées d'abord formulées par des philosophes du 18ème et 19ème siècle (e.g., Hume, Bain, Nietzsche)[2]. Aujourd'hui, il existe plusieurs positions théoriques sur la simulation qui diffèrent en partie[3] mais s'accordent autour d'une vision incarnée qui réaffirme la place du corps dans les activités cognitives (voir section 1.2.2). Selon le physiologiste suédois Germund Hesslow (2002), la théorie de la simulation considère la pensée comme une succession d'interactions simulées avec son environnement. Cette notion repose sur les trois hypothèses fondamentales suivantes :

1) **Simulation de l'action** : s'imaginer bouger active des structures cérébrales dont l'activité ressemble à celle observée lors de l'action normale mais n'entraine aucun mouvement[4].
2) **Simulation de la perception** : s'imaginer percevoir est sensiblement la même chose que de percevoir pour de bon, si ce n'est que l'activité perceptive est générée par le cerveau lui-même.
3) **Anticipation** : il existe un mécanisme associatif entre l'action et la perception. Une action simulée peut entrainer une activité perceptive qui ressemble à celle que l'on aurait observée si l'action avait vraiment eu lieu.

[1] A l'écoute d'un conte ou quand on lit une fiction par exemple, on peut s'identifier aux personnages et s'absorber en profondeur dans cette expérience affective. Toutefois, le rêve et la réalité ne se confondent pas dans la mesure où l'on a parfaitement conscience que ces personnages ne sont pas réels. Ainsi il n'y a pas de confusion entre soi et autrui, même lorsque l'autre est issu de sa propre imagination. Par exemple, les auteurs de fiction relatent souvent qu'ils perçoivent leur héros sortant du livre en leur disant quoi écrire, ce qui peut sembler étrange lorsque ces derniers sont supposés être plus fins ou spirituels que leur créateur…

[2] Dans son livre précurseur, «The Senses and the Intellect », Alexander Bain (1868) suggère que dans son essence, penser est une forme dissimulée d'action ou de comportement qui n'active pas le corps, et reste donc invisible à un observateur externe : « Thinking is restrained speaking or acting » (p. 340).

[3] En particulier, les vues actuelles sur la simulation diffèrent sur son degré d'automaticité/contrôle et sur la généralisation des processus qui en découlent (Decety and Grèzes, 2006).

[4] Cette propriété du système nerveux central est utilisée pour le contrôle de certaines Interfaces Cerveau-Machine (ICM), en particulier lors de paradigmes d'imagination motrice où l'utilisateur imagine un mouvement sans exécuter son action .

1.3.5.2 Système de neurones miroirs

Un large faisceau d'indices soutient une telle vision de la simulation. Pour commencer, de nombreux travaux suggèrent l'existence de liens directs entre les systèmes neuronaux impliqués dans la production de ses propres actions et la perception des actions d'autrui. Des enregistrements électrophysiologiques à l'échelle du neurone ont démontré que des aires primaires du cerveau primate, le cortex prémoteur ventral (vPM), le sillon temporal supérieur (STS) et le lobule pariétal inférieur (PF), sont sélectivement activées en réponse à l'observation des actions chez ses congénères. En particulier, certaines cellules de l'aire F5 du vPM (Fig. 1.13C) sont des neurones sensorimoteurs qui s'activent à la fois lorsque le singe exécute certaines actions spécifiques (par exemple attraper une banane) et lorsqu'il observe la même action effectuée par quelqu'un d'autre (Fig. 1.13A). Cette propriété réflective leur a valu d'être nommés « neurones miroirs » par les chercheurs du laboratoire de Parme à l'origine de la découverte (Rizzolatti et al., 1996). Un fragment de ces neurones miroirs

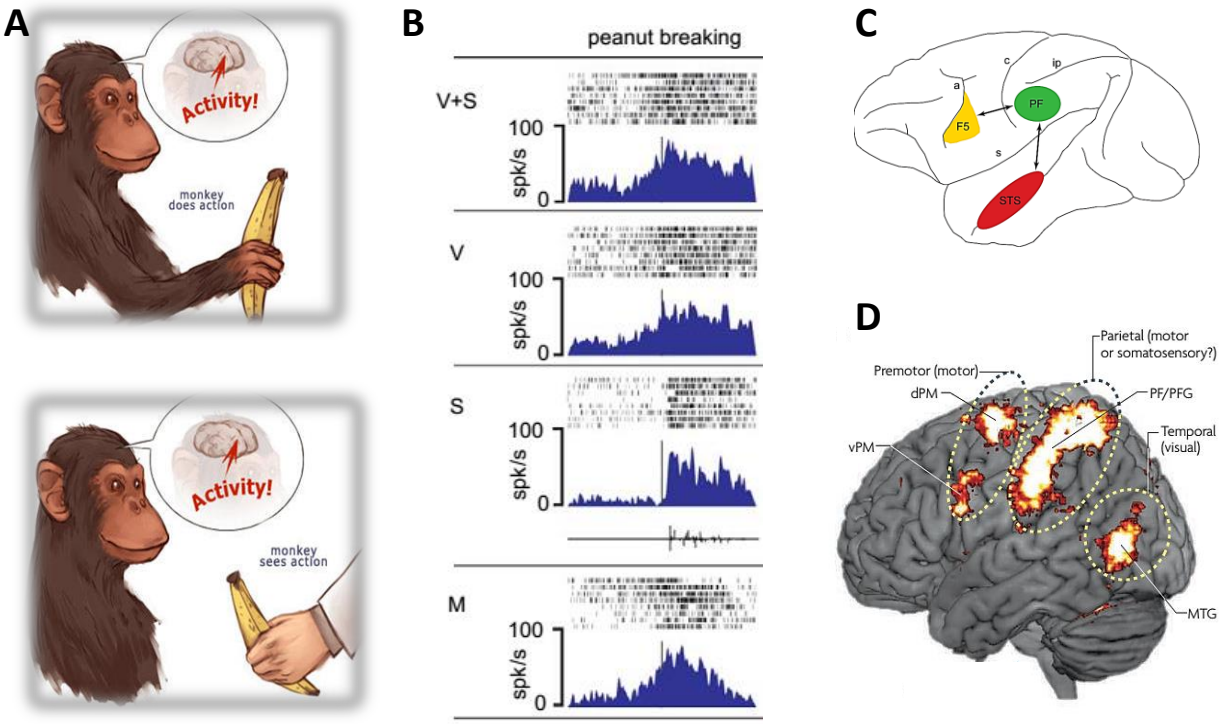


FIGURE 1.13 Illustration du principe des neurones miroirs et activité cérébrale lors de l'observation de l'action. **(A)** La découverte des « neurones miroirs » (Mirror Neuron System, MNS) chez le macaque a marqué un tournant au sein des neurosciences sociales (Rizzolatti and Craighero, 2004). Ces neurones, observés par enregistrement unitaires (intracrâniens) au sein du cortex prémoteur ventral et pariétal inférieur, s'activent lorsque l'animal effectue une action spécifique (par exemple attraper une banane) mais aussi lorsqu'il observe la même action effectuée par quelqu'un d'autre. **(B)** Réponse sélective d'un neurone dans l'aire F5 chez le macaque. Ce « neurone miroir audiovisuel » présente une activité similaire lorsque le singe réalise (M), voit (V) ou entend (S) une action (ici casser une cacahouète). Cela suggère qu'il représente l'action indépendamment de ses caractéristiques sensorielles. Adapté de Kohler et al. (2002). **(C)** Vue latérale du cerveau du macaque avec la localisation du cortex prémoteur F5, du lobule pariétal inférieur (PF) et du sillon supérieur temporal (STS) et leurs connections anatomiques (flèches). Adapté de Keysers and Perrett (2004). **(D)** Activation du MNS lors de l'observation de l'action en fMRI chez l'humain. Cette carte montre les voxels qui présentent une activité à la fois lors de l'observation et l'exécution d'une action. Ils se regroupent en trois clusters principaux: le cortex prémoteur dorsal (dPM) et ventral (vPM) impliqués dans le contrôle de l'action ; le gyrus postérieur médial-temporal (MTG) impliqué dans la perception visuelle ; un large cluster qui regroupe de multiples régions du lobe temporal, associées au traitement somatosensoriel et moteur. Adapté de Keysers et al. (2010).

répond également quand la partie finale de l'action est cachée et ne peut qu'être inférée (Umiltà et al., 2001). De plus, certains neurones présentent des activités miroirs pour des actions observées au sein de modalités sensorielles différentes (Fig. 1.13B), i.e., ces « neurones miroirs audio-visuels » déclenchent indifféremment si l'action est produite, si elle est vue ou si elle est entendue (Kohler et al., 2002). Ces observations ont fait naître l'idée que des neurones spécifiques codent pour le but de l'action déduite (i.e., ses conséquences sensori-motrices) et non pour l'action elle-même (i.e., sa simple représentation motrice).

Chez l'homme, de nombreux travaux en neuroimagerie ont montré une implication semblable de nos propres représentations motrices quand on perçoit les actions d'autrui, ce qui suggère l'existence d'un système de neurones miroir (en anglais Mirror Neuron System, MNS) similaire à celui du singe (Decety and Grèzes, 2006; Gallese et al., 2004). Le réseau frontopariétal typiquement impliqué dans l'observation de l'action chez autrui inclue le cortex prémoteur, les aires pariétales et le STS (Fig. 1.13D). De façon intéressante, un nombre croissant d'études suggère que l'activité du MNS chez l'humain est sensible au degré de correspondance entre les actions que l'on observe et notre propre répertoire moteur. En effet, regarder une action effectuée par une main artificielle évoque une activité moins importante dans le MNS que la même action effectuée par une main réelle (Tai et al., 2004), et regarder des actions bio-mécaniquement impossibles n'active pas le MNS (Stevens et al., 2000). Dans une étude originale en IRMf, les chercheurs ont comparé l'activité cérébrale de danseurs professionnels (soit ballet classique soit capoeira) lorsqu'ils regardent des séquences vidéo de mouvements appartenant ou non à leur propre style de danse. Les résultats montrent une réponse plus importante du MNS à la vue de mouvements dansés appartenant à son propre répertoire moteur (Calvo-Merino et al., 2005), i.e., les danseurs de ballet présentent une activité plus grande lorsqu'ils voient des mouvements de ballet que de capoeira et *vice-versa*. Cet effet est absent chez des sujets contrôle débutants pour qui de surcroit le MNS s'active moins que pour les experts.

De façon importante, ces observations suggèrent qu'une certaine similarité entre soi et l'autre est une condition nécessaire au déclenchement d'une activité miroir en réponse à l'observation d'actions. Des individus ayant suivi une trajectoire développementale similaire[1] produisent un répertoire moteur propre qui est en congruence avec les actions qu'ils observent chez les autres membres de leur groupe. Cette congruence prédispose à un alignement plus fort des représentations motrices entre les actions observées et simulées (Decety and Grèzes, 2006), ce qui en retour peut faciliter la compréhension et l'anticipation des actions de ses congénères.

1.3.5.3 Anticiper ses actions et celles d'autrui.

Les observations sur le système de neurones miroirs appuient l'idée que la simulation mentale soit un outil pour ajuster notre propre comportement, mais aussi participe à nos facultés de ToM (voir section 1.3.4) et surtout d'empathie (voir section 1.3.6) pour comprendre les états mentaux de nos partenaires de communication (Gallese et al., 2004; Keysers et al., 2010).

Au cours du développement normal et de l'apprentissage, à force de répétitions, nos actions deviennent automatiquement associées à leurs conséquences sensorielles (Hari and Kujala, 2009). Il est alors possible d'imaginer le résultat sensoriel d'une action avant même qu'elle n'ait lieu, et en retour de modifier notre comportement si cela s'avère nécessaire. Par exemple, à la vue d'un carton

[1] Dans ce cas-ci les individus ont acquis une expertise avancée dans un style de danse spécifique. A un niveau plus général, on peut considérer le cas d'individus qui survivent dans un environnement semblable ou qui suivent des pratiques culturelles ou sportives en commun.

plus ou moins gros, on adapte l'effort apporté à le soulever. De fait, un faisceau croissant d'indices suggère que l'on peut reconnaitre les conséquences sensorielles de nos intentions motrices à travers un mécanisme de codage prédictif (voir section 1.2.4) qui implémente un « modèle direct » (Blakemore and Decety, 2001). Durant nos propres actions, le modèle direct utilise des signaux de copie d'efférence produits en parallèle des commandes motrices afin de prédire les conséquences sensorielles de nos actes moteurs (Fig. 1.14A). Cette prédiction sensorielle est ensuite comparée avec notre perception des conséquences réelles de l'action, ce qui peut conduire alors à atténuer les sensations qui découlent de nos propres actions[1] (Blakemore et al., 2000). A l'inverse, lorsque l'on perçoit des actions extérieures, le modèle direct ne peut pas fournir une prédiction aussi précise car il n'a plus accès à un signal moteur de copie d'efférence. Les sensations issues d'actions externes ne peuvent donc plus être atténuées perceptivement[2]. L'écart entre nos prédictions et ce que l'on perçoit fournit un signal d'erreur qui permet de différencier les conséquences de nos propres intentions motrices de celles issues d'une source extérieure (Blakemore and Decety, 2001). Ainsi, appliqués à soi les processus de simulation et la présence d'une boucle perception-action (c.f., section 1.2.2) nous permettent de discriminer et d'anticiper les conséquences de nos propres actions afin d'adopter des réactions plus adaptées au contexte courant.

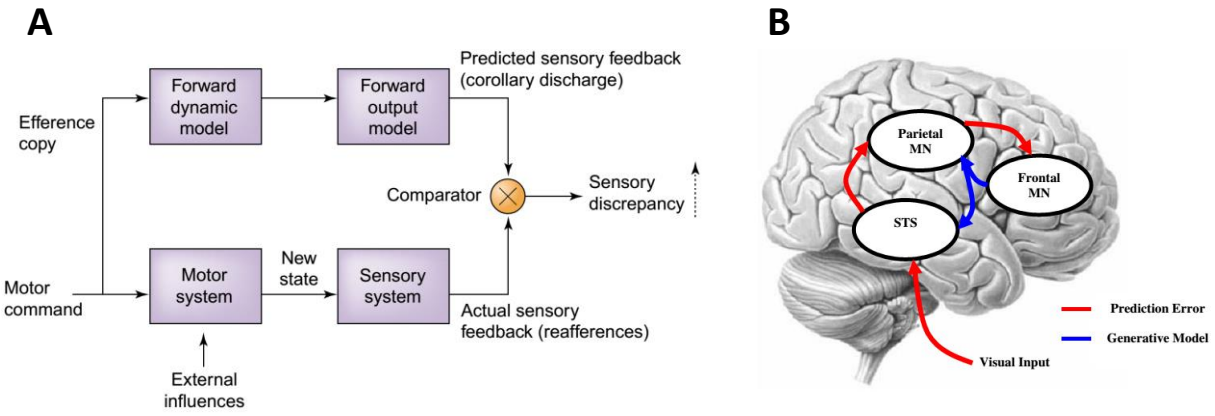


FIGURE 1.14 Modèle prédictif action-perception
(A) Un modèle dynamique direct réalise des prédictions sur les conséquences sensorielles de nos commandes motrices (décharges corollaires), qui sont ensuite comparées avec les conséquences réelles de nos mouvements (réafférence). Le signal d'erreur issu de cette comparaison peut être réutilisé pour annuler les entrées réafférentes et distinguer entre les mouvements produits par soi ou non. Quand on observe quelqu'un d'autre réaliser une action, le modèle direct est inversé. Nous simulons les conséquences sensorielles de l'action de l'autre avec notre modèle interne afin d'estimer ce qu'auraient été nos propres intentions pour la même action. De cette façon, un modèle prédictif basé sur nos processus de simulation motrice permet d'attribuer des intentions aux autres et contribue donc à nos facultés de théorie de l'esprit. Adapté de Decety and Sommerville (2003). **(B)** Modèle de codage prédictif proposé par Kilner et al. (2007).

[1] Par exemple lorsque l'on marche sur une surface régulière, le modèle direct dynamique peut « mettre en sourdine » la sensation physique (proprioception) et sonore (audition) de nos pas. Ce mécanisme permet d'attribuer nos ressources cognitives au traitement de stimuli externes plus importants et de surmonter des délais neuronaux autrement inévitables (Kokal and Keysers, 2010).

[2] Ce mécanisme explique pourquoi on ne peut pas se chatouiller soi-même : la copie d'efférence issue de notre intention motrice de se chatouiller permet de prédire la sensation associée qui est alors atténuée voire complétement annulée, ce qui est impossible lorsque quelqu'un d'autre nous chatouille (Blakemore et al., 2000).

Inférer l'intention des autres à partir de ce l'on perçoit de leurs actes pourrait dépendre d'un mécanisme semblable à celui qui nous permet d'estimer les conséquences de nos propres actions (Fig. 1.14B). Le modèle direct produit des prédictions sensorielles à partir de nos commandes motrices et stocke ces associations. Lorsque l'on observe une action produite par autrui, ce mécanisme peut être utilisé en sens inverse (« modèle inverse ») afin d'estimer les commandes motrices qui *auraient dû* précéder cette action. Cette simulation automatique des actions observées nous permet d'imaginer inconsciemment ce qu'aurait été notre propre intention pour produire un mouvement semblable dans un contexte semblable[1] (Blakemore and Decety, 2001). Observer la même action chez un autre individu (e.g., attraper un scalpel) peut, selon le contexte (e.g., une ruelle sombre ou une salle d'opération), entrainer une interprétation très différente de ses intentions (e.g., blesser ou soigner). Cela implique que ce qui est inféré ne dépend pas seulement de la cinématique du mouvement mais aussi d'*a priori* contextuels utilisés par nos modèles probabilistes (Kilner et al., 2007).

Dans ce cadre théorique de codage prédictif, le MNS constitue un substrat neuronal privilégié qui instancie le lien entre action et perception. Le MNS connecte les modèles directs permettant d'affiner notre contrôle moteur et les modèles génératifs utilisés en inverse pour inférer les commandes motrices à l'origine de ces mouvements (Kilner et al., 2007). Ce faisant, il transforme indirectement les actions observées et exécutées en un code neuronal commun (Kokal and Keysers, 2010). En alignant automatiquement l'action observée chez l'autre sur son propre répertoire moteur, le déclenchement des neurones miroirs vient *simuler* cette action dans le cerveau de l'observateur et contribuer ainsi à sa compréhension.

Il est important de préciser que le système de neurones miroirs ne permet pas d'expliquer l'ensemble de nos facultés sociales, et en particulier il ne peut rendre compte à lui tout seul des inférences sociales de haut niveau telles que décrites précédemment[2] (voir ToM, section 1.3.4). Une vue prudente consiste à considérer que le MNS fournit un mécanisme bas niveau, automatique et rapide par lequel on peut aligner ses représentations (*a minima* motrices) avec autrui sans effort apparent. Il participe ainsi aux processus de *partage d'expérience* (Zaki and Ochsner, 2012) en permettant par exemple l'imitation motrice, la contagion émotionnelle, ou encore l'empathie (voir Fig.2.3). Ce faisant, le MNS joue un rôle clé dans l'émergence de résonances affectives et motrices entre individus.

[1] Bien que prévalente, cette théorie motrice de la cognition sociale n'est pas partagée de tous. En particulier, ses détracteurs remettent en cause sa portée : le MNS permettrait de représenter les intentions motrices des autres, mais pas leur intentions sociales ou communicatives (Jacob and Jeannerod, 2005).

[2] Le MNS joue probablement un rôle complémentaire et collaboratif avec les structures corticales impliquées dans la capacité de théorie de l'esprit, avec lesquels il se couple fonctionnellement lors de tâche sociales complexes (Keysers and Gazzola, 2007; Lombardo et al., 2010; Uddin et al., 2007; Zaki and Ochsner, 2012). Ce point est discuté en section 2.1.3.

1.3.6 Empathie

« Nos émotions […] sont l'une des manifestations les plus profondes du lien intime et indissociable qui unit notre corps et notre esprit […] mais aussi ce qui les unit au corps et à l'esprit des autres. »
Jean-Claude Ameisen (2013)

L'empathie est la capacité extraordinaire de se mettre à la place d'une autre personne pour comprendre ses sentiments et ses émotions. Cette capacité à s'aligner affectivement avec l'autre joue un rôle essentiel dans les interactions sociales. Nous abordons ici quelques éléments clés qui permettent d'appréhender l'articulation du concept d'empathie entre les niveaux sociaux, cognitifs et neurobiologiques[1].

1.3.6.1 Emotions

Les humains et autres mammifères partagent un système d'émotions basiques qui sont autant de programmes d'action stratégiques adaptés à la survie et à la reproduction de l'organisme (Damasio, 2006). Les émotions constituent aussi un système de communication interpersonnelle qui nous informe sur l'état mental des autres, motive les comportements affiliatifs et suscite en retour des réactions bien précises chez ses congénères (Decety and Svetlova, 2012; Preston and de Waal, 2002). Chez l'homme, sept émotions élémentaires – joie, tristesse, peur, surprise, colère, contentement et dégoût – existent dans toutes les cultures (Darwin, 1872). A cela viennent s'ajouter des émotions morales – fierté, culpabilité, honte, embarras, etc. – qui se distinguent par leur cause ou contexte social et diffèrent culturellement entre les nations individualistes ou collectivistes (Eid and Diener, 2001). Au niveau neurobiologique, les résultats en neuroimagerie indiquent que les émotions basiques et sociales impliquent des réseaux corticaux en partie distincts. Reconnaitre des émotions basiques, comme la peur, à partir du visage ou des expressions corporelles est associé à une activité dans l'amygdale et d'autres aires limbiques (de Gelder, 2006). Le traitement des émotions morales est associé davantage à une activité dans le cortex orbitofrontal médian, le lobe temporal et le sillon temporal supérieur (Hari and Kujala, 2009).

De façon intéressante, des propositions récentes rendent compte de notre fonctionnement affectif en l'examinant sous la forme de mécanismes d'inférence et de codage prédictif exprimés en général en termes probabilistes (Seth, 2013). Suivant ce cadre, nos émotions émergent de modèles génératifs estimant les causes des états physiologiques internes que l'on ressent (« inférence intéroceptive »). Finalement, les émotions correspondent à des états somatiques transitoires qui s'inscrivent au sein d'un contexte plus large comprenant l'humeur et les traits de personnalité (Table 1.2). Ces processus complexes se déroulent sur des échelles temporelles différentes, ont des causes multiples et s'influencent réciproquement. Aborder de telles relations – non-linéaires – à travers une perspective dynamique permet de rendre compte de leur causalité circulaire sans en ignorer ou réduire la complexité (Smith and Thelen, 2003). Cette approche originale du traitement émotionnel a permis récemment d'informer l'évolution des états affectifs chez des patients dépressifs, au point d'être capable d'anticiper leur transition d'un état sain depuis ou vers un épisode dépressif (van de Leemput et al., 2014).

[1] Voir Chapitre 4 (contribution expérimentale) pour une bibliographie spécifique sur les mécanismes de résonance affective au sein des couples.

	Episode affectif	Humeur	Personnalité
Echelle temporelle	Secondes, minutes	Heures, jours	Années
Description	Convergence rapide d'une interprétation cognitive avec un état neurophysiologique	Maintien dans le temps de biais dans l'interprétation, associé à une gamme restreinte d'émotions	Association durable d'interprétations et d'habitudes affectives spécifiques pour des classes de situations données
Formalisme dynamique	Attracteur	Modification temporaire de l'espace des états possibles du système	Modification permanente de la structure des états possibles du système
Mécanismes neurobiologiques possibles	Connectivité fonctionnelle au sein des circuits limbiques et orbitofrontal	Maintien des activités corticolimbiques et orbitofrontales, absorption et relâchement de neuro-hormones	Sélection et renforcement de connections corticocorticales et corticolimbiques, perte de plasticité cérébrale

Table 1.2 Développement affectif : un phénomène dynamique et multi-échelle
Adapté de Smith and Thelen (2003).

1.3.6.2 Empathie : bref historique

Le concept d'*empathie*[1] date du 19ème siècle et nous vient de la philosophie esthétique allemande, en particulier de Robert Vischet. Il désigne alors une forme de compréhension intuitive d'une œuvre d'art (Fig. 1.15). L'Allemand Theodore Lipps (1851-1941) fait ensuite glisser son sens vers la psychologie, avec l'intuition formidable que l'empathie reposerait sur une imitation involontaire des actions d'autrui. Mais la véritable origine du concept, sous-tendue par une vision naturaliste des phénomènes psychologiques, dérive de ce que la philosophie des Lumières écossaise nommait «sympathie». Au milieu du 18ème siècle, David Hume puis Adam Smith et plus tard Charles Darwin décrivent celle-ci comme un moyen naturel de communication qui nous permet de partager les sentiments des autres lorsque nous les observons, de ressentir leur peine lorsqu'ils souffrent, leur joie lorsqu'ils réussissent. C'est cette définition au sens large que retiendront, pour le terme d'empathie, les neurosciences, la psychologie du développement et la psychologie sociale (Decety and Ickes, 2011). L'empathie reste cependant un terme valise pour désigner un concept psychologique aux multiples facettes, selon que les auteurs se réfèrent à l'intérêt pro-social, à nos capacités de ToM ou encore à notre faculté à partager et comprendre les émotions des autres[2] (Zaki and Ochsner, 2012).

[1] Le mot anglais *empathy* (du grec pathos qui signifie « ce qu'on éprouve ») fut introduit en 1909 par le psychologue britannique Edward Titchener pour traduire le terme allemand *Einfühlung*, littéralement « ressenti de l'intérieur ».

[2] Dans la suite de ce manuscrit, nous distinguons ces trois facettes en employant les termes respectifs de *sympathie*, *mentalisation* (i.e., empathie cognitive) et *empathie* (i.e., empathie émotionnelle).



FIGURE 1.15 Empathie et esthétique
L'empathie a d'abord été considérée par des philosophes du 19ème siècle cherchant à comprendre nos facultés esthétiques à ressentir des émotions à travers les œuvres d'art. Plus récemment, Freedberg et Gallese (2007) ont proposé une explication énactive et incarnée à l'esthétique, qui s'appuie selon eux sur les mécanismes universels de simulation des actions, des émotions et des sensations corporelles. A la vue d'une œuvre d'art, nous ressentons les émotions et les intentions des personnages à partir de leurs expressions, mais nous sommes aussi consciemment ou non en empathie avec l'artiste lui-même. Cette forme d'empathie peut survenir devant un tableau abstrait, pour lequel les spectateurs ressentent une sensation de participation de leur corps aux mouvements suggérés par les traces matérielles des actes créateurs de l'artiste qui a produit l'œuvre. **(Gauche)** Empathie pour la douleur. Œuvre : le baume d'acier, Louis Léopold Boilly (1825). **(Centre)** Empathie pour les actions et le sens de l'effort. Œuvre : sculpture grecque antique du groupe de Laocoon, musée Pio-Clementino, Vatican. **(Droite)** Empathie pour le geste implicite de l'artiste. Œuvre : Concetto Spaziale 'Atteza', Lucio Fontana (1960), Tate Gallery, Londres.

1.3.6.3 Définition opérationnelle

En raison de ce relatif flou historique, mais aussi car l'empathie a été un objet de recherche au sein de multiples disciplines souvent peu connectées (Zaki and Ochsner, 2012), il en existe aujourd'hui probablement autant de définitions que de personnes travaillant sur le sujet (Wispé, 1986). En conséquence, certains scientifiques se sont attachés à proposer une définition opérationnelle au concept d'empathie permettant d'en distinguer plusieurs composantes (de Vignemont and Singer, 2006; Preston and de Waal, 2002). Nous rapportons ici l'organisation conceptuelle apportée par ces auteurs et qui sera utilisée par la suite dans l'ensemble de ce manuscrit.

On définit par « empathie » tout processus cognitif qui réunit les quatre conditions suivantes:

(i) condition de ressenti affectif : il faut être plongé dans un certain état affectif.

(ii) condition d'isomorphie affective : notre état affectif doit être semblable à celui de l'autre.

(iii) condition sociale : notre état affectif doit être causé par l'imagination, l'observation ou l'interaction avec une autre personne.

(iv) condition de distinction entre soi et l'autre : on doit être conscient qu'une autre personne est la cause de notre état affectif.

Cette définition opérationnelle permet de distinguer l'empathie d'autres composantes proches[1]. Par exemple, lorsque l'on *mentalise* (capacité de théorie de l'esprit) on se représente l'état mental des autres – y compris leur état affectif – sans être impliqué émotionnellement (e.g., d'après le contexte et ton comportement, j'infère que tu es anxieux mais je ne suis pas anxieux moi-même). La *contagion émotionnelle* implique de partager les émotions des autres, mais sans avoir conscience qu'ils sont la source de nos états affectifs (e.g., phénomènes de groupe comme des bébés qui pleurent ou s'excitent ensemble sans savoir pourquoi). Finalement, la *sympathie* concerne une réaction affective dans un souci altruiste de l'autre, où l'on ne partage pas nécessairement la même émotion (e.g., je suis désolé pour toi car tu es jaloux, dépressif ou en colère, mais je ne suis pas moi-même dans cet état).

1.3.6.4 Bases neurophysiologiques

L'empathie émotionnelle repose sur au moins trois composantes sociocognitives qui sous-tendent nos capacités à ressentir les émotions d'autrui, les comprendre, et y répondre de manière appropriée (Decety, 2011). Au niveau neurobiologique, ces composantes affichent une certaine hiérarchie dans leur trajectoire évolutive et développementale (Decety and Svetlova, 2012). Tout d'abord, l'empathie prend racine sur des phénomènes de résonance motrice et de contagion émotionnelle qui reposent sur des mécanismes élémentaires de couplage perception-action et de représentation partagée entre soi et l'autre[2] (Preston and de Waal, 2002). Par la suite viennent s'imbriquer des mécanismes plus évolués qui donnent naissance à des facultés d'empathie à la complexité croissante[3], depuis la prise de perspective jusqu'aux comportements altruistes témoignant du désir sympathique d'aider son prochain (Fig. 1.16A). Ces processus s'appuient sur différents substrats neuronaux qui ont évolué et se développent en couches successives (Panksepp, 2011), plus ou moins synergiques selon les individus (Fig. 1.16B). Les structures cérébrales nécessaires à l'empathie sont dépendantes des systèmes adaptatifs endocriniens et autonomes (en particulier le système parasympathique[4]) qui maintiennent l'équilibre homéostatique de l'individu au sein de son groupe social (Decety and Ickes, 2011).

De nombreux arguments empiriques appuient une vue incarnée du traitement des émotions[5] et de l'empathie, qui reposent au moins en partie sur des mécanismes de perception-action (c.f. section 1.2.2). Chez l'adulte, le phénomène de contagion émotionnelle est mis en évidence au cours d'expériences où les sujets miment involontairement les expressions faciales qu'ils observent et parviennent à reporter les émotions correspondantes même lorsque ces visages sont présentés trop brièvement pour une perception consciente (Dimberg et al., 2000). Le fait que l'empathie prenne racine dans un couplage de notre esprit avec son corps et celui des autres se reflète par la contagion du bâillement chez les singes et les humains (de Waal, 2012; Schürmann et al., 2005), dont la fréquence dépend avant tout de la proximité affective entre les individus (Norscia and Palagi, 2011). De façon intéressante, observer des expressions de peur au niveau des mouvements du corps entier entraine une activité cérébrale accrue dans les aires liées à la représentation de l'action et du mouvement, ce

[1] Voir également Fig.2.3 pour une proposition de taxonomie de ces multiples processus sociocognitifs.

[2] Cette faculté automatique, peu contrôlable et non intentionnelle d'imiter les postures et les expressions émotionnelles des personnes avec qui l'on interagit est une capacité ancestrale commune à de nombreux primates et mammifères (de Waal, 2012). Voir également en section 1.4.

[3] Il s'agit de capacités plus récentes dans l'histoire évolutive, qui seraient spécifiques à quelques espèces ayant un cerveau volumineux (de Waal, 2012).

[4] Au niveau de l'activité physiologique, le système parasympathique régule le rythme cardiaque, et peut le ralentir, ce qui participe aux mécanismes d'apaisement au sein d'un groupe d'individus (Decety and Ickes, 2011).

[5] Rappelons ici que « émotion » signifie littéralement « ce qui nous meut, ce qui nous met en mouvement ».

qui indique que ce mécanisme de contagion affective permet de préparer automatiquement le cerveau à l'action (de Gelder et al., 2004).

De nombreuses études en IRMf ont révélé des activités cérébrales similaires entre l'expérience propre et l'observation chez autrui des intentions motrices (Umiltà et al., 2001), des états sensoriels (Keysers et al., 2010), et des états internes tels que la douleur (Singer et al., 2004) ou le dégoût (Wicker et al., 2003). Ces résultats viennent étayer une conception simulationiste de nos facultés sociales, présentée dans le présent ouvrage en section 1.3.5. Ils semblent aussi évoquer que l'on ressent automatiquement les émotions d'autrui quand on y est exposé. Si c'était le cas, on peut imaginer en pratique que nous serions dans une tourmente émotionnelle permanente laissant peu de place à notre propre ressenti (de Vignemont and Singer, 2006). Pour dépasser ces mécanismes primitifs de contagion motrice et affective, lorsque l'on est empathique, notre cerveau met en jeu des processus plus évolués qui permettent de distinguer entre soi et les autres (voir section 1.3.4) et de réguler nos émotions en fonction du contexte (Decety, 2011).

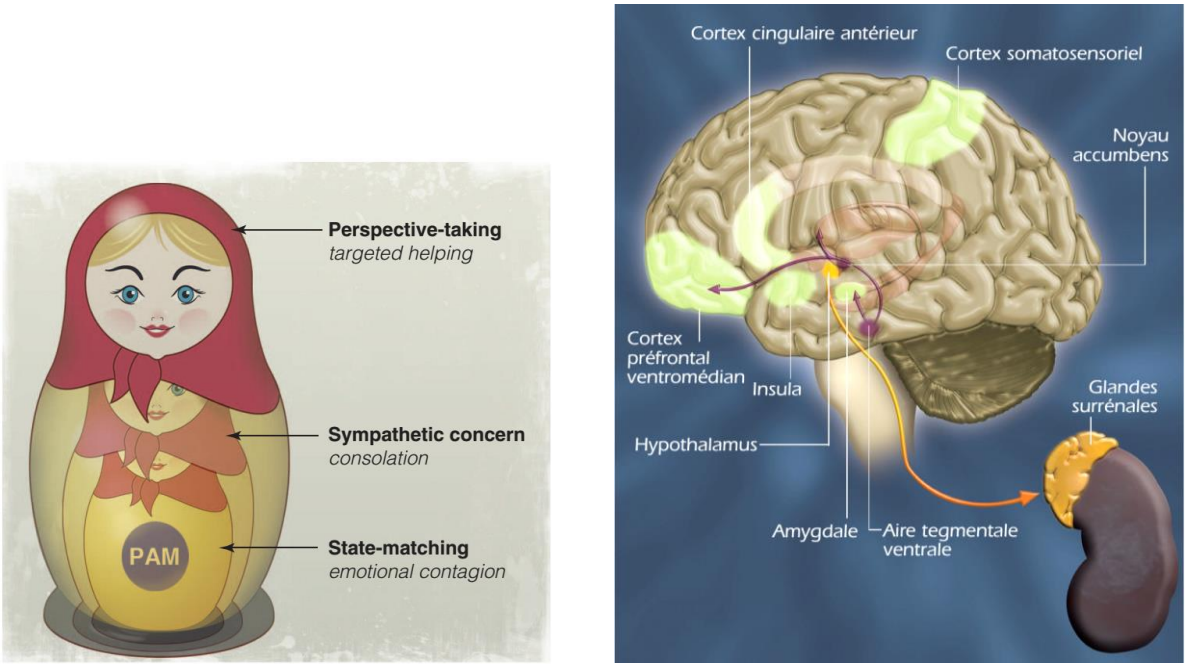


FIGURE 1.16 Systèmes neurobiologiques impliqués dans l'empathie.
(Gauche) L'empathie sur le modèle des poupées russes. Le cœur interne de la poupée repose sur des mécanismes de simulation et de perception-action (PAM) par lesquels on entre en résonance affective avec l'autre (processus bas niveau de contagion émotionnelle). Autour de cette base socioaffective se juxtaposent successivement plusieurs niveaux d'empathie à la complexité croissante. Cette succession s'opère à la fois à un niveau développemental et évolutif. Seules quelques espèces au large cerveau (l'humain, le bonobo, etc.) présentent toutes les dimensions de la poupée, là où la plupart n'affichent que les couches internes. La complexité de l'empathie s'accroit de pair avec des capacités de prise de perspective qui dépendent de réseaux corticaux préfrontaux, tout en restant fondamentalement connectés au PAM. Adapté de De Waal (2012). **(Droite)** L'empathie implique les circuits neurophysiologiques qui sous-tendent l'expression des émotions (le cortex somatosensoriel, l'insula, le cortex cingulaire antérieur, le cortex préfrontal ventromédian et l'amygdale), le système de récompense qui fournit la motivation nécessaire à la réalisation de comportements adaptés (système dopaminergique mésolimbique), mais aussi les processus neuroendocriniens et le système nerveux autonome. Les études en neuroimagerie montrent que la capacité à ressentir les émotions d'autrui dépend de zones sous-corticales et temporales, alors que leur compréhension dépend davantage de régions préfrontales, et la capacité à y répondre de manière appropriée fait intervenir des zones orbitaires et cingulaires. L'empathie combine ainsi plusieurs caractéristiques reposant sur des substrats neuronaux distincts, plus ou moins synergiques selon les individus. Adapté de Decety (2011).

1.3.6.5 Facteurs modulatoires et déficits sociaux

Le degré d'empathie que l'on éprouve pour un être humain est influencé par de nombreux facteurs (de Vignemont and Singer, 2006) tels que la relation sociale (familiarité, appartenance à des groupes sociaux plus ou moins proches du sien, etc.), les caractéristiques propres de l'émotion (intensité, valence, saillance, etc.) et de soi-même (genre, personnalité, expériences passées, etc.) ou encore le contexte[1] (soutien affectif ou compétition, etc.). En accord avec cette idée, l'activité dans les systèmes neuronaux à la base des processus d'empathie varie suivant la situation et les individus (Zaki and Ochsner, 2012). Par exemple, plusieurs études IRMf ont montré que les participants affichent une résonance neuronale variable en réponse à la douleur des autres selon qu'ils sont proches ou non (Singer et al., 2004; Lamm et al., 2010), qu'ils se comportent de façon juste ou non (Singer et al., 2006), ou encore suivant leurs jugements *a priori* (e.g., savoir qu'une personne souffre du SIDA selon qu'elle l'a contracté suite à une transfusion ou suite à l'usage de drogues, Decety et al., 2010a).

Finalement, certains troubles psychiatriques qui impliquent des déficits sociaux se caractérisent par un engagement anormal des systèmes cérébraux liés à l'empathie. C'est le cas notamment des individus atteints d'un trouble du spectre autistique. Ces derniers affichent une implication moindre des aires associées avec la contagion motrice et émotionnelle, la ToM et l'empathie, et cette réduction de l'activité neuronale est corrélée avec des mesures cliniques de déficience sociale (Philip et al., 2012). Des effets similaires sont observés pour d'autres troubles mentaux tels que la schizophrénie ou diverses psychopathies (Blair, 2005).

Dans l'ensemble ces données sur l'empathie sont cohérentes avec l'existence d'un lien direct entre perception et action (section 1.3.5) et d'un couplage entre le corps, l'esprit et l'environnement (section 1.2.2) – les autres en particulier. Quand on est exposé aux émotions d'autrui, ce système amorce notre résonance affective en activant nos représentations motrices ainsi que les réponses autonomes et somatiques qui leur sont associées. Pour que l'empathie émerge alors, les similarités mais aussi la distinction entre soi et les autres sont des éléments essentiels. Si l'empathie n'est pas propre à l'espèce humaine, sa relation avec le langage, la mémoire, la conscience et les capacités métacognitives (la faculté de réfléchir sur ses propres pensées) lui confèrent un rôle particulier – pour le meilleur comme pour le pire. En effet, si l'empathie est la base sur laquelle se développent les émotions morales telles que la culpabilité et le remords (Decety and Svetlova, 2012), elle permet également de manipuler ou de soumettre à la torture.

[1] Savoir garder une distance émotionnelle adéquate est un élément clé dans les relations de soin comme la psychothérapie par exemple. Dans une étude récente en neuroimagerie, Decety et al. (2010) montrent que les médecins régulent à la baisse leur réponse empathique à la douleur physique des patients. Dans un contexte thérapeutique, une telle régulation a pour conséquences bénéfiques de libérer des ressources cognitives nécessaires à la bonne conduite des soins.

1.3.7 Synthèse 2e niveau

Du fait de nos similarités et de leur saillance sociale et biologique, les autres individus constituent des éléments spéciaux dans notre environnement et sont traités à part sur le plan perceptif. Lorsque nous percevons les actions chez autrui, tous ces principes généraux entrent en jeu de façon imbriquée : similarité interpersonnelle, capacité naturelle à se coupler au monde extérieur et lien étroit entre action et perception. Leur combinaison complexe entraine chez soi des réponses cérébrales et physiologiques indirectes qui nous placent dans un état somatique proche de celui de l'autre. De cet alignement à autrui, il s'ensuit que l'activité cérébrale de celui qui perçoit une action peut être jusqu'à un certain point prédite à partir de l'activité cérébrale de celui qui effectue cette action. Selon la pensée simulationiste, ces mécanismes de résonance affective et motrice forment un substrat non seulement à la compréhension des actions, mais aussi des intentions et des émotions d'autrui.

Dans cette section se profilent différents niveaux de processus sociocognitifs à la complexité croissante, qui diffèrent par leur trajectoire évolutive et développementale. Ces processus peuvent entrer en jeu par la simple observation d'autrui. On voit ainsi les prémices d'une boucle perception-action qui s'esquisse entre soi et les autres, sans être close encore. Les principes présentés ici permettent d'expliquer en partie les synchronies physiologiques et cérébrales observées au cours d'interactions sociales unidirectionnelles, des résultats empiriques qui sont revus de façon exhaustive dans le chapitre deux. Nous représentons ce second niveau de couplage interpersonnel en Fig. 1.1, partie B.

1.4 3e niveau de couplage interpersonnel : alignements réciproques.

1.4.1 Interaction sociale chez l'humain

Nos corps, cerveaux et esprits humains sont le fruit de chacune de nos rencontres avec nos semblables. Lors de ces contacts sociaux, nous échangeons nos savoirs et coopérons pour accomplir des tâches que l'on ne peut réaliser seul (Knoblich and Sebanz, 2008). La plupart du temps, ces échanges se caractérisent par leur immédiateté et l'influence réciproque qu'exercent les individus les uns sur les autres[1]. Pour des personnes plongées dans un environnement commun, les entrées perceptives des uns sont les sorties (ré)actives des autres et *vice-versa*, i.e., les participants *inter-agissent* au sein d'une même boucle perception-action (Hari and Kujala, 2009). C'est cette adaptation bidirectionnelle et continue à son prochain qui caractérise l'interaction sociale[2].

En soi, l'interaction sociale n'est pas le propre de l'homme. Il en existe de nombreuses formes basiques chez les animaux, telles que des bancs de poissons qui se déplacent en synchronie, des abeilles qui communiquent sur l'emplacement de sources de nourriture (Riley et al., 2005), des lions qui chassent ensemble (Preston and de Waal, 2002) ou encore des singes qui s'épouillent dans un contexte de support social (Dunbar, 2010). Par rapport aux animaux, deux éléments au moins ont révolutionné la façon dont nos ancêtres ont pu interagir : l'usage d'outils et la communication symbolique (Knoblich and Sebanz, 2008). Chez l'humain, les premiers signes d'interaction dyadique (i.e. qui impliquent deux personnes) prennent place à travers des actions et attentions partagées entre le bébé et l'adulte qui prend soin de lui et l'alimente (Sebanz et al., 2006a). Plus tard émerge le langage, cette forme élaborée de communication propre à l'homme, caractérisée par de nombreux alignements et tours de paroles interactifs. Finalement, notre évolution démographique, culturelle et technique s'est accompagnée de l'essor de formes complexes d'interactions sociales qui requièrent parfois un long apprentissage, depuis nos rituels collectifs ancestraux jusqu'aux réalisations techniques avancées exigeant des savoir-faire partagés, en passant par nos nombreuses activités sportives et artistiques (Fig. 1.17).

L'engagement dans des formes d'interactions sociales joue un rôle primordial pour notre apprentissage de la vie. De nombreux indices en psychologie du développement suggèrent que l'enfant développe sa conscience des autres avant tout lorsque ceux-ci interagissent avec lui, i.e. quand ils dirigent leur attention vers l'enfant et s'y adaptent (Schilbach et al., 2012). L'exemple le plus frappant de cette sensibilité à des stimuli reliés à soi provient d'études récentes qui s'intéressent à la réaction précoce face au regard des autres. Entre deux et cinq jours, les nouveaux-nés ont une préférence (mesurée en termes de fixations plus longues et plus fréquentes) pour les visages dont les yeux sont tournés vers soi plutôt qu'autre part (Farroni et al., 2002). A quatre mois, un regard tourné vers l'enfant plutôt qu'ailleurs entraine une plus forte sensibilité perceptive (Farroni et al., 2002), améliore la réponse gamma occipitale (Striano et al., 2006), facilite le traitement neuronal des objets

[1] A l'origine, la majeure partie de nos actes communicatifs et sociaux se font lors d'interaction en temps réel. Il faudra attendre l'invention de l'écriture et de formes évoluées de savoirs et pratiques pour que l'on incorpore (rarement) des délais temporels dans nos interactions. Ces dernières peuvent alors se transformer en séquences d'actions ponctuelles qui ne requièrent pas forcément de contact social, e.g., dessins successifs sur les murs d'une grotte, jeux au tour à tour, choix stratégiques dans la guerre, communications sous forme de lettres ou mail, etc.

[2] De façon générale, nous définissons le terme *interaction* comme une influence réciproque de deux (ou plus) systèmes avec un échange d'information ou d'énergie.



FIGURE 1.17 Quelques exemples d'interactions sociales complexes chez l'humain.
Nos capacités à interagir reposent sur la base de facultés développées dans le cadre d'interactions sociales intimes avec nos proches. Les humains ont développé un savoir technique et culturel, et étendu leurs rapports sociaux à l'échelle de groupes d'individus plus larges. Cela donne lieu à des pratiques collectives telles que les rites religieux, les représentations musicales, sportives ou artistiques au rôle social essentiel. **(A)** Les relations intimes telles que celles entre la mère et son enfant (et plus tard au sein du couple) sont le lieu d'échanges, attention conjointe, toucher, etc. Elles demandent des alignements réciproques très fins à tous niveaux (moteur, affectif, etc.). **(B)** Les concerts sont un exemple courant de pratique collective où l'on peut retrouver une effusion de groupe en conséquence des multiples interactions entre musiciens et spectateurs. **(C)** De nombreux sports nécessitent de pouvoir comprendre, prédire et s'adapter rapidement aux actions d'autrui, comme ici en capoeira. **(D)** La danse est sans doute l'élaboration la plus sociale des relations intimes. Il y est indispensable de développer le sens de soi et de l'autre afin de se coordonner au plus finement, comme ici en tango argentin – l'art de la *conexión*.

et le traitement différentiel des mots (Reid et al., 2004). Les regards partagés puis conjoints[1] reflètent l'intérêt d'un organisme pour un autre. Ils forment un mécanisme primordial par lequel on peut coordonner et communiquer ses intentions, désirs, émotions et savoirs sur soi et le monde, selon Tomasello et al. (2005). Leur étude en neuroscience sociale offre une fenêtre privilégiée sur la dynamique des mécanismes interpersonnels, elle est traitée dans la section 2.2.4. A travers nos interactions conjointes, nous développons, dès le plus jeune âge, un répertoire perceptif et un espace attentionnel partagé avec l'autre. Cela ouvre la voie à des interactions triadiques où l'on partage ses états mentaux sur un troisième objet ou une autre personne. En retour, cet engagement attentionnel triadique est un élément crucial pour la réalisation d'actions conjointes complexes (Sebanz et al., 2006a; Knoblich and Sebanz, 2008; Schilbach et al., 2013).

S'engager dans l'interaction s'accompagne d'une forte composante motivationnelle qui contribue à nous impliquer affectivement et oriente drastiquement notre attention, nos choix et nos attitudes (Schilbach et al., 2013; Hari and Kujala, 2009). Cette dimension d'engagement dans l'interaction, et la réciprocité immédiate qu'elle permet, font de l'interaction sociale non plus seulement un but à atteindre, mais une composante à part entière de notre fonctionnement sociocognitif (De Jaegher et al., 2010; Di Paolo and De Jaegher, 2012). En d'autres termes, comparé à l'observation passive d'une situation sociale, interagir avec les autres apporte une valeur ajoutée en termes de savoir intersubjectif

[1] On distingue le regard « partagé » (ou encore « mutuel ») par lequel deux personnes se regardent l'une l'autre, du regard « conjoint » (ou encore « triadique ») où elles coordonnent leur attention sur une troisième entité (Redcay et al., 2010). En termes de développement, le premier, qui implique un engagement bas niveau dans l'interaction, semble avoir la primauté sur le second, pour lequel on développe une conscience plus réflective de la situation (Schilbach et al., 2012).

(sur soi et sur autrui) et d'action conjointe potentielle. Cette vue sur l'interaction est une extension à la sphère sociale d'une conception incarnée de la cognition en termes de couplage esprit-corps-environnement (voir section 1.2.2). Une approche pour l'étude de ces mécanismes intersubjectifs consiste à considérer les dynamiques comportementales et neurophysiologiques à l'échelle d'un système complexe qui englobe tous les individus en interaction. Ces points sont développés plus en détails en section 1.4.2 et dans le second chapitre.

1.4.2 Synergies interpersonnelles

S'intéresser à l'interaction sociale en soi s'inscrit naturellement dans une conception dynamique de la cognition, considérée comme incarnée au sein de mécanismes basiques de couplage à son corps et à l'environnement, les autres compris. Par la situation d'échange réciproque et de coadaptation instantanée qu'elle provoque, l'interaction sociale permet de considérer les participants comme les parties couplées d'un système non linéaire complexe. On parle alors de *synergie interpersonnelle*[1]. Dans ce cadre théorique dynamique, on considère qu'il est impossible de réduire l'interaction à la somme des processus sociocognitifs *propres* à chaque agent. Au contraire, le savoir partagé semble résider en partie dans les dynamiques interpersonnelles de l'interaction *entre* les agents (Schilbach et al., 2013). En d'autres termes, des individus qui interagissent obtiennent plus d'information sur les tendances et les dispositions de chacun qu'ils n'auraient eu en tant que simples observateurs. Cette approche interactive de l'esprit est au cœur d'un mouvement philosophique pour lequel des agents qui interagissent s'engagent dans un mode collectif irréductible jouant un rôle nécessaire et constitutif dans notre cognition sociale (De Jaegher et al., 2010; Gallotti and Frith, 2013). Le tournant interactif en neuroscience sociale est traité plus en détails en section 2.1.1.

Suivant une perspective dynamique, on considère donc l'interaction sociale comme l'élément constitutif d'un système plus général « cerveau-corps-environnement-corps-cerveau » que l'on ne peut réduire à la somme de ses sous-parties. Cette vue soulève un point important : des agents couplés unidirectionnellement (i.e., A est un observateur détaché de B) et des agents couplés bidirectionnellement (i.e., A et B interagissent ensemble) forment deux types de systèmes fondamentalement différents (Fig. 1.18). Considérer ce contraste apporte une explication simple à l'intuition exprimée par Schilbach et collègues (2013) que la cognition sociale est intrinsèquement différente lorsqu'il s'agit d'interagir avec les autres plutôt que de simplement les observer (Froese et al., 2013). L'examen des dynamiques interpersonnelles éclaire aussi les nombreux résultats expérimentaux qui pointent vers l'importance des interactions contingentes (i.e., immédiates et réciproques) dans notre développement et notre comportement (voir section 1.4.1). Dans une étude classique de Murray et Trevarthen (1985), répliquée de façon plus contrôlée par Nadel et al. (1999), des bébés de deux mois interagissent avec leur mère par vidéo interposée. Plus tard, lorsqu'on leur montre des enregistrements de cette interaction, ils se désengagent, sont distraits et s'ennuient. La différence systémique entre les deux situations d'interaction ou de contemplation passive permet d'expliquer simplement les changements dans le comportement de l'enfant, sans avoir besoin de faire d'hypothèses complexes sur l'existence d'un module neuronal de « détection de contingence »[2] (De

[1] L'usage du mot « synergie » réfère ici au fait que le tout est plus grand que la somme de ses parties.

[2] Une explication du phénomène d'un point de vue internalisé et computationnel est que le cerveau des bébés comporte un "module de détection d'interaction sociale". Suivant cette vue le mécanisme cognitif n'est pas constitué par l'interaction sociale, qui ne jouerait ici qu'un rôle de facteur contextuel (une variation dans l'interaction changerait la sortie du module). L'explication alternative (e.g., De Jaegher et al., 2010) repose sur l'interaction comme élément nécessaire pour expliquer le comportement du bébé: l'implication de l'enfant serait en partie maintenue par la stabilité de l'interaction contingente.

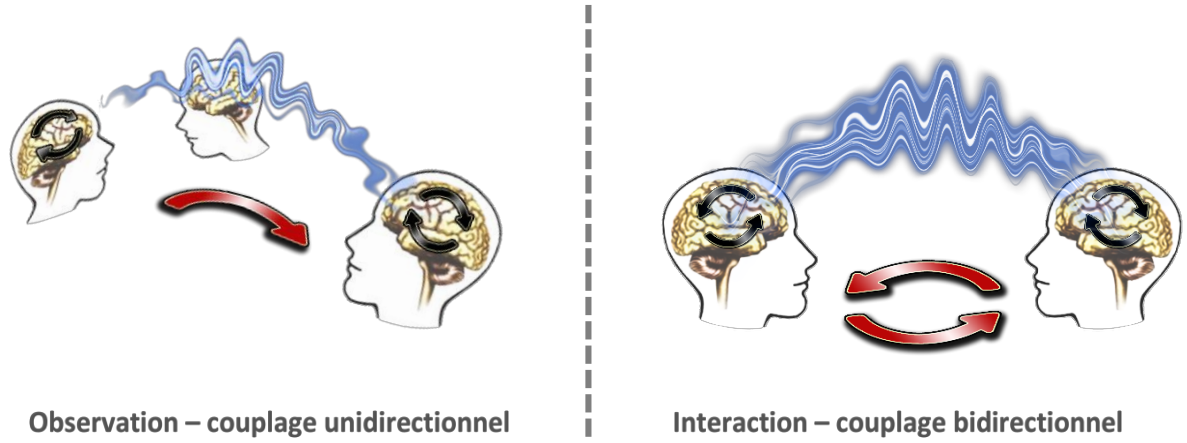


FIGURE 1.18 Observation versus interaction : une différence systémique
Les flèches doubles noires représentent le lien étroit entre action et perception pour chaque individu incorporé dans son environnement. Les flèches rouges représentent les transferts d'information d'un individu à l'autre. Les ondes bleues illustrent le couplage interpersonnel. Dans la première situation (observation détachée), courante dans les expériences en neurosciences sociales, B est simplement un paramètre indépendant dans l'environnement de A. Dans la seconde situation (engagement dans l'interaction), le couplage non linéaire entre A et B donne lieu à des structures qui émergent de l'interaction et modulent en retour le comportement des agents. Par conséquent, le degré de liberté d'un agent impliqué dans une interaction sociale varie en fonction de son couplage à l'autre (Riley et al., 2011). L'interaction sociale est en partie constitutive de la cognition sociale, car le comportement d'un agent dépend des couplages au sein du système global « cerveau-corps-environnement-corps-cerveau » et ne peut pas être attribué à un seul de ces composants pris en isolation.

Jaegher et al., 2010). De nombreux modèles théoriques de ce paradigme expérimental ont confirmé que contraindre le degré d'interactivité (i.e. moduler la contingence sociale, ou encore limiter la boucle perception-action) modifie drastiquement le comportement des agents et limite leur capacité à acquérir un savoir intersubjectif et à réaliser des actions conjointes (Froese and Paolo, 2008; Iizuka and Paolo, 2007; Di Paolo et al., 2008).

Ainsi, les travaux récents de conceptualisation et de modélisation de l'interaction dans nos processus sociocognitifs éclairent de nombreuses observations qui lui attribuent un rôle déterminant et remettent en cause la vue individualiste traditionnelle sur nos facultés sociales. Cependant, il est indispensable que ces développements théoriques soient complétés par des résultats empiriques afin de prouver avec certitude que les dynamiques de l'interaction font partie intégrante des mécanismes de cognition sociale. Pour cela, une approche prometteuse consiste à examiner l'interaction sociale réciproque et instantanée par l'intermédiaire d'interfaces homme-machine qui permettent de remplacer l'environnement, voire la personne avec qui l'on interagit (Engemann et al., 2012; Wilms et al., 2010; Auvray and Rohde, 2012). Ce type de paradigme comportemental – qui n'est pas incompatible avec de la neuroimagerie – donne accès à un enregistrement complet de l'ensemble des dynamiques sensori-motrices de l'interaction, car elles se déploient alors intégralement dans un espace virtuel.

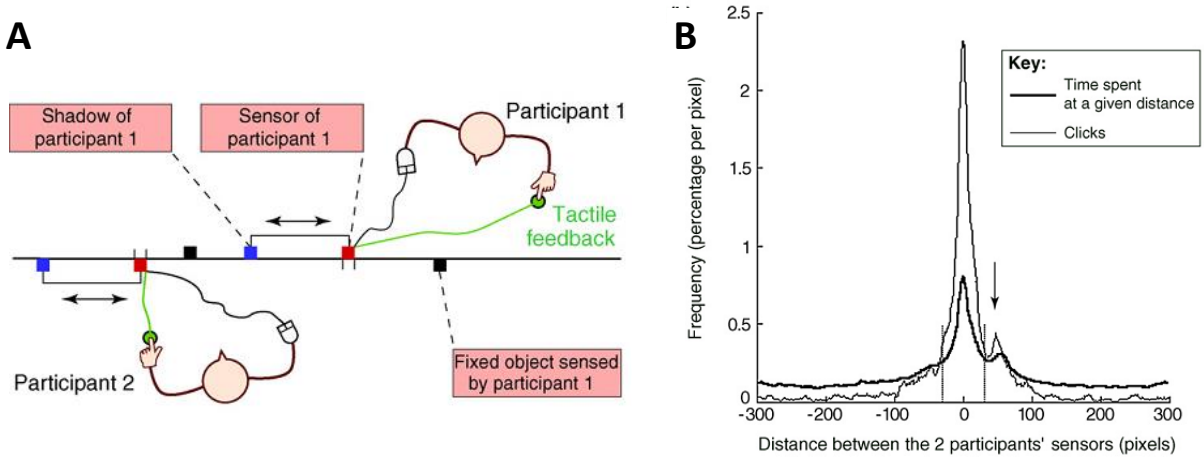


FIGURE 1.19 Expérience d'interaction perceptive au sein d'un environnement virtuel minimal
(A) Illustration du setup expérimental utilisé dans l'expérience de croisement perceptif de Auvray et al. (2009). Deux participants isolés contrôlent chacun la position d'un capteur le long d'une ligne virtuelle partagée (ses extrémités sont jointes ce qui en fait un cercle). Les carrés de chaque côté de la ligne représentent des objets qui peuvent être senti par les participants. Lorsqu'un capteur touche un objet les sujets reçoivent un retour tactile sur le doigt (cercles verts). Chaque individu peut sentir trois objets : un objet statique (carré noir), le capteur de l'autre participant (carré rouge) et un leurre qui copie exactement les mouvements de l'autre à une distance fixe (carré bleu). **(B)** Les participants ont la tâche de signaler en cliquant lorsqu'ils jugent être en contact avec un objet contrôlé par l'autre personne. La distribution des clics en fonction de la distance montre un pic significatif à zéro (contact capteur-capteur). Le petit pic (flèche) indique la réponse au leurre de l'autre participant. Adapté de De Jaegher et al. (2010).

En s'appuyant sur cette idée, Malika Auvray et collaborateurs (2009) ont mis au point un paradigme expérimental simple et élégant, le croisement perceptif (« perceptual crossing » en anglais) qui permet de contraster différents degrés d'interaction entre individus (Fig. 1.19). Avec ce paradigme, ils ont pu apporter les premières preuves empiriques que l'interaction sociale co-régulée constitue *en soi* un mécanisme de cognition sociale. Dans cette expérience, deux participants assis dans une pièce différente interagissent en déplaçant un capteur le long d'une ligne virtuelle commune. Plongé dans cet environnement minimaliste, chacun peut ressentir trois objets différents à travers une stimulation tactile sur le doigt: un objet statique, le capteur de l'autre participant, et son « ombre », i.e., un leurre qui copie exactement ses mouvements à une distance fixe[1]. La tâche des participants est de cliquer à chaque fois qu'ils jugent être en contact avec l'autre. De façon remarquable, même dans cette situation simpliste les sujets se montrent capables de concentrer leurs clics sur le capteur de l'autre et non sur son ombre, bien qu'ils ne puissent pas sentir la différence au toucher. Comment y parviennent-ils ? Le succès dans cette tâche est imputable seulement aux dynamiques de l'interaction entre les partenaires quand ils se cherchent activement et se répondent, et non à d'éventuelles stratégies individuelles qui ne peuvent pas faire la différence entre le capteur de l'autre et son ombre. C'est uniquement lorsque les participants scannent leur capteur mutuel que peut s'établir un couplage bidirectionnel et que leur

[1] De façon primordiale, ces trois objets ne se distinguent que par leur *affordance* pour l'interaction (Froese et al., 2014) – un concept avancé par James Gibson pour définir la capacité d'un système à suggérer sa propre utilisation. Ici par exemple, seul un objet statique suscite la possibilité d'être localisé sans surprise toujours au même endroit, seul un objet en déplacement rend possible des épisodes interactifs à sens unique (e.g., le suivre et perdre sa trace), et finalement seul un objet qui change son comportement en fonction du nôtre offre la possibilité de coordonner mutuellement nos actions, de communiquer, répondre et imiter les motifs spatiotemporels dans les mouvements de l'autre.

échange peut se stabiliser. A l'inverse, une situation où l'un des participants scanne l'ombre de l'autre est instable car mettant en jeu un couplage unidirectionnel où il n'y a pas d'interaction possible.

Depuis l'étude originale, cette expérience a été répliquée de nombreuses fois (voir Auvray and Rohde, 2012), et plus récemment par Froese et al. (2014) qui ajoutent une dimension collaborative et adoptent de surcroit une approche phénoménologique sur l'intersubjectivité, i.e., ils examinent à chaque « rencontre » le ressenti subjectif des participants sur leur interaction mutuelle. Non contents d'identifier correctement leur partenaire, les sujets affichent une conscience explicite de sa présence et de leur interaction mutuelle. Ces résultats montrent que nous sommes sensibles à la dynamique de nos interactions avec les autres, et appuient l'idée que cette réciprocité dans l'échange fait partie intégrante des mécanismes de cognition sociale. Il n'aura sans doute pas échappé au lecteur que l'on peut dresser une analogie directe entre ces dernières observations et les différents niveaux de couplage interpersonnel décrits en Fig. 1.1, ce qui conforte notre vue sur l'organisation hiérarchique de ses conditions d'apparition.

Au-delà de cette étude minimaliste clé, un nombre croissant de travaux ont récemment cherché à quantifier le rôle et la valeur ajoutée des dynamiques interpersonnelles lors d'interactions sociales réciproques dans un contexte naturel. Nous en donnons ici quelques exemples significatifs à un niveau comportemental (les études en interaction s'appuyant sur des données physiologiques et cérébrales sont traitées de façon exhaustive dans le chapitre deux). Dans une étude sur l'improvisation conjointe de mouvements basiques basée sur le jeu du miroir, Noy et al. (2011) montrent que des improvisateurs experts obtiennent une meilleure performance dans l'imitation lorsqu'ils créent les motifs gestuels ensemble plutôt que lorsque l'un guide l'autre (Fig. 1.20). Un modèle prédictif simple de cette interaction motrice, où les auteurs contrastent un couplage soit uni- soit bidirectionnel, dévoile des dynamiques semblables à celles observées pour ces deux états systémiques. De façon intéressante, des sujets novices ne parviennent pas à obtenir une telle performance conjointe, ce qui suggère qu'atteindre un état de synergie nécessite un certain apprentissage pour s'ouvrir à l'autre et incorporer ses actions dans les siennes. Badino et al. (2013), dans une expérience sur les dynamiques de groupe et leur influence en termes de communication non verbale, ont mesuré la cinématique des mouvements de tête chez des musiciens experts. Ceux-ci devaient jouer un quartet de Schubert dans deux conditions : soit en suivant la partition originale, soit en interprétant une version modifiée connue seulement du premier violon. Les auteurs concluent à partir de mesures du flux d'information (causalité de Granger) et des dynamiques sensori-motrices que la conduite musicale se base sur une information partagée plutôt que sur un savoir exclusif de chaque interpréte. Finalement, Vesper et al. (2013) apportent une étude originale sur l'imagination motrice de l'action conjointe, où ils demandent à des participants de s'imaginer sauter seul ou de s'imaginer sauter simultanément avec quelqu'un pour atteindre une cible donnée. L'analyse de la durée de ces sauts fictifs montre que les sujets s'adaptent à leur partenaire imaginaire. Ces résultats suggèrent que l'on intègre une simulation de soi et de l'autre pour se coordonner. En d'autres termes, nos facultés d'action conjointe reposent en partie sur la prédiction de nos interactions avec les autres et de leurs dynamiques.

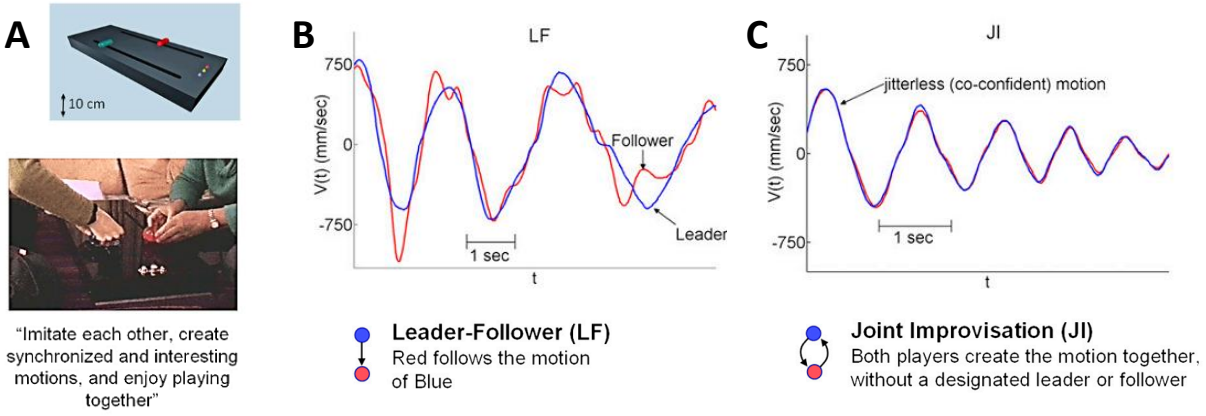


FIGURE 1.20 Le jeu du miroir : dynamiques de l'improvisation gestuelle conjointe.
(A) Un jeu du miroir à une seule dimension montre déjà des dynamiques de coordination complexes dans les mouvements improvisés des deux acteurs. On présente ici des exemples de trajectoires lorsque la tâche impose qu'un sujet guide l'autre **(B)** ou bien que les deux sujets improvisent ensemble **(C)**. Le premier cas fait apparaitre un jitter (oscillation) à 2-3Hz autour de la trajectoire du guide. Dans le second cas, l'improvisation jointe dévoile des périodes où les mouvements des participants se suivent parfaitement. Ces résultats montrent que l'on peut atteindre des performances élevées en improvisation jointe à condition de permettre une interaction réciproque entre les individus. Adapté de Noy et al. (2011).

1.4.3 Synthèse 3e niveau

S'engager dans des formes d'interactions sociales joue un rôle primordial pour notre apprentissage de la vie, permet de communiquer pour échanger nos savoirs et effectuer ensemble des actions qu'il serait impossible de réaliser seul. Lorsqu'ils interagissent de façon réciproque et immédiate, les individus plongés dans un environnement commun sont couplés à travers une même boucle perception-action bidirectionnelle. Ces liens fonctionnels viennent structurer et contraindre les dynamiques interpersonnelles, qui modulent en retour le comportement des agents. Si le couplage est suffisamment important, des formes de synergies interpersonnelles peuvent alors émerger. Dans ce cas, on parvient ensemble à trouver une certaine stabilité dans l'interaction et à résonner sur la même longueur d'onde. Ce dernier niveau de couplage interpersonnel est représenté en Fig. 1.1, partie C.

Pour avoir une vue complète sur le système, il est donc nécessaire de considérer l'ensemble des individus, leurs corps, leurs cerveaux, et les dynamiques qui en découlent. Si l'interaction immédiate et réciproque est une condition nécessaire pour la mise en place et le maintien de synergies interpersonnelles, celles-ci sont loin d'être figées et homogènes. Au contraire, le niveau de couplage mutuel que peuvent atteindre deux individus en interaction varie (sans doute énormément) suivant leur affinité, expertise dans la tâche jointe, humeur, motivation, etc[1]. Comprendre en détails les facteurs et mécanismes qui nous permettent de résonner sur la même longueur d'onde et de maintenir ces synergies est un des défis majeurs des neurosciences de l'interaction sociale.

[1] En fait tous les facteurs pouvant avoir un impact sur les principes et mécanismes généraux prédisposant au couplage que l'on a présenté jusqu'à présent.

1.5 Synthèse sur les différents niveaux de couplage interpersonnel

Nos corps et cerveaux ont évolué conjointement et ils se développent en interaction continue avec leur milieu. Ils forment ainsi les sous-parties couplées et indissociables d'un système dynamique «esprit-corps-environnement». Certains aspects de notre environnement sont déterminés par le monde physique qui sert d'habitat à notre espèce. D'autres aspects, toutefois, sont déterminés par des communautés d'individus[1]. Ils établissent ensemble un système élaboré de codes partagés – incluant entre autres le langage, les coutumes et les règles morales – qui structurent la perception et les actions de chaque membre du groupe[2]. Chez l'humain, l'adaptation collective à ces invariants façonne nos réponses cérébrales et notre comportement. Elle entraine une importante similarité entre individus qui partagent ainsi de nombreux attributs anatomiques et fonctionnels. C'est pourquoi, lorsque plusieurs personnes sont exposées simultanément à une séquence perceptuelle identique, leurs activités cérébrales et motrices peuvent se synchroniser à travers le déroulé synchrone de flux perceptifs communs. On fait référence à ce premier niveau de couplage interpersonnel, qui ne requiert pas d'interaction sociale, sous le terme de couplage « stimulus-to-brain ».

Du fait de nos similarités et de leur saillance sociale et biologique, les autres individus constituent des éléments spéciaux dans notre environnement et sont traités à part sur le plan perceptif. Lorsque nous percevons les actions chez autrui, tous ces principes généraux entrent en jeu de façon imbriquée : similarité interpersonnelle, capacité naturelle à se coupler au monde extérieur et lien étroit entre action et perception. Leur combinaison complexe entraine chez soi des réponses cérébrales et physiologiques indirectes qui nous placent dans un état somatique proche de celui de l'autre. Cette résonance affective et motrice à autrui et les principes neurobiologiques qui y prédisposent forment la base d'un second niveau de couplage unidirectionnel d'un individu à l'autre.

Finalement, s'engager dans une interaction réciproque et immédiate avec ses congénères lie nos corps et esprit à travers une boucle de perception-action commune et bidirectionnelle. Ces liens fonctionnels viennent structurer et contraindre les dynamiques interpersonnelles, qui modulent en retour notre comportement. Si le couplage est suffisamment important, des formes de synergies interpersonnelles peuvent alors émerger. Dans ce cas, on parvient ensemble à trouver une certaine stabilité dans l'interaction et à résonner sur la même longueur d'onde. Ces synergies constituent un dernier niveau de couplage interpersonnel.

Au jour le jour, notre vie sociale complexe et fluctuante ne fait pas de distinction entre des situations d'observation du monde, des autres ou encore d'interaction. Ainsi chacun voyage sans cesse entre les différents niveaux de couplage interpersonnel décrits jusqu'ici. Cependant, les moments de grande synergie sont plutôt rares dans une vie[3]. C'est pourquoi, pour avoir une vue complète sur nos facultés à interagir avec les autres, il est important d'étudier en détails les mécanismes qui y prédisposent dans des circonstances sociales variées.

---

[1] Pour Emile Durkheim, la société est « avant tout un ensemble d'idées, de croyances, de sentiments de toutes sortes, qui se réalisent par les individus ». Elle indique une réalité qui est produite quand des individus agissent les uns sur les autres, ce qui résulte dans la fusion des consciences individuelles en une *conscience collective* irréductible à la somme de ses parties (Durkheim, 1912).

[2] Par exemple, les humains subissent une période de réduction perceptive : les jeunes enfants peuvent discriminer des signaux sociaux issus de multiples espèces et cultures, tandis que des enfants plus âgés se spécialisent suivant leur expérience et ne perçoivent plus que leurs signaux sociaux natifs (Lewkowicz and Ghazanfar, 2009).

[3] On peut citer par exemple les instants de symbiose collective et de « togetherness » reportés par des musiciens, acteurs, danseurs, sportifs, ou que l'on peut ressentir avec des proches et dans le cas de relations intimes.

Le couplage des corps et des esprits peut créer de nouveaux phénomènes. En liant nos activités à de nombreux niveaux, il facilite et étend nos capacités à se comprendre, communiquer, se coordonner. Des agents qui interagissent s'engagent donc dans un mode collectif, dynamique et irréductible jouant un rôle nécessaire et constitutif dans notre cognition sociale. L'idée que nos capacités sociales reposent en partie sur les dynamiques de l'interaction est confortée par des résultats théoriques et empiriques récents. Elle met à défaut nos conceptions courantes sur les frontières de l'esprit, que l'on considère classiquement confiné à notre cerveau. Pourtant, cette perspective fait du sens en termes évolutif et développemental, car il est adaptativement pertinent de pouvoir décharger une part de nos mécanismes cognitifs sur l'environnement et ainsi augmenter nos capacités (Hari and Kujala, 2009; Froese et al., 2014).

Chapitre 2

Etat de l’art en neurosciences de l’interaction sociale

Chapitre 2. Etat de l'art en neurosciences de l'interaction sociale

2.1 Synthèse du paysage expérimental

Le champ des neurosciences de l'*interaction* sociale a vu le jour dans la fin des années 2000 et croît depuis à un rythme soutenu. Dans cette partie, nous décrivons en premier lieu le tournant interactif que connaissent les approches expérimentales, théoriques et méthodologiques en neurosciences sociales. Par la suite, nous proposons une taxonomie détaillée des travaux expérimentaux impliquant des individus en interaction, considérés à travers le prisme des processus de cognition sociale tels qu'ils ont été explorés.

2.1.1 L' « interactive turn » en neurosciences sociales

« La réunion des esprits plutôt qu'un exercice récursif de mindreading »
(Gallotti and Frith, 2013)

L'être humain est social avant tout, et vit en interaction continue avec ses semblables et le monde extérieur. La formation et le maintien de liens sociaux intenses a rendu nécessaire l'émergence de facultés mentales permettant aux individus de communiquer, de se coordonner et de comprendre les intentions, actions et états mentaux d'autrui (Frith and Frith, 1999). L'étude des bases neuronales de ces mécanismes sociocognitifs (par exemple : théorie de l'esprit, empathie, attention et action conjointe, etc.) a récemment éveillé l'intérêt de la communauté scientifique avec l'avènement du champ des neurosciences sociales (Adolphs, 2003). Cependant, on assiste à une critique croissante des paradigmes expérimentaux classiques utilisés jusqu'ici, à savoir l'étude de l'humain en isolation (Hari and Kujala, 2009; Schilbach, 2010; Dumas, 2011). A la clé une revendication pour basculer vers un référentiel multi-centré où l'on considère les activités cérébrales et physiologiques de l'ensemble des individus en interaction (Hasson et al., 2012). Dans cette partie, nous décrivons succinctement le contexte théorique dans lequel s'inscrit ce mouvement interactionniste et les arguments principaux qui le confortent.

Jusqu'à la fin des années 2000, la plupart des recherches en neurosciences se sont concentrées sur des mécanismes individuels explorés au sein de sujets réduits à un rôle d'observateurs passifs d'une situation sociale. Cette vue "spectatrice" et détachée du savoir social n'est pas restreinte au champ des neurosciences sociales, mais a tenu une place centrale dans la tradition intellectuelle occidentale qui résume ainsi notre capacité à faire sens des autres (Schilbach et al., 2013) :

- Chaque personne est un observateur détaché (plutôt qu'activement engagé) d'une situation sociale.
- L'information disponible à soi sur les autres est limitée et désorganisée. Il y a ainsi un gouffre entre ce que l'on observe d'eux, et ce qu'ils pensent, croient ou ressentent vraiment.
- Par conséquent, nous devons faire un « détour » intellectuel pour combler le fossé entre ce qu'on perçoit des autres et leur état psychologique.

Au sein de ce courant de pensée, on considère généralement que le savoir sur autrui s'obtient en adoptant une perspective à la 3e personne, i.e., à travers un savoir "objectif" du monde qui nous entoure. Dans ce contexte, on viendrait lire l'esprit des autres[1] en changeant de perspective afin de théoriser sur leur état mental à partir des indices à notre disposition (e.g. visage, voix, posture, contexte social, etc.) complétés éventuellement par des *a priori* (e.g. jugement, stéréotypes, morale, codes sociaux, etc.). On appelle cette interprétation de la cognition sociale la « theory-theory ». Au niveau neuroanatomique, ses défenseurs s'appuient sur l'observation d'un réseau fonctionnel de mentalizing (« MENT », voir section 2.1.3).

A l'opposé, une approche alternative majeure propose qu'au lieu de ces processus indirects d'inférence sur autrui, on puisse le comprendre à travers l'expérience directe en adoptant une perspective à la 1ère personne, i.e., à travers un savoir « subjectif » de soi-même et de ses états mentaux. Suivant ce point de vue, des processus de simulation de l'autre en soi permettent d'établir un lien direct entre les expériences observées et vécues sans passer par un raisonnement conceptuel (Gallese et al., 2004). Cette théorie de la simulation (« simulation-theory ») s'appuie sur la découverte du système de neurones miroirs (« MNS », voir section 1.3.4 et 2.1.3) actif en partie lorsque l'on observe des actions ou émotions chez autrui.

Dans les deux cas, ces théories se limitent à la simple perception des autres sans considérer les interactions sociales, qui sont vues comme un but que doivent atteindre les fonctions cognitives individuelles. En adoptant l'une ou l'autre (ou encore une combinaison hybride) de ces perspectives, peut-on avoir une vue complète sur le paysage de la cognition sociale ? Considérer l'interaction sociale peut-il nous apporter des informations auxquelles on n'avait pas accès jusqu'alors ?

	Approche en isolation	**Approche en interaction**
Méthodes d'investigation	Etudes en neuroimagerie impliquant des sujets en isolation.	Etudes en neuroimagerie impliquant des sujets engagés dans une interaction sociale.
Paradigmes expérimentaux	Scenarii en observation ("offline").	Scénarii naturels en interaction ("online").
Quelques caractéristiques	Concepts et théories matures.	Cadre théorique récent et en expansion.
	Paradigmes expérimentaux bien connus et peu ambivalents.	Etudes au sein de contextes écologiques rendant la mise en place et l'interprétation plus difficiles.
	Les travaux existants incluent des études sur population déficientes, ainsi que des études développementales et comparatives (inter-espèce).	Aucun travaux à ce jour sur des populations déficientes, ni d'études développementales ou comparatives.
Bénéfices	Permet de mieux comprendre les mécanismes neuronaux sous-jacents à un grand nombre de processus sociaux.	Seul moyen d'explorer les dynamiques interpersonnelles des processus sociaux impliqués lors d'interactions réciproques. Les mécanismes sous-jacents peuvent être différents en interaction *versus* observation.
Importance particulière dans le développement	Oui	Oui
Ressources philosophiques et conceptuelles	Perspective de cognition sociale à la 1ère et à la 3è personne, explications individualistes, processus internes.	Perspective de cognition sociale à la 2è personne, concepts dynamiques : synergies, métastabilité, criticalité, dynamiques de coordination, etc.
Théories en cognition sociale	Théorie-Théorie, Simulation-Théorie, etc.	Interactionnisme fort ou modéré, "Interactive Brain Hypothesis", « we-mode », etc.
Mécanismes sous-jacents	Structures liées à la mentalisation (MENT), réseau de neurones miroirs (MNS) + autres (?)	Collaboration du MENT + MNS + autres (?) Mécanismes de couplage interpersonnel.

Table 2.1 Comparaison entre les paradigmes en « isolation » ou en « interaction » pour l'étude de la cognition sociale.
Adapté de Chatel-Goldman et al. (2013).

[1] En anglais, capacité de « mindreading » ou « mentalizing ».

L'exploration des dimensions psychologiques, philosophiques et neuroscientifiques des aspects interactifs de la cognition sociale a suscité un intérêt accru dans les années 2010 (Schilbach, 2010; Schilbach et al., 2012; Pfeiffer et al., 2013). Cette nouvelle approche s'oppose et/ou complète sur de nombreux points le courant de pensée classique décrit précédemment, ce qui lui a valu d'être baptisé par certains d'« interactive turn » (De Jaegher et al., 2010; Gallotti and Frith, 2013). Plusieurs arguments importants, résumés dans la Table 2.1, structurent et justifient ce tournant interactif :

- Une approche dynamique et interpersonnelle.
  Pour les interactionnistes, la cognition sociale ne consiste pas seulement à comprendre les autres, mais aussi à comprendre *avec* les autres. Elle est décrite comme un savoir-faire pratique (plutôt que cognitif/réflectif) qui nous permet de former des relations, maintenir des interactions, comprendre chacun et agir ensemble. Ce savoir de l'autre réside, en tout cas en partie, dans les dynamiques de l'interaction *entre* les agents (Coey et al., 2012). Il s'agit d'une extension au domaine social des théories de l'énaction (Schilbach, 2010), qui voient la cognition comme le résultat d'une exploration active et d'un couplage avec son environnement (voir sections 1.2.6 et 1.2.2). De ces dynamiques interpersonnelles découle une forme *d'intersubjectivité*, où le sens commun n'est plus seulement le résultat de processus individualisés mais émerge également de la relation à l'autre (Fuchs and Jaegher, 2009; Di Paolo and De Jaegher, 2012). C'est pourquoi on parle alors de perspective à la 2ème personne, qui correspond à une combinaison de points de vus objectifs et subjectifs pour laquelle interagir est un aspect essentiel (voire constitutif) de la cognition sociale (De Jaegher et al., 2010). Pour résumer, l'argument soutenu ici est que les agents en interaction ont accès à plus d'information sur le comportement de leur partenaire que ce qu'auraient des observateurs passifs dans un contexte désincarné (Gallotti and Frith, 2013). L'interaction sociale devient un élément constitutif d'un système complexe que l'on ne peut réduire à la somme de ses parties (voir section 1.4.2).

- La cognition sociale est différente lorsque les individus sont engagés et en interaction.
  Même en faisant abstraction des aspects dynamiques interpersonnels, à un niveau intra-individuel les mécanismes sous-jacents peuvent être différents lorsque: 1) nous sommes émotionnellement engagés plutôt que d'avoir une attitude détachée et 2) nous sommes en interaction plutôt qu'en observation (Schilbach et al., 2013). En effet, certains processus sociaux sont modulés, voire ne sont amorcés que lors d'une interaction[1], ce qui influence nécessairement les mécanismes neuronaux impliqués[2] (voir en Fig. 2.6 pour une illustration).

- Importance de l'interaction dans le développement
  L'interaction sociale fut et reste un sujet de recherche intense en psychologie du développement, en raison de son importance pour l'acquisition du savoir social chez l'enfant (c.f., section 1.4.1).
  Selon Carpendale and Lewis (2004), la compréhension de l'esprit (des autres) se développe progressivement dans le contexte des interactions sociales. Ainsi, on deviendrait d'abord un expert

[1] C'est le cas par exemple du contrôle de l'action : en situation d'interaction ce processus n'est plus seulement liée à la préparation motrice, mais entraine également de forts effets sociaux de reconstruction des conséquences de nos actions, i.e. les réactions des autres déterminent à quel point on est conscient de ses propres actions.

[2] Selon De Jaegher et al., (2010), le fait que l'interaction sociale joue plus qu'un simple rôle contextuel nécessite de réexaminer les explications de type processus sociaux individualistes. Le système de neurones miroirs par exemple, peut fonctionner différemment dans un contexte interactif, et son développement pourrait être le résultat de l'implication de l'agent dans une interaction sociale plutôt que la source de ses capacités de compréhension sociale.

en cognition sociale à travers l'interaction, tandis que des compétences plus réflectives et détachées se développeraient plus tard en réactivant les réseaux forgés pendant l'interaction. Cette théorie rejoint l'idée de multifonctionnalité du cerveau, où les mêmes structures peuvent être utilisées pour de multiples buts (Anderson, 2010), e.g., lorsque l'on passe d'une interaction dyadique à triadique où il devient nécessaire de communiquer en référence à une tierce personne ou objet.

- Une approche plus écologique.
  Au jour le jour, notre vie sociale complexe est avant tout une succession d'interactions, d'échanges immédiats et plus ou moins réciproques avec autrui. Ces échanges et leurs mécanismes sous-jacents sont inaccessibles dans la plupart des études dont on simplifie les tâches et les stimuli utilisés pour assurer un bon contrôle expérimental. Pour certains défenseurs du courant interactif, l'observation de plusieurs jeux de structures cérébrales disparates en cognition sociale serait ainsi imputable à l'incapacité des neurosciences sociales à étudier les interactions en temps réel de façon écologique (Schilbach, 2010). Ainsi une motivation importante partagée ici est d'introduire un environnement complexe et naturel dans le laboratoire de façon à observer des interactions sociales proches de celles de la vie quotidienne (Hari and Kujala, 2009).

- Besoin d'un bond technique et méthodologique
  Il est très difficile d'aborder l'interaction sociale de façon naturelle et peu contrainte avec les outils classiques en neuroscience. Dans les années 2000 sont apparus les premiers dispositifs permettant l'enregistrement synchrone des activités cérébrales de plusieurs individus. L'avancée technologique sur le matériel de neuroimagerie a clairement contribué à l'essor du courant interactif en neurosciences sociales. Et pour cause : cette modalité d'imagerie « hyperscanning » (Montague et al., 2002) permet enfin d'impliquer des sujets dans une interaction en temps réel et d'avoir une vue sur leur influence réciproque au niveau des activités neuronales. Cependant un bond technique et méthodologique reste à faire pour améliorer encore les conditions expérimentales (e.g. matériel portatif, peu sensible aux interférences, etc.) et surtout mettre au point les outils d'analyse qui permettront de tirer profit au mieux de ces nouvelles possibilités (Konvalinka and Roepstorff, 2012; Scholkmann et al., 2013; Babiloni and Astolfi, 2012). Ce dernier point fait l'objet du chapitre trois du présent ouvrage.

En se concentrant sur les mécanismes propres à l'interaction sociale, le courant de pensée interactif se distingue de la vue cognitiviste classique d'individus qui captent, traitent puis émettent l'information sociale de façon séquentielle lorsqu'ils communiquent. Il affirme que s'intéresser à l'interaction est le seul moyen d'explorer les dynamiques interpersonnelles constitutives des processus de cognition sociale, ce que ne permettent pas les études en isolation. Ainsi, pour répondre à notre question précédente sur son bien-fondé, adopter cette approche théorique et pratique est informatif car cela permet de dévoiler des aspects encore mal explorés de la cognition sociale (Fig. 2.1).

Pour conclure cette section, il nous semble judicieux d'aborder l'ensemble de ces concepts et résultats de façon modérée et intégrative, en considérant que les études en interaction doivent informer (et non remplacer) les études sur l'individu seul (Coey et al., 2012; Krueger and Michael, 2012).

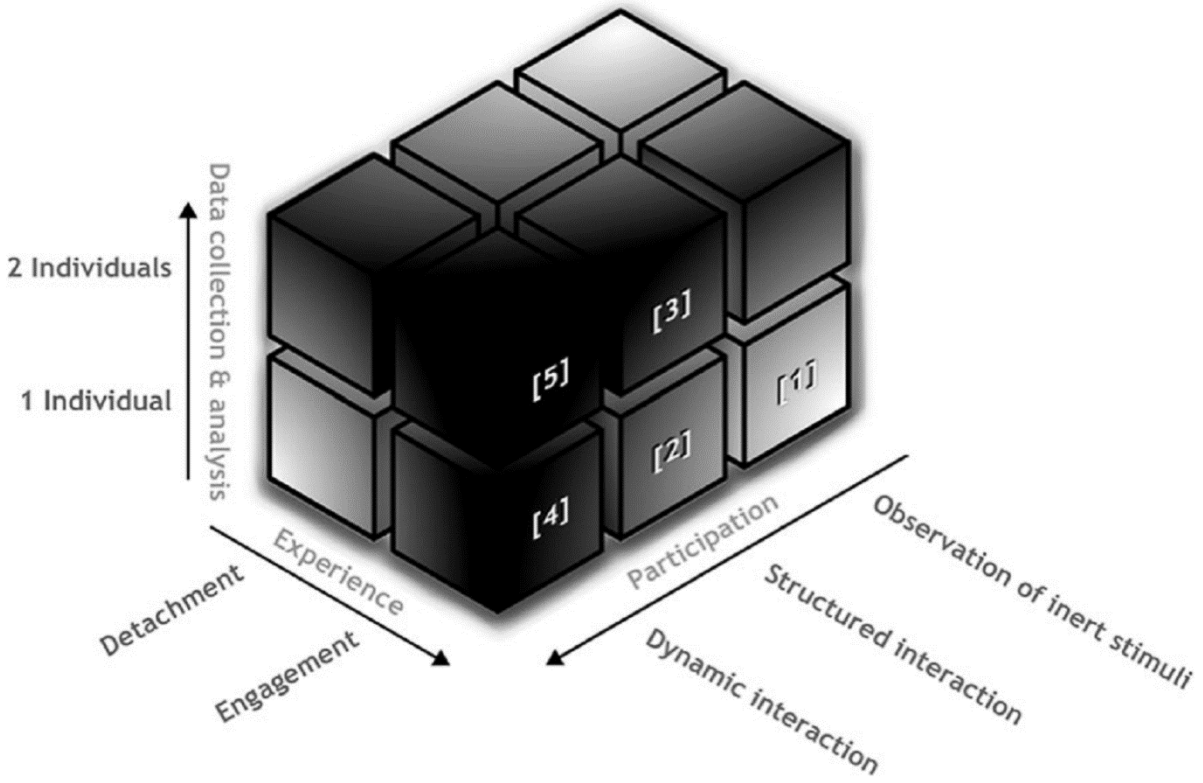


FIGURE 2.1 Illustration du paysage expérimental en neuroscience de l'interaction sociale.
Ce schéma résume un article exhaustif publié dans la revue « Behavioral and Brain Science » qui souligne la nécessité d'explorer la « matière noire » (*sic*) des neurosciences sociales à travers l'étude conjointe d'individus multiples (axe vertical), réellement engagés (axe « experience ») au sein d'interaction réciproques et dynamiques (axe « participation »). Adapté de Schilbach et al. (2013).

2.1.2 Une vue synthétique sur les processus de cognition sociale

« Our behavioral-cognitive terms are working hypothetical constructs that do not necessarily correspond to any particular brain mechanism". (Buzsáki, 2006, p.21)

Par cet avertissement, le neuroscientifique Gyorgy Buzsáki nous rappelle qu'il faut garder un regard critique sur les fonctions mentales que l'on explore dans l'étude du cerveau humain. En effet, une approche réductionniste évidente consiste à circonscrire la pensée en de multiples processus cognitifs que l'on cherche ensuite à isoler les uns des autres. Cette approche n'a de sens que si l'on maintient le lien entre ces processus et leur substrat neuronal. De plus, notre connaissance des catégories de processus mentaux et des dynamiques des réseaux cérébraux associées évolue avec un enrichissement mutuel au fil des découvertes en sciences de la cognition. En témoigne la complexification massive des concepts et des perspectives en cognition depuis les premiers écrits médiévaux (Fig. 2.2) jusqu'aux nombreux champs d'étude actuels (philosophie, linguistique, anthropologie, psychologie, psychiatrie, neurologie, etc.).

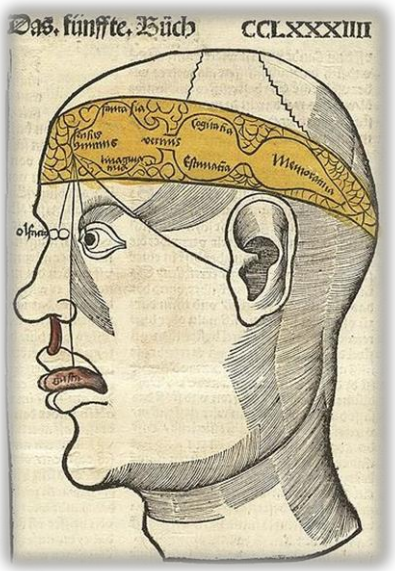


FIGURE 2.2 Illustration tirée de la Margarita Philosophica, encyclopédie de l'humaniste allemand Gregor Reisch (1503).
On y voit apparaitre les sens « externes» (vision, audition, olfaction) mais aussi les « sens internes » sous formes d'entités mentales distinctes : sens commun (*sensus communis*), fantaisie (*fantasia*), imagination (*ymaginativa*), vermis (*vermis*), cognition (*cogitativa*), estimation (*estimativa*) et mémoire (*memorativa*).
Source : article Processus (psychologie) de Wikipédia en français (http://fr.wikipedia.org/wiki/Processus_mentaux)

Ainsi une définition judicieuse des processus cognitifs doit être valable quelle que soit la perspective théorique considérée, et en particulier rester pertinente au regard des mécanismes cérébraux sous-jacents dont elle s'inspire et qu'elle illumine en retour. Suivant ce leitmotiv, nous proposons maintenant une taxonomie[1] des processus mentaux explorés au sein des études en neurosciences de l'interaction sociale (Fig. 2.3). On prête une attention particulière à ce que cette organisation soit valide du point de vue de l'architecture neuronale sous-jacente connue à ce jour. Nous adoptons une approche réductionniste en catégorisant ces fonctions mentales en domaines et étages distincts du traitement de l'information sociale. Ce nouveau cadre conceptuel :

- permet de situer les résultats obtenus avec la neuroimagerie d'individus en interaction au sein du paysage plus général de la cognition sociale.

[1] Ces travaux d'organisation conceptuelle de la littérature en neurosciences de l'interaction sociale ont fait l'objet d'une publication dans une revue internationale avec comité de lecture (Chatel-Goldman et al., 2013b).

- souligne une catégorisation des travaux actuels en *trois groupes distincts* à la fois en termes de méthodes expérimentales, types d'interaction et approches théoriques.
- dévoile les domaines et processus de cognition sociale n'ayant pas encore été explorés, ou pour lesquels de nouvelles méthodologies peuvent être appliquées.

Dans la suite, nous détaillons les différentes dimensions de ce schéma ainsi que leurs implications pratiques et conceptuelles.

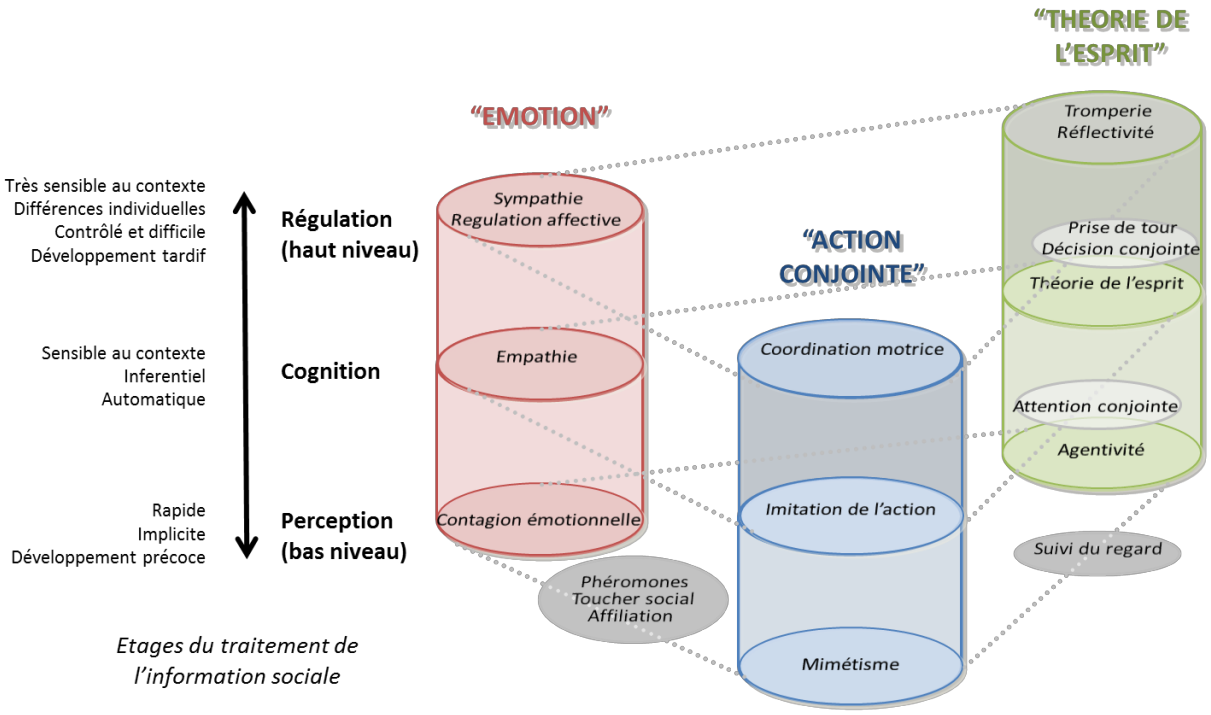


FIGURE 2.3 Taxonomie des études en neuroscience impliquant des individus en interaction, mise en perspective avec les processus sociaux explorés.
Cette vue schématique décrit comment la recherche en neuroscience sociale s'est agrégée au sein de trois foyers principaux selon les processus de cognition sociale investigués. La dimension verticale du diagramme situe ces études dans le contexte des principes d'organisation générale de la cognition sociale. Cette illustration ne doit pas être vue comme une architecture des structures neuronales *per se*, mais plutôt comme une carte globale des processus sociaux tels qu'explorés expérimentalement.
Adapté de Chatel-Goldman et al. (2013).

2.1.2.1 Dimension horizontale: domaines de cognition sociale

Nous regroupons les travaux de recherche en neurosciences de l'interaction sociale au sein de trois pôles principaux – représentés par des cylindres de couleur dans la Fig. 2.3 – selon qu'ils portent sur la théorie de l'esprit (ToM), les émotions dans un contexte social ou sur l'action conjointe. Il est à noter que jusqu'à présent ces trois ensembles agrègent la majeure partie des études existantes. Récemment cependant, quelques travaux singuliers n'appartenant à aucun groupe ont été publiés et commencent à tisser des liens entre ces différentes catégories de processus sociaux explorés. C'est le cas par

exemple des études portant sur le thème de l'attention conjointe ou encore du toucher social (bulles grises sur le schéma).

De façon intéressante, cette distinction par domaine des processus cognitifs explorés correspond au moins en partie à des mécanismes neuronaux spécifiques. Il est admis par exemple que l'empathie et la ToM s'appuient sur des circuits neuronaux distincts et affichent des trajectoires différentes en termes évolutif et développemental (Singer, 2006; Shamay-Tsoory et al., 2009). Cependant il convient de rester vigilant: notre catégorisation en trois classes des processus sociocognitifs est une vue simplificatrice, sans doute biaisée par les orientations scientifiques de la communauté. Elle ne se prête donc pas forcément à une articulation parfaite avec des mécanismes cérébraux clairement disjoints. De fait, certaines structures cérébrales sont parfois en jeu dans un vaste panel de fonctions cognitives et/ou au sein de contextes sociaux variés. C'est le cas notamment de la jonction temporo-pariétale qui est activée de façon systématique pour des fonctions impliquant la discrimination de soi et des autres, l'orientation de l'attention, le sens de l'agentivité (« agency »), la prise de perspective, l'empathie, etc. (Decety and Lamm, 2007), comme illustré en Fig. 2.4. De plus, de nombreuses études réalisées à un niveau intra-individuel ont démontré une importante interaction entre les processus dépeints. Par exemple, le mimétisme peut contribuer de façon substantielle à la réponse empathique (Singer and Lamm, 2009), et la contagion motrice qui découle de l'observation des mouvements biologiques contribue en retour à l'inférence automatique des actions d'autrui (Blakemore and Frith, 2005).

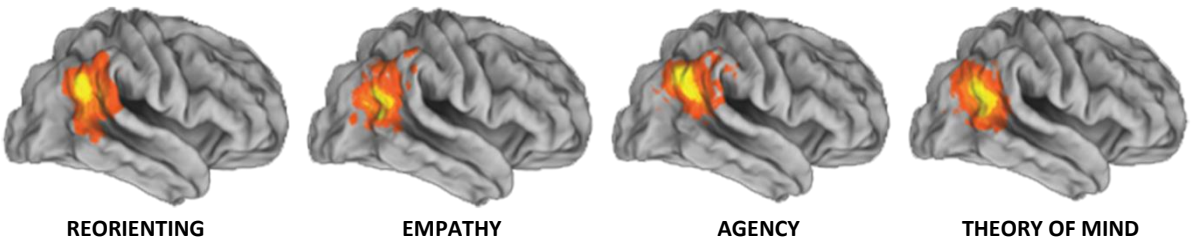


FIGURE 2.4 Cartes d'activation de la jonction temporo-pariétale droite (rTPJ) pour différentes conditions sociales.
On peut noter la proximité spatiale remarquable de l'activité au sein de quatre tâches sociales variées, ce qui indique que la rTPJ joue un rôle critique pour de nombreux aspects de la cognition sociale. Cartes obtenues par la méthode "activation likelihood estimation" appliquée dans la méta-analyse de 70 publications en IRMf (Decety and Lamm, 2007).

2.1.2.2 Dimension verticale : étages du traitement de l'information sociale

En plus du partitionnement horizontal, nous proposons de distinguer également des niveaux d'organisation et de représentation communément admis pour la cognition sociale. Ces niveaux sont regroupés suivant trois étapes générales du traitement de l'information sociale: perception puis cognition et enfin régulation. Ce faisant, nous pouvons situer les processus sociocognitifs sur un continuum bipolaire qui met en évidence des attributs clés souvent considérés dans la littérature. On peut trouver un contenu théorique détaillé dans le prolongement de cette architecture, par exemple chez Adolphs (2010) qui fait ressortir les différentes étapes du traitement de l'information sociale, ou encore chez Frith and Frith (2008) qui insistent sur l'importance de distinguer les processus implicites et explicites pour la cognition sociale. Progressant depuis les étages de bas niveau vers les étages de haut niveau du traitement de l'information sociale, dans la Fig. 2.3 nous mettons en relief l'évolution des attributs tels que l'automaticité et le contrôle, la rapidité du traitement, la sensibilité au contexte social, l'âge de développement chez l'enfant sain ou encore la trajectoire phylogénétique.

2.1.2.3 Une catégorisation en termes de mécanismes explorés, mais aussi de paradigmes expérimentaux et points de vue théoriques.

Un aspect essentiel dans l'étude des mécanismes neuronaux en jeu dans nos interactions sociales consiste à analyser l'activité cérébrale à la lumière de données comportementales et pour des tâches qui balayent idéalement un large spectre de situations plus ou moins sociales. A cet égard, différentes stratégies expérimentales ont été adoptées suivant le domaine de cognition sociale exploré. La plupart des études en interaction sur la ToM emploient des paradigmes expérimentaux inspirés de la théorie des jeux, avec pour objectif d'étudier ce qu'un des sujets infère sur les états mentaux des autres participants. Bien que ce cadre offre des formulations mathématiques élégantes[1], il ne permet pas en général de recréer les dynamiques naturelles de l'interaction sociale du fait de l'utilisation de scénarios non-écologiques au tour-par-tour. De leur côté, les études portant sur les émotions entre participants en interaction sont mises à rude épreuve par l'absence de mesure objective de l'affect. Les neuroscientifiques essayent de contourner le problème par l'usage de tests d'empathie, ou encore en adoptant des approches pseudo-interactives inspirées de la théorie de l'information, où l'empathie est réduite à une transmission quantifiable d'émotion entre un sujet émetteur et un sujet récepteur. Finalement, les travaux sur l'action conjointe bénéficient de mesures physiques fines de la synchronie interpersonnelle collectées au niveau moteur dans des environnements plus écologiques.

Il nous semble que ces différentes approches et contraintes sur le recueil des données ont conduit à orienter les études vers des types d'interactions propres à chaque pôle de recherche : interactions tour-à-tour pour la ToM, interactions unidirectionnelles pour les recherches sur l'affect et enfin interactions temps-réel réciproques pour les travaux sur l'action conjointe. Les interactions sociales dans la vie de tous les jours étant pour la plupart non contraintes et co-régulées, il est primordial de revisiter les paradigmes expérimentaux – en particulier pour les recherches sur la ToM et l'affect – pour y incorporer une perspective réellement interactive et engagée (Hari and Kujala, 2009; Schilbach et al., 2013).

De façon intéressante, les approches conceptuelles diffèrent également d'un pôle de recherche à l'autre, tandis qu'elles sont relativement homogènes au sein de chaque pôle. Cette catégorisation additionnelle en termes de point de vue théorique n'est pas inattendue car les scientifiques tendent à partager les théories en vogue dans leur domaine de recherche. De ce fait, les travaux autour de la ToM sont profondément marqués par une vision cognitiviste et réflective des individus vus comme des récepteurs passifs de l'information sociale (e.g. King-Casas et al., 2005; De Vico Fallani et al., 2010). Les résultats des études portant sur l'affect sont pour la plupart interprétés à travers une vision simulationiste et incarnée de la cognition sociale (e.g. Anders et al., 2011; Babiloni et al., 2012). Finalement, les recherches sur l'action conjointe s'accompagnent généralement d'une vue interactive et dynamique sur les fondements de nos capacités sociales (e.g. Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009). Cette dernière tendance conceptuelle a pris de l'ampleur récemment et commence à se propager à la recherche sur la théorie de l'esprit à travers une littérature grandissante sur les thèmes de l'attention jointe et partagée, largement inspirée des travaux en psychologie du développement.

[1] Voir Lee (2008) pour une revue complète de l'état de l'art.

2.1.3 Sur quels mécanismes cérébraux reposent les processus sociocognitifs ?

Intégrer ces cadres théoriques antagonistes et dévoiler les fondements cérébraux de nos capacités à comprendre les intentions et émotions d'autrui reste l'un des défis majeurs du champ des neurosciences sociales. Chez l'individu seul, deux jeux de structures cérébrales ont polarisé les investigations récentes en neuroimagerie de la cognition sociale: d'une part le réseau lié à la mentalisation, i.e. la capacité de théorie de l'esprit (MENT : Mentalizing Network) et d'autre part le système de neurones miroirs (MNS : Mirror Neuron System). En parallèle, ces travaux sont interprétés à la lumière de mécanismes que l'on suppose respectivement réflectifs ou bien basés sur la simulation. Dans le premier cas, le savoir explicite sur l'état mental des autres individus est le produit d'une réflexion consciente reposant sur l'activité dans les structures cérébrales médianes[1] (Fig. 2.5) – cortex préfrontal-médial (Amodio and Frith, 2006), cortex cingulaire antérieur (Tomlin et al., 2006) et pré-cuneus – et dans la jonction temporo-pariétale (Saxe and Kanwisher, 2003; Decety and Lamm, 2007). Dans le second cas, des réseaux partagés avec l'autre – aires prémotrices et pariétales pour l'action (Blakemore and Decety, 2001), cortex somatosensoriel pour les sensations (Keysers et al., 2010) et insula pour les émotions (Singer et al., 2004) – implémenteraient un niveau de représentation pré-réflectif, intuitif et empathique. Ces deux systèmes cérébraux et leurs postulats théoriques associés sont distingués sur notre taxonomie, qui les situe aux extrêmes de la dimension verticale.

Il est possible que la disparité dans les résultats obtenus sur le MENT et le MNS provienne des paradigmes expérimentaux usités qui comportent le risque de présupposer les théories qu'ils cherchent à tester. Ainsi ces paradigmes en isolation ont pu mettre en évidence des domaines de cognition sociale existants, mais limités (Schilbach et al., 2013). Des propositions unificatrices récentes ont commencé à tisser des liens théoriques et expérimentaux en soulignant le rôle complémentaire et collaboratif de ces deux appareils (Keysers and Gazzola, 2007; Lombardo et al., 2010; Uddin et al., 2007). Il est probable que les interactions entre ces deux systèmes soient cruciales pour notre fonctionnement social complexe qui requiert de combiner l'information sur soi et autrui disponible à tous les niveaux de représentation. Enfin, en accord avec les revendications suggérant que les

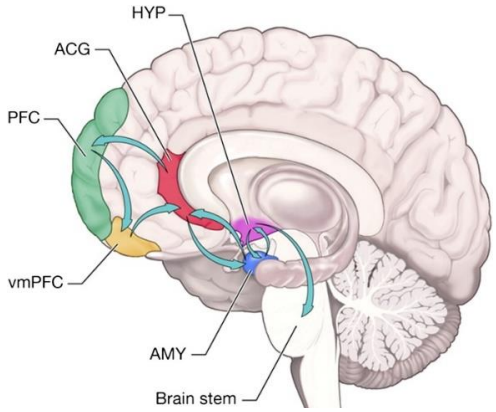


FIGURE 2.5 Circuit de régulation du traitement de l'information sociale-émotionnelle chez l'humain.
Ce schéma illustre l'état de l'art sur les mécanismes neuronaux qui implémentent (chez l'individu seul) les processus au sommet de notre cylindre rouge. Un contrôle « top-down » de l'amygdale (AMY) se fait par le cortex cingulaire antérieur (ACG) et le cortex ventral médial préfrontal (vmPFC), ce dernier étant particulièrement important dans la régulation des comportements moraux. Une modulation « bottom-up » se produit depuis les neurones de l'hypothalamus (HYP). Enfin des projections depuis l'amygdale vers le tronc cérébral (brainstem), via l'hypothalamus, permettent de réguler l'expression des réactions du système autonome aux stimuli sociaux. Adapté de Tost and Meyer-Lindenberg (2010).

[1] Traduction pour « midline structures » (terme employé e.g. dans Northoff et al., 2006)

mécanismes cérébraux de la cognition sociale peuvent-être différents suivant le niveau d'engagement émotionnel et d'interaction des individus (c.f. section 2.1.1), des modèles neurocognitifs récents ont vu le jour qui prennent en compte ces dimensions sociales-affectives (Fig. 2.6).

Adoptant les points de vue cognitivistes et individualistes prédominants sur notre intelligence sociale, on pourrait considérer que les processus sociaux dépeints dans notre taxonomie et jusqu'à présent soient implémentés au sein de mécanismes neuronaux purement internalisés, i.e. des processus dont la mise en œuvre opérationnelle s'appuie uniquement sur des structures et activités cérébrales bornées à l'individu. Cependant l'adoption d'un tel réductionnisme risque de voiler les phénomènes et activités pouvant émerger entre les individus en interaction. La recherche sur ces mécanismes non-locaux[1] prend de l'ampleur, comme l'illustrent les hypothèses récentes en neuroscience (Hasson et al., 2012) et en philosophie (Di Paolo and De Jaegher, 2012), ainsi que de nombreux résultats au niveau expérimental. Ces derniers travaux bénéficient en partie de l'introduction de paradigmes réellement interactifs en neuroimagerie, qui permettent d'éclairer sous un jour nouveau la cognition sociale en fonctionnement chez l'humain. Ce faisant, ces contributions centrées sur l'interaction viennent compléter des études conventionnelles utilisant des paradigmes en observation. Dans la partie suivante, nous apportons un état de l'art exhaustif des résultats obtenus sur ces paradigmes en neuroscience de l'interaction sociale. Nous verrons ainsi qu'un faisceau croissant d'indices permet de supposer que le couplage interpersonnel joue un rôle fondamental dans la plupart des processus sociaux décrits ici.

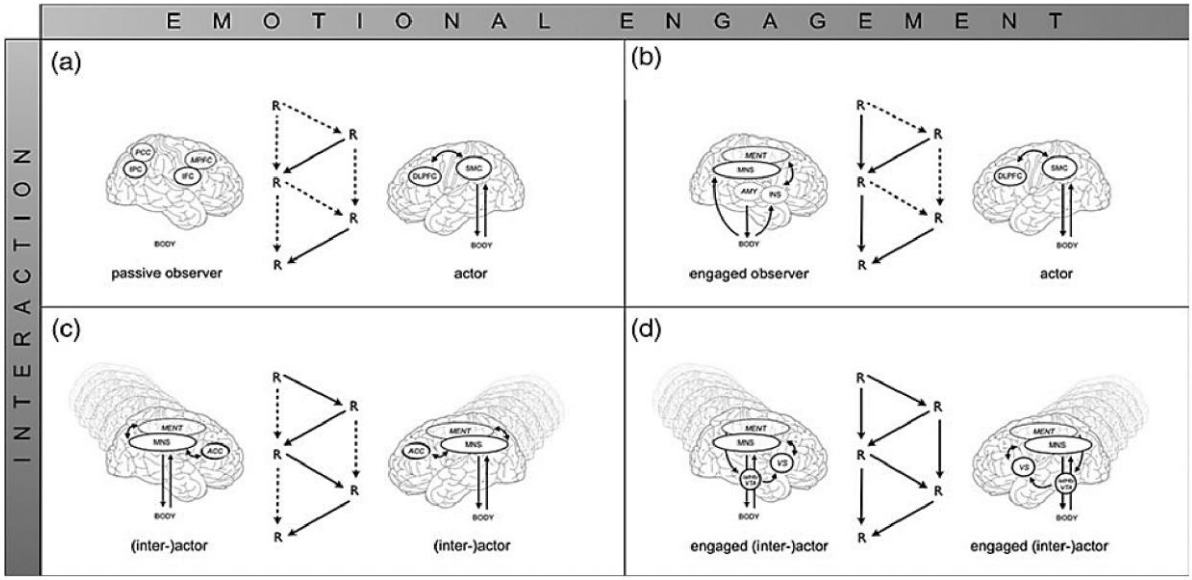


FIGURE 2.6 Illustration schématique de l'implication fonctionnelle supposée de différentes structures cérébrales suivant l'engagement émotionnel des individus et leur niveau d'interaction sociale.
Les flèches au centre soit pointillées soit pleines indiquent l'influence respectivement réduite ou prononcée des actions sur soi (vertical) ou sur l'autre (en diagonal). Il est important de noter que l'aspect séquentiel de l'interaction suggéré ici est une simplification qui ne doit pas voiler les effets inter-cérébraux (non-locaux) émergeants de l'interaction réciproque dynamique. Les flèches dans les cerveaux illustrent la connectivité fonctionnelle. Abréviations utilisées: SMC, cortex sensorimoteur primaire; DLPFC: cortex dorsolatéral préfrontal; ACC, cortex antéro-cingulaire; AMY, amygdale; INS, cortex insulaire; LatH, complexe latéral de l'habenula; VTA, aire tegmentale ventrale; VS: striatum ventral. Adapté de Schilbach et al. (2013).

[1] Dans la littérature, il existe un vocabulaire varié pour faire référence à ces mécanismes interpersonnels : « couplage », «alignements interactifs », « résonance », « linkage », « synchronisation », « coordination neuro-comportementale », etc.

2.2 Etat de l'art sur la synchronie interpersonnelle

Nous dressons à présent un panorama exhaustif des études au sein de chaque pôle de recherche considéré dans notre taxonomie. Cette revue de question détaillée vient approfondir et compléter l'état de l'art sur les expériences en neurosciences de l'interaction sociale apporté par Chatel-Goldman et al. (2013).

2.2.1 Etudes sur la ToM en coopération / compétition

Au sein de l'ensemble de recherche « ToM » (tube vert dans notre taxonomie en Fig. 2.3), un certain nombre d'études en hyperscanning-IRMf se sont focalisées sur les processus cognitifs impliqués au cours d'échanges en coopération / compétition et lors de jeux économiques entre plusieurs participants. En ligne avec une approche cognitiviste de l'esprit, ces travaux inspirés des neurosciences computationnelles ont pris pour but d'identifier des mécanismes neuronaux *individuels* jouant un rôle clé dans le domaine social. Ils ont permis d'identifier entre autres que la réciprocité exprimée par un joueur et le développement de sa réputation engagent le noyau caudé (King-Casas et al., 2005), que l'attribution du mérite et de l'agentivité (i.e. savoir si le partenaire est capable d'action et nous répond ou non) au sein d'un échange où l'on doit faire confiance recrute le cortex cingulaire (Tomlin et al., 2006) ou encore que la coopération en temps-réel sur une tâche d'exploration spatiale module l'activité dans les centres de récompense du noyau caudé et du putamen (Krill and Platek, 2012). La Fig. 2.7 illustre la neuroanatomie de ces aires cérébrales. Malheureusement, dans ces études l'usage systématique de paradigmes pseudo-interactifs (au tour-par-tour) ainsi qu'une analyse limitée de la connectivité inter-cérébrale ne permettent pas de bénéficier complétement des avantages de l'approche en hyperscanning.

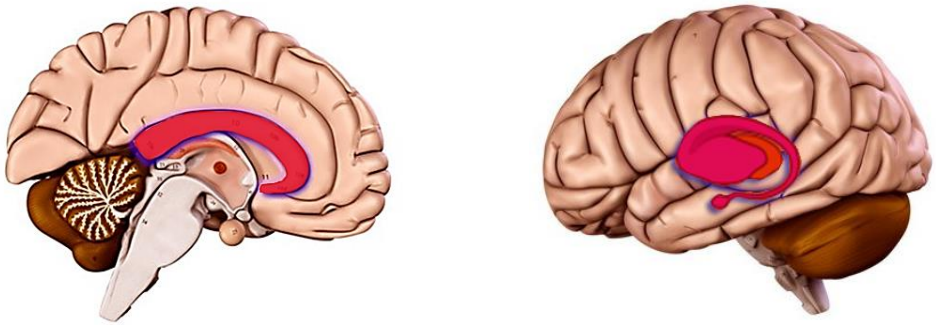


FIGURE 2.7 Illustration anatomique des structures profondes du cerveau.
(Gauche) Cortex cingulaire, vue sagittale. **(Droite)** Noyau caudé et putamen, vue latérale.

En maintenant toujours la contrainte au tour-par-tour dans l'interaction sociale, De Vico Fallani et al. (2010) ont exploré à l'échelle de la milliseconde comment coopérer ou décliner une offre peut modifier l'organisation cérébrale fonctionnelle, à la fois à un niveau intra- et interindividuel. Les auteurs ont développé de nouveaux outils issus de la théorie des graphes pour obtenir un motif de connectivité qu'ils appellent « hyper-brain network » à partir de leurs données en dual-EEG. Ce graphe permet de représenter le flux d'information entre les aires corticales au sein d'un cerveau seul ainsi qu'entre les aires de deux cerveaux distincts. Les connections dans ce graphe sont obtenues par le calcul d'une mesure de connectivité fonctionnelle à partir de l'activité EEG des sujets en interaction, ici la Partial Directed Coherence (« PDC », voir chapitre trois pour les mesures de couplage).

Les auteurs peuvent ensuite comparer ces réseaux pour différentes stratégies adoptées par les sujets durant un dilemme itératif du prisonnier[1]. De façon intéressante, les couples non-coopératifs ont montré des liens fonctionnels inter-cérébraux moins importants et une tendance accrue à former deux sous-graphes distincts en comparaison des couples adoptant une stratégie œil-pour-œil ou en coopération (Fig. 2.8). Cet effet a été observé en particulier au niveau du cortex préfrontal et dans les bandes de fréquence beta et gamma (13-40Hz). De plus, les auteurs ont pu prédire quand les sujets prenaient la décision de ne pas coopérer à partir des changements de motifs de connectivité au sein des « hyper-brain networks ».

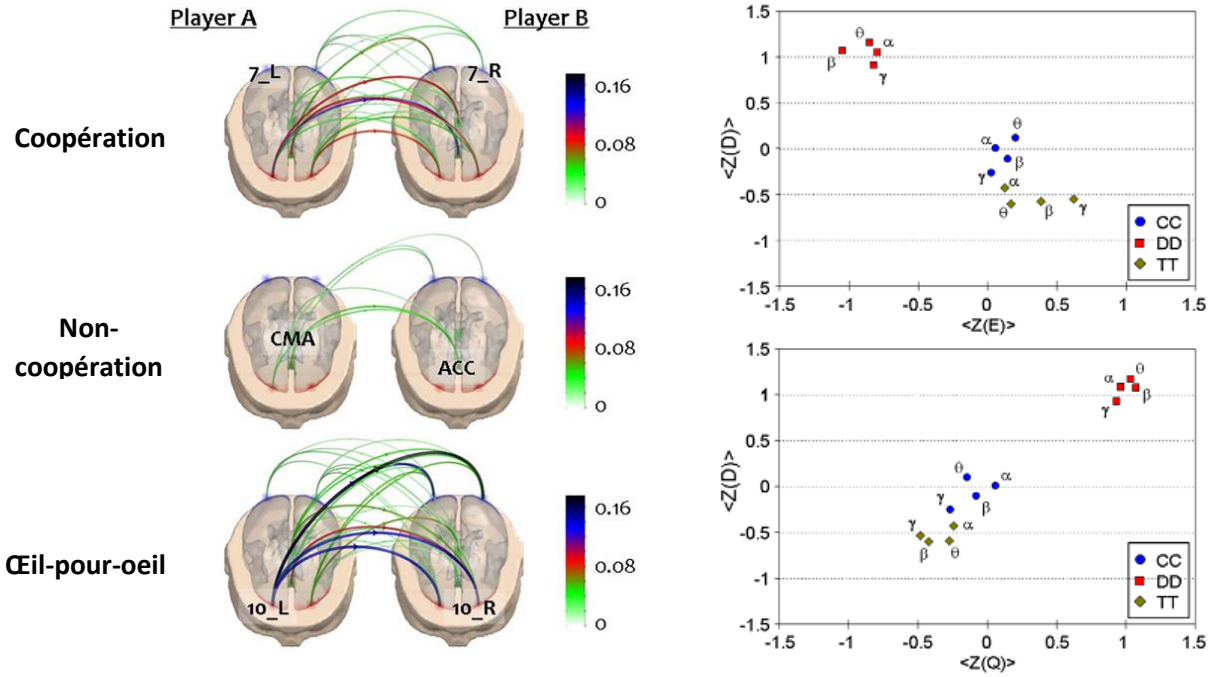


FIGURE 2.8 Connectivité fonctionnelle inter-cérébrale (« hyper-brain network ») et mesures structurelles sur ces graphes pour différentes stratégies de jeu.
Dans cette étude, les sujets participent à une tâche de dilemme itératif du prisonnier[1] à travers une interface virtuelle, sans autre forme de contact social. **(Gauche)** Une connectivité inter-sujets moindre en situation de non-coopération est clairement visible. Seules les connections interpersonnelles au sein de six régions d'intérêt sont représentées. La taille et la couleur de chaque lien directif représentent les valeurs de Partial Directed Coherence calculées dans la bande alpha (8-13Hz). **(Droite)** Mesures structurelles estimée sur l'hypergraphe pour différentes bandes de fréquence et différentes stratégies adoptées. Haut : Divisibilité Z(D) *vs*. Efficacité Z(E). Bas : Divisibilité Z(D) *vs*. Modularité Z(Q). De façon remarquable, les trois stratégies de coopération (CC), non-coopération (DD) et oeil-pour-œil (TT) peuvent être discriminées *de visu*. Adapté de De Vico Fallani et al. (2010).

[1] Jeu simple et très répandu dans des domaines comme l'économie, la biologie, psychologie, politique internationale, etc. Le voici présenté sous la forme d'une histoire :
Deux suspects sont arrêtés par la police. Mais les agents n'ont pas assez de preuves pour les inculper, donc ils les interrogent séparément en leur faisant la même offre. « *Si tu dénonces ton complice et qu'il ne te dénonce pas, tu seras remis en liberté et l'autre écopera de 10 ans de prison. Si tu le dénonces et lui aussi, vous écoperez tous les deux de 5 ans de prison. Si personne ne se dénonce, vous aurez tous deux 6 mois de prison.* »
Dans cette version du jeu avec répétition, les participants peuvent choisir de coopérer ou non et punir leur opposant en fonction du comportement adopté auparavant.

Astolfi et al., (2010) ont utilisé un cadre d'analyse similaire afin d'explorer les dynamiques cérébrales interpersonnelles de la mentalisation lors d'un jeu de cartes à quatre joueurs, le *tressette*[1]. Dans cette étude en hyperscanning-EEG, seuls les joueurs appartenant à la même équipe ont révélé une connectivité fonctionnelle (causalité de Granger) significative dans les bandes alpha, beta et gamma. Les auteurs ont également trouvé une relation causale entre l'activité estimée dans les aires préfrontales du premier joueur (celui qui choisit la couleur jouée) et l'activité dans le cortex antérieur cingulaire de son partenaire.

Finalement, Cui et al., (2012) ont mis en place un dispositif hyperscanning novateur en dual-NIRS qu'ils ont utilisé au cours d'un jeu informatique basé sur le temps de réaction des sujets. Les auteurs rapportent une cohérence accrue entre les cortex frontaux supérieurs des participants en coopération versus compétition. Cette augmentation était associée avec une meilleure performance durant le jeu et ne pouvait pas être révélée par une analyse au niveau intra-individuel seulement.

Les travaux présentés dans cette partie démontrent que la collecte simultanée de données en neuroimagerie (hyperscanning) et l'usage d'outils d'analyse conjointe permettent de caractériser l'activité cérébrale à des niveaux à la fois intra- et interindividuels.

2.2.2 Résonances affectives

Les aspects dynamiques et réciproques des mécanismes sociaux-affectifs entre individus sont encore quasiment inexplorés (tube rouge dans notre taxonomie en Fig. 2.3), et à notre connaissance n'ont toujours pas fait l'objet d'une étude publiée en hyperscanning. Parmi les raisons de cette « négligence », on peut citer la difficulté à concevoir des expériences écologiques impliquant de l'affect, ou encore les nombreux facteurs modulatoires pouvant impacter drastiquement notre réponse empathique (voir section 1.3.6).

Anders et al., (2011) ont fait un premier pas dans l'exploration de l'empathie à un niveau interpersonnel dans une étude en IRMf différée sur la communication faciale des émotions entre partenaires amoureux. Afin de maintenir un certain contrôle expérimental, les sujets se sont vus assigner les rôles d'émetteur et de récepteur de l'information affective. Ce faisant, il est à noter qu'il était impossible d'explorer l'adaptation réciproque et temps réel des partenaires, intrinsèque à une boucle perception-action non perturbée. Toutefois l'analyse a mis en évidence que l'information affective est encodée dans des réseaux cérébraux similaires entre émetteur et récepteur de l'émotion, à savoir l'insula et les aires somato-motrices et antérieur-temporales. De plus, l'usage d'un classifieur simple appliqué aux données IRMf a permis de prédire l'activité cérébrale du sujet récepteur à partir de l'activité dans les voxels correspondants du sujet émetteur. Les auteurs ont interprété ces résultats comme supportant les théories de la simulation incarnée (« embodied simulation », voir section 1.3.5).

En plus de l'imagerie cérébrale, enregistrer l'activité physiologique (i.e., activité du système nerveux autonome) peut nous apporter une meilleure compréhension des mécanismes supportant les processus sociaux-affectifs. L'intérêt de ces données physiologiques et leur complémentarité avec les données cérébrales ont d'abord été soulignés pour la recherche portant sur des sujets seuls (Sequeira et al., 2009; Kutas and Federmeier, 1998). Cependant, l'analyse des effets socio-affectifs sur la physiologie humaine se révèle encore plus importante à un niveau inter-individuel. En effet, des résultats récents indiquent que lors de l'interaction sociale le couplage interpersonnel n'apparait pas

[1] Equivalent Napolitain de la coinche, où les joueurs, à leur tour de jeu, peuvent jouer la coupe à tout moment !

seulement à un niveau comportemental et cérébral (voir e.g., Oullier et al., 2008; Konvalinka and Roepstorff, 2012) mais aussi à un niveau physiologique plus général. Cela peut s'avérer particulièrement vrai lorsque des épisodes affectifs intenses sont vécus par des individus aux liens émotionnels forts. De telles circonstances facilitent la contagion émotionnelle et une empathie importante entre personnes proches. Ces deux processus socio-affectifs reposent en partie sur notre tendance automatique à mimer les expressions d'autrui (Decety and Jackson, 2006). De façon intéressante, des observations en éthologie appuient l'idée que ce mimétisme inconscient déclenche chez l'observateur les réponses physiologiques associées à cet état corporel (Preston and de Waal, 2002).

L'alignement des réponses physiologiques entre deux personnes a été observé pour la première fois il y a plus de cinquante ans lors d'une psychothérapie (DiMascio et al., 1957; Malmo et al., 1957). Il faudra attendre encore vingt ans pour que soient réalisées les premières expériences portant sur la liaison physiologique au sein de couples mariés (Levenson and Gottman, 1983; Levenson and Ruef, 1992). Dans ces études, les sujets qui devaient déterminer l'émotion ressentie par leur partenaire lors d'une interaction antérieure ont obtenu une meilleure précision lorsqu'ils affichaient des activités électrodermales synchrones. En d'autres termes, plus les états physiologiques sont similaires entre individus proches, et plus ces derniers sont en mesure de percevoir avec justesse leurs émotions réciproques. Plus récemment, dans une observation sur le terrain réalisée lors d'un rituel collectif de marche sur le feu, Konvalinka et al., (2011) ont identifié une synchronie dans les variations du rythme cardiaque entre les participants actifs et leurs spectateurs liés (de la même famille), mais pas avec des observateur non liés (simples badauds). Dans une autre étude en milieu naturel portant sur une chorale, Müller and Lindenberger (2011) ont observé un couplage des activités cardiaques et respiratoires entre les onze chanteurs du chœur (Fig. 2.9). En utilisant des mesures de connectivité effective, les auteurs ont pu mettre en évidence une influence physiologique causale entre le chef d'orchestre et les chanteurs et dissocier les différentes voix du chœur à l'aide d'outils élaborés issus de la théorie des graphes.

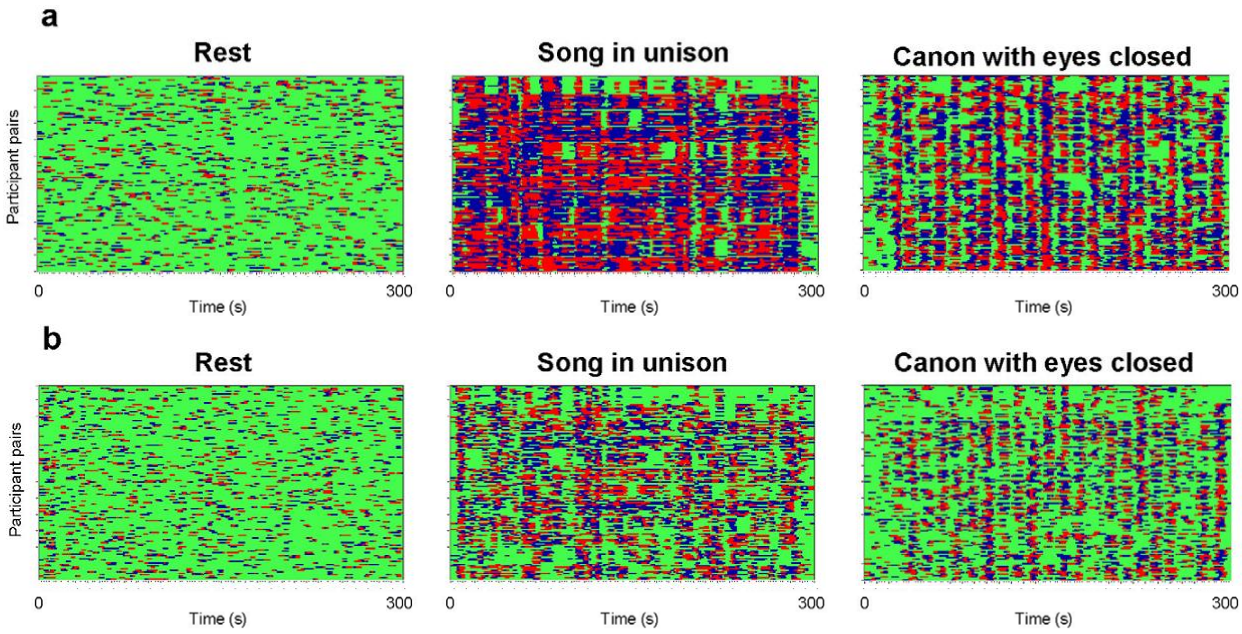


FIGURE 2.9 Motifs de synchronie de phase entre les membres du chœur au niveau de la respiration (a) et de la variabilité de rythme cardiaque (b) pour différentes conditions de chant.
Chaque diagramme contient 132 lignes correspondant à la synchronisation calculée pour chaque paire possible de participants. Mesure de synchronie de phase estimée à 0.24Hz. Les couleurs correspondent à la différence de phase : rouge=$-\pi/4<S1-S2<0$, bleu=$0<S1-S2<+\pi/4$, vert=non-synchronisation. Adapté de Müller and Lindenberger (2011).

Ces travaux éclairent les synchronies possibles entre nos activités nerveuses autonomes ainsi que leurs modulations sociales. Ils démontrent qu'il est indispensable d'ouvrir une fenêtre additionnelle sur nos états physiologiques « cachés » pour avoir une image complète des mécanismes affectifs en place durant l'interaction sociale. Le dernier exemple présenté suggère également que jouer de la musique en ensemble peut se révéler être une approche méthodologique naturelle pour explorer à un niveau interpersonnel les processus sociaux d'affect et de coordination (Fig. 2.10). La faisabilité pratique de ce genre d'étude musicale en neuroscience sociale a été démontrée récemment dans une expérience en hyperscanning-EEG (Babiloni et al., 2011).



FIGURE 2.10 Expériences musicales en hyperscanning-EEG.
(Gauche) Duo de guitaristes en EEG majeur © image du Max-Planck-Institut für Bildungsforschung. **(Droite)** Quartet de saxophonistes casqués (Babiloni et al., 2011).

Nous souhaitons noter ici que l'absence d'expérience en hyperscanning portant sur l'empathie a grandement motivé l'orientation exploratoire « affective» de notre paradigme expérimental, présenté dans le chapitre 4. Il en va de même concernant la mise en place d'enregistrements physiologiques simultanés, dont l'importance a été soulevée dans cette partie.

2.2.3 Coordination et action conjointe

Au sein de ce pôle de recherche (tube bleu dans notre taxonomie en Fig. 2.3), les chercheurs se sont intéressés aux dynamiques neuronales fines de l'action conjointe. L'être humain est capable de se coordonner avec l'autre dans des échelles de temps réduites de l'ordre de la dizaine de millisecondes (e.g., Sebanz et al., 2003; Noy et al., 2011). Ainsi l'étude de la coordination motrice interpersonnelle nécessite des méthodes d'imagerie cérébrale à haute résolution temporelle, ce qui explique que tous les travaux présentés ici reposent sur des données en hyperscanning-EEG.

La première expérience en neuroscience sociale[1] ayant impliqué l'électroencéphalographie simultanée de deux individus est une étude portant sur le contrôle et la planification de l'action (Sebanz et al., 2006b). Les auteurs ont mis en place un paradigme classique en EEG : une étude en potentiels évoqués lors d'une tâche go/no-go réalisée soit seul, soit avec une autre personne. Ici la modalité hyperscanning

[1] Si l'on fait abstraction des travaux précurseurs de Duane and Behrendt (1965). Dans cet article de Science, les auteurs ont prétendu avoir mis en évidence une « induction extra-sensorielle » (i.e. communication télépathique) entre jumeaux par le biais de leur EEG. Ces résultats ont été démentis par la suite.

n'est utilisée que pour obtenir cette condition sociale pendant l'expérience et l'analyse est appliquée à un niveau individuel uniquement. En réponse à la tâche de leur partenaire, les sujets présentent des temps de réaction plus longs ainsi qu'une réponse physiologique similaire à celle suscitée par un stimulus se rapportant à sa propre action, ce qui révèle un conflit dans la sélection de l'action. De plus, l'amplitude de l'onde P300 -- une composante qui reflète entre autres l'inhibition d'action en condition no-go -- est plus prononcée dans la condition jointe qu'individuelle. Ces résultats suggèrent que des individus qui agissent dans un contexte social forment des représentations partagées de l'action.

La première étude ayant directement exploré la coordination motrice entre individus en hyperscanning est un paradigme de « finger tapping » (Fig. 2.11), les sujets ayant pour tâche de réaliser des mouvements rythmiques du doigt en condition sociale ou non (Tognoli et al., 2007). A un niveau individuel, cette étude en dual-EEG a révélé une composante cérébrale oscillatoire dans les régions centropariétales droites et dans la bande *mu* (9-12Hz) sensible à des formes élémentaires de synchronisation motrice spontanée. Naeem et al., (2012) ont répliqué l'expérience et trouvent des résultats similaires avec une coordination intentionnelle (non spontanée) du mouvement. Cependant, aucun de ces travaux n'examine directement le rôle des synchronisations inter-cérébrales dans l'action coordonnée, et ne tire donc partie de la modalité hyperscanning.

Un aspect essentiel en neuroscience de l'action conjointe consiste à rejeter les synchronisations inter-cérébrales qui reflètent simplement des réponses neuronales similaires à des entrées sensorielles et des sorties motrices partagées. Ce problème a été soulevé par Lindenberger et al., (2009) dans une expérience en hyperscanning-EEG sur des musiciens jouant de la guitare en duo. Dans cette étude musicale, les auteurs ont observé une augmentation de la synchronie de phase dans la bande theta dans les régions fronto-centrales, à un niveau à la fois intra- et interpersonnel lorsque les paires de guitaristes jouaient une mélodie ensemble. Cependant, comme discuté par les auteurs, ces coordinations inter-cérébrales ont pu découler (au moins partiellement) du fait que les sujets étaient synchronisés de façon externe par un métronome.



FIGURE 2.11 Illustration du paradigme de « finger tapping » et de son étude en dual-EEG.
Les sujets doivent bouger leur index en adoptant un rythme qui leur est propre. **(Gauche)** En condition non sociale, les participants sont isolés et leurs mouvements ne sont pas synchronisés. En condition sociale les participants peuvent se voir et synchronisent leurs activités motrices spontanément. Adapté de Naeem et al. (2012). **(Droite)** Installation dual-EEG. Les cercles correspondent aux régions ayant un pic d'activité cérébrale oscillatoire dans les bandes mu (gauche, cortex sensori-moteur), phi (milieu, région centro-pariétale droite) et alpha (droite, cortex occipital). Adapté de Tognoli et al. (2007).

Par la suite, ces chercheurs du Max Planck Institute à Berlin ont poursuivi des expériences musicales qu'ils ont couplées à une analyse poussée de la connectivité en estimant notamment les hypergraphes fonctionnels (voir section 3.3.3) à partir des données EEG (Sänger et al., 2012). Cette fois-ci, afin d'atténuer le problème des synchronies liées aux similarités motrices et sensorielles, plutôt que de jouer à l'unisson les duos de guitariste avaient pour tâche d'interpréter deux voix complémentaires (un Rondo de C.G. Scheidler). De façon cohérente, les auteurs ont à nouveau observé une augmentation de la synchronie de phase intra- et interindividuelle au niveau des régions fronto-centrales, et ce spécialement lors des périodes musicales imposant une forte contrainte sur la coordination (e.g. attaques du morceau). Ces liens fonctionnels étaient généralement de plus forte amplitude dans la bande theta (4-8Hz) au niveau intrapersonnel, et dans la bande delta (1-4Hz) au niveau interpersonnel, ce qui suggère que les synchronies opèrent à des fréquences plus rapides au sein d'un cerveau qu'entre deux cerveaux. L'analyse des connections de l'hypergraphe a révélé une structure de type « small-world », et ce à nouveau particulièrement lors des segments temporels présentant une forte demande de coordination. A notre connaissance, il s'agit de la première étude qui dévoile cette caractéristique structurelle de la connectivité inter-cérébrale[1]. Par la suite, les mêmes auteurs ont ré-analysé plus finement ces données afin d'examiner si des connectivités effectives (i.e. non-symétriques et causales) peuvent être associées à des tâches différentes de direction ou d'accompagnement musical (Sänger et al., 2013). Comme prédit, les auteurs ont observé au niveau des sites frontaux et pariétaux des participants un couplage plus prononcé du guide vers celui qui le suit que l'inverse, dans les bandes beta et alpha, respectivement avant et après les attaques musicales.

Dans une autre étude en dual-EEG, Dumas et al., (2010) ont exploré les dynamiques cérébrales interpersonnelles de l'imitation et de la coordination motrice au cours d'une tâche où les participants peuvent bouger les mains librement (Fig. 2.12). Ce paradigme écologique autorise une interaction en temps réel, libre et réciproque. Dans le même temps, l'utilisation d'enregistrements vidéo conjoints permet de segmenter précisément les instants de synchronie comportementale. En utilisant des mesures de connectivité fonctionnelle (synchronie de phase), les auteurs ont observé l'émergence de synchronies inter-cérébrales au sein des bandes alpha-mu, beta et gamma dans les régions centro-pariétales des partenaires en interaction, avec un rôle pivot de la rTPJ (jonction temporo-pariétale droite) pour la co-régulation de la prise de tour et l'anticipation des actions d'autrui. Parmi les motifs inter-cérébraux dévoilés, certaines connections n'étaient pas symétriques, ce qui a été interprété comme reflétant les rôles différentiels de modèle et d'imitateur. L'absence de différence significative entre les épisodes d'imitation et de non-imitation démontre, de façon importante, que ces synchronisations inter-sujets ne traduisent pas exclusivement l'exécution et la perception de mouvements similaires.

Plus récemment, Yun et al., (2012) ont mis en place un paradigme expérimental élégant leur permettant d'explorer les dynamiques cérébrales de la coordination motrice implicite (non consciente) entre individus en interaction face-à-face en temps réel (Fig. 2.13). Les auteurs ont dévoilé un effet rémanent de l'interaction sociale sur la synchronie comportementale, à savoir : après qu'ils aient interagi, les participants synchronisent automatiquement leurs mouvements alors même qu'on leur demande de ne pas bouger! Cette augmentation de la synchronie physique s'accompagne d'une augmentation du nombre de connections fonctionnelles inter-cérébrales au niveau du gyrus frontal inférieur, gyrus cingulaire antérieur, parahyppocampique et post-central dans les bandes theta et beta.

[1] La propriété de « small-worldness» permet d'optimiser la complexité et de faciliter la communication au sein du réseau (Bullmore and Sporns, 2012) et certains supposent que ce type de structure neuronale prédispose à l'émergence de l'expérience consciente (Tononi and Edelman, 1998). Partant de ces principes, Sänger et al., (2012) émettent l'idée intéressante que la propriété small-world des réseaux fonctionnels inter-cérébraux pourrait être reliée à la sensation subjective de se sentir en harmonie avec l'autre, sur la même longueur d'onde.

Les auteurs n'ont pas retrouvé de synchronie dans la bande alpha, ce qu'ils expliquent par le fait que l'expérience n'implique pas de mouvements moteurs explicites et intentionnels (en session « post-training »), le rythme alpha étant lié entre autres au traitement sensori-moteur. Similairement à l'expérience de Dumas et al., (2010), des motifs fonctionnels inter-cérébraux asymétriques ont été observés et interprétés à la lumière de rôles différentiels de modèle et d'imitateur. Finalement, l'absence de connectivité fonctionnelle significative entre les cortex moteurs et visuels des paires de participants suggère que la synchronie inter-cérébrale observée provient principalement de l'interaction sociale implicite et non d'entrées sensorielles et de commandes motrices identiques.

Enfin, adoptant un nouvel angle d'analyse à l'étude de la coordination interpersonnelle, Dodel et al., (2011) ont exploré la signature inter-cérébrale de la performance d'équipe dans une tâche de simulation de combat. Les auteurs proposent que l'activité EEG conjointe au sein d'une équipe évolue le long d'un sous-espace particulier dont la géométrie refléterait les effets de la coordination[1]. Les résultats obtenus indiquent que l'expertise des sujets affecte la dimensionnalité de ce sous-espace, ce qui est en accord avec les conceptions récentes sur les synergies interpersonnelles (Riley et al., 2011).

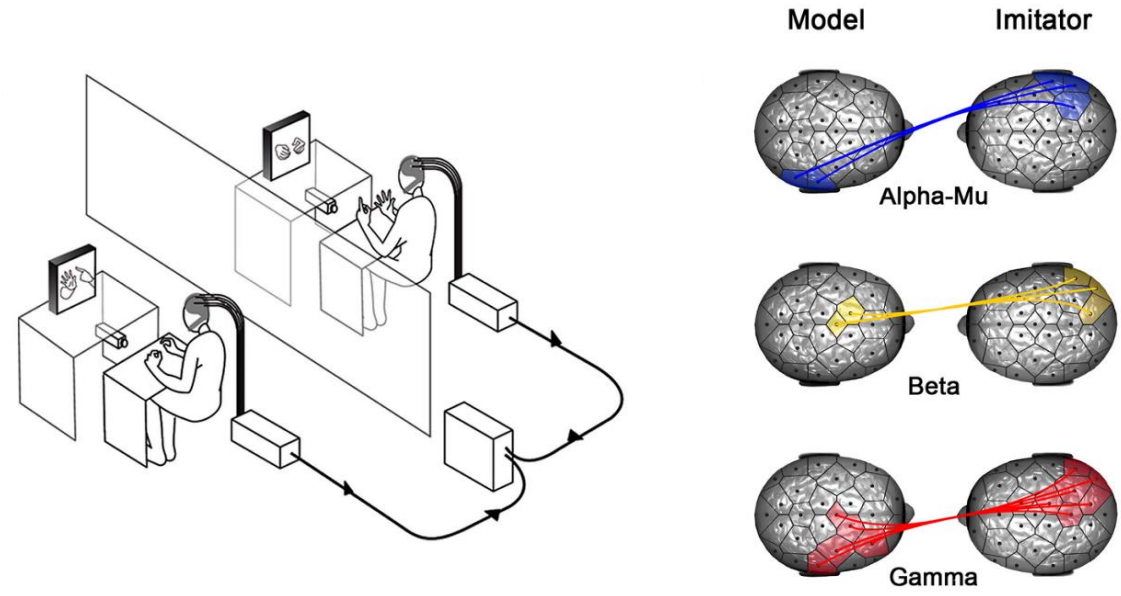


FIGURE 2.12 Etude de l'imitation spontanée du mouvement des mains.
(Gauche) Appareil expérimental comportant une installation dual-vidéo et dual-EEG. **(Droite)** Emergence de réseaux inter-cérébraux dans les bandes alpha-mu (8-12Hz), beta (13-30Hz) et gamma (31-48Hz) lors de mouvements de main synchronisés. Adapté de Dumas et al. (2010).

[1] Concrètement, l'analyse réalisée dans cette étude consiste à appliquer une décomposition en valeurs singulières (SVD) des données EEG conjointes (i.e. concaténées entre sujets) sur des fenêtres temporelles glissantes, puis à estimer la dimensionnalité des variétés obtenues.

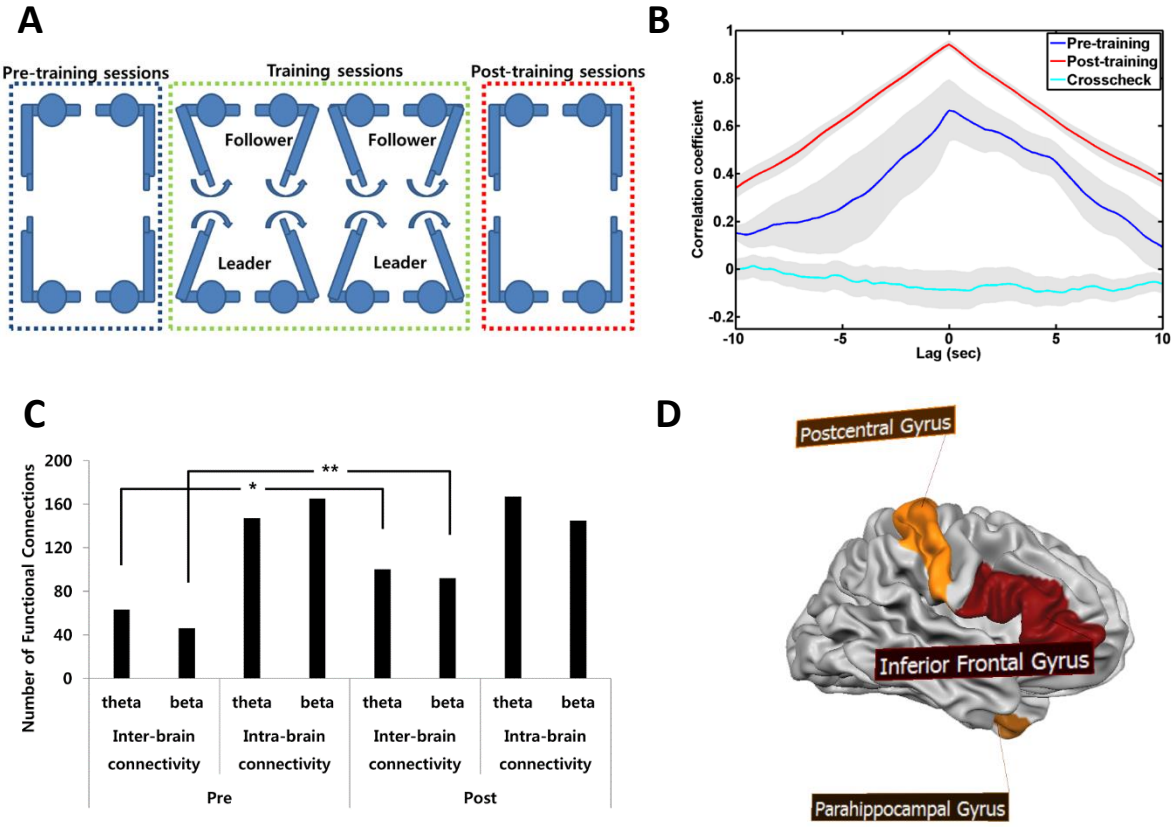


FIGURE 2.13 Etude de la synchronisation comportementale implicite.
L'installation comporte des caméras infra-rouge pour enregistrer les mouvements du doigt et un dispositif en dual-EEG. **(A)** Au cours des sessions « pre-training », on demande aux participants de maintenir le bras tendu et de regarder le doigt de leur partenaire tout en restant le plus fixe possible. Au cours des sessions « training », un sujet (imitateur) doit suivre les mouvements de son partenaire (modèle). Sessions « post-training » similaires aux sessions « pre-training ». **(B)** Synchronisation comportementale. L'entrainement accroit significativement la corrélation entre les mouvements des participants. **(C)** Synchronisation cérébrale. Le nombre de connections fonctionnelles inter-sujet (synchronie de phase) augmente significativement après l'interaction sociale. **(D)** illustration des aires cérébrales impliquées dans ces connections inter-cerveaux. (A,B,C) Adapté de Yun et al. (2012), (D) réalisé avec le logiciel BrainVoyager Brain Tutor.

2.2.4 Etudes transversales - communiquer sur la même longueur d'onde

Nous passons en revue les travaux à l'intersection des pôles de recherche majeurs en neuroscience de l'interaction sociale (case grises de notre taxonomie, Fig. 2.3). Ces études transversales s'intéressent à des processus sociaux qui engagent plusieurs de nos capacités à ressentir, comprendre ou se coordonner avec autrui. Nous abordons brièvement les quelques études en neuroimagerie conjointe sur le regard partagé. Nous terminons en parcourant les études du couplage interpersonnel portant sur la communication (parlée ou non), un savoir-faire multifacette, complexe et pourtant naturel pouvant impliquer l'ensemble de nos compétences sociales.

2.2.4.1 Regard partagé

Partant de l'idée que le regard partagé ouvre une fenêtre privilégiée sur la cognition sociale (Shepherd, 2010) et que l'interaction sociale en temps réel est indispensable à l'étude de l'attention conjointe (Wilms et al., 2010; Schilbach et al., 2012), deux études récentes ont couplé la neuroimagerie conjointe et l'enregistrement des mouvements oculaires de participants en interaction (double oculométrie). La première étude en dual-IRMf (Saito et al., 2010) autorise une interaction en temps réel entre les sujets lors d'une tâche simple qui permet de dissocier une condition sociale, suivre le regard de son partenaire, et non sociale, suivre un distracteur à l'écran (Fig. 2.14). Ce paradigme original a permis aux auteurs d'observer une corrélation accrue de l'activité BOLD entre les gyri frontaux-latéraux droits – une région faisant partie du système de neurones miroirs – lorsque les partenaires suivent leur regard. La seconde étude sur le regard partagé est réalisée en dual-EEG cette fois (Lachat et al., 2012). Ici, les influences du contact visuel commun sur la synchronie cérébrale interpersonnelle n'ont malheureusement pas été considérées. L'analyse au niveau des sujets seuls a cependant dévoilé des résultats similaires à l'étude de Naeem et al. (2012) portant sur la coordination des mouvements du doigt, avec une activité EEG relevée dans les bandes alpha et mu et localisée dans les régions centro-pariéto-occipitales, ce que les auteurs ont interprété comme étant un corrélat électrophysiologique de l'attention conjointe.

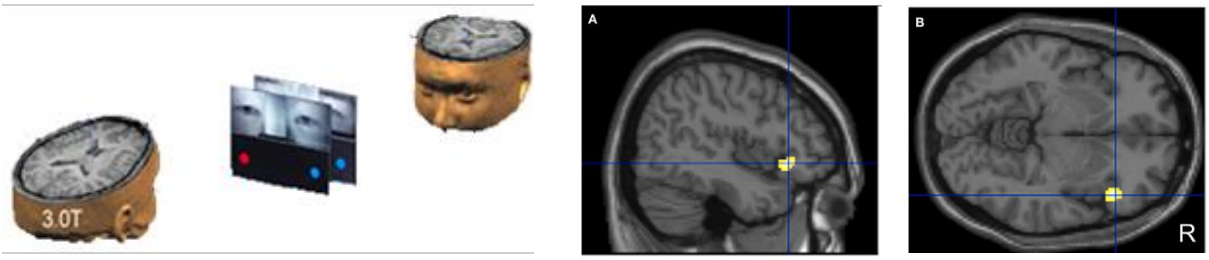


FIGURE 2.14 Etude de l'attention conjointe en couplant hyperscanning-IRMf et dual-oculométrie.
(Gauche) Deux scanners IRM sont équipés d'un système d'eye-tracking infra-rouge et de caméras vidéo. Les images enregistrées pour chaque sujet sont projetées à leur partenaire sur un écran, ce qui permet une interaction face-à-face en temps réel. (Droite) Corrélation inter-sujet positive significativement plus importante entre partenaires appairés (ayant interagi) versus non appairés. Adapté de Saito et al. (2010).

2.2.4.2 Communication verbale et non-verbale

L'existence de synchronies interpersonnelles lors d'une communication explicite semble se préciser. Dans le cas de la communication verbale au moins, ces synchronies émergent vraisemblablement de l'adaptation mutuelle des interlocuteurs qui alignent leurs représentations linguistiques à de multiples niveaux: phonologique, syntaxique, sémantique, etc. (voir section 1.3.3).

Deux études récentes en IRMf se sont penchées sur le couplage entre les activités cérébrales lors d'une communication verbale (Stephens et al., 2010) ou non verbale (Schippers et al., 2010). Bien que ces deux expériences impliquent une interaction unidirectionnelle à temps différé (et non pas réciproque) les tâches mises au point sont plutôt écologiques et engageantes. Schippers et al., (2010) ont introduit un jeu de charades dans le scanner pour étudier la communication gestuelle au sein de couples amoureux. Les données individuelles suggèrent que cette communication repose sur l'activité du système de neurones miroirs et, lors du décodage des signes gestuels, sur des structures impliquées dans la mentalisation (cortex préfrontal ventromédial). Stephens et al., (2010) ont recueilli l'activité cérébrale de personnes écoutant et narrant des histoires de la vie courante. Globalement, lors d'une communication effective les réponses cérébrales de l'auditeur reflètent l'activité cérébrale du narrateur avec un certain délai temporel, qui diminue au fil de l'écoute (Fig. 2.15). En utilisant des mesures de connectivité avancées, ces deux études ont révélé des couplages spatiaux et temporels entre les activités cérébrales des communicants, ce que les auteurs ont interprété comme un mécanisme par lequel nos cerveaux peuvent échanger de l'information.

En raison des fortes contraintes électrophysiologiques qu'impose la communication faciale[1], l'étude de la parole en interaction n'a quasiment pas été abordée en EEG. On peut toutefois citer une

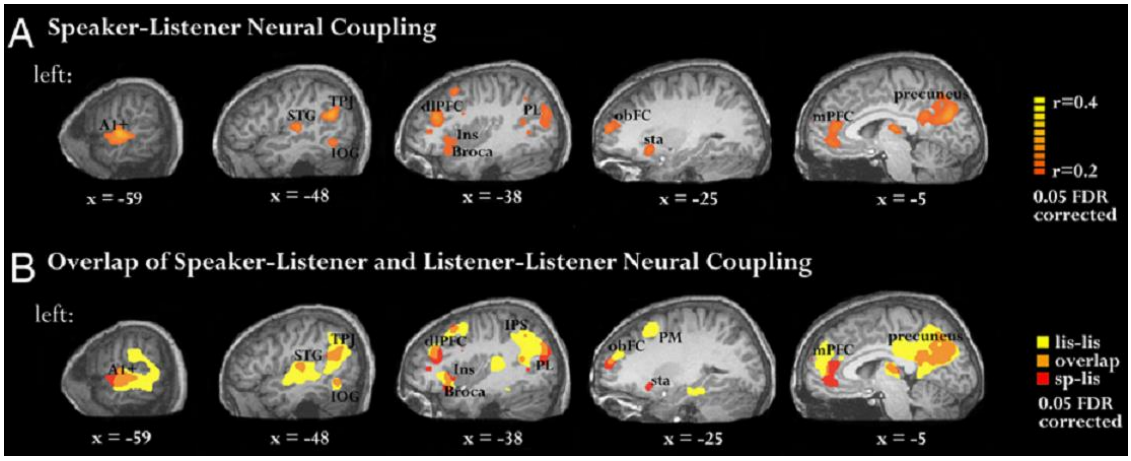


FIGURE 2.15 Couplage cérébral entre un narrateur et son auditeur.
Le couplage neuronal est vaste et s'étend bien au-delà des aires auditives de bas niveau, en incluant les cortex auditifs, linguistiques et extra-linguistiques. Abréviations utilisées : A1+, cortex auditif précoce ; TPJ, jonction temporo-pariétale; dlPFC, cortex dorsolatéral-préfrontal; IOG, gyrus occipital inférieur; Ins, insula; PL, lobe pariétal; obFC, cortex orbitofrontal; PM, cortex pré-moteur; Sta, striatum; mPFC, cortex médial préfrontal. Adapté de Stephens et al. (2010).

expérience récente en dual-EEG où l'on explore l'influence du rythme de parole au tour-par-tour sur

[1] Lors d'une communication faciale (verbale et gestuelle) nous réalisons des mouvements oro-faciaux qui engagent de nombreux muscles au niveau du visage. Lorsque ces derniers se contractent, ils génèrent une activité électrique parasite qui perturbe tout enregistrement simultané de l'activité électro-encéphalographique (voir section 3.2.3). Pour donner un ordre de grandeur, ce bruit musculaire peut être jusqu'à mille fois plus important que l'EEG mesuré au niveau du scalp (Nunez and Srinivasan, 2006).

le couplage intercérébral (Kawasaki et al., 2013). Ici, les chercheurs ont eu recours à une tâche assez artificielle mais permettant de ne pas trop parasiter l'EEG: épeler l'alphabet de manière alternée avec un partenaire ("human-human", condition sociale) ou avec un ordinateur ("human-machine", condition d'observation). Les auteurs ont mis en évidence des synchronies inter-cérébrales d'autant plus fortes que la coordination du rythme de parole se développe au cours de l'interaction (Fig. 2.16). Ces activités EEG synchrones ont été mesurées pour chaque paire de sujets dans la bande theta-alpha (6-12Hz) au sein des régions temporales d'une part et latérales-pariétales (rTPJ) d'autre part, des rythmes associés à des fonctions cognitives de haut niveau, respectivement la mémoire de travail auditive et l'empathie/ToM. Les auteurs suggèrent donc que la synchronie interpersonnelle joue un rôle important dans la prise de tour ("turn-taking") pour la coordination de la parole. Cette étude a le mérite de s'intéresser pour la première fois aux synchronies cérébrales en adoptant la modalité hyperscanning-EEG à haute résolution temporelle. Elle présente néanmoins de nombreuses limitations qui peuvent être améliorées à l'avenir: l'interaction est très contrainte et la connectivité fonctionnelle est estimée au niveau des électrodes à travers une simple mesure de corrélation des enveloppes.

En appliquant les ressources théoriques et méthodologiques d'un pôle de recherche à l'autre et en se concentrant également sur les thèmes à leur intersection, ces études transversales nous permettent de tisser des liens et d'avancer vers une vision plus globale des mécanismes impliqués dans l'interaction sociale. A terme, l'intégration de ces axes de recherche nécessite de confronter et d'unifier les approches théoriques, et de comprendre en détails les mécanismes intra et inter personnels au sein de chaque domaine de cognition sociale ainsi que toutes leurs interactions.

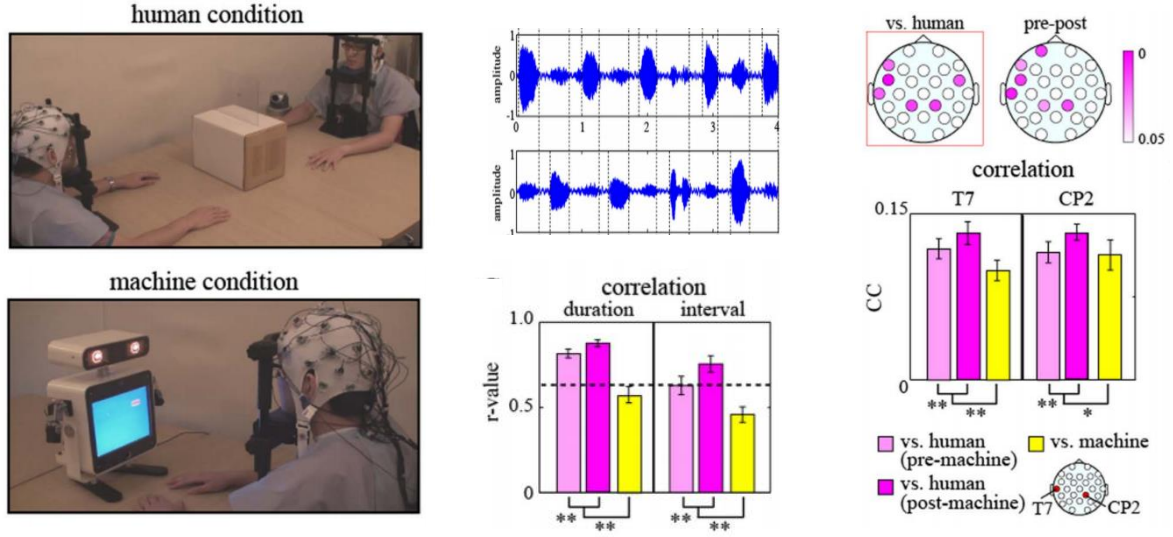


FIGURE 2.16 Etude des synchronies comportementales et cérébrales entre sujets lors d'une tâche de parole alternée.
(Gauche) La voix et les activités EEG sont enregistrées. Les sujets doivent épeler les lettres de l'alphabet de façon alternée avec leur partenaire (condition humaine) ou avec un robot (condition machine). Chaque sujet complète 14 sessions avec son partenaire, 10 sessions avec la machine puis à nouveau 2 session avec son partenaire. **(Milieu)** La synchronie comportementale (mesurée sur la durée et intervalles des sons de parole) est significativement plus importante entre humains plutôt qu'avec un ordinateur, et augmente au fil de l'interaction. **(Droite)** Mêmes observations pour la synchronie inter-cérébrale mesurée par corrélation de l'enveloppe des signaux filtrés dans la bande alpha/theta au niveau de T7 et CP2. Adapté de Kawasaki et al., (2013).

2.2.5 Conclusion

Nous avons proposé une taxonomie complète qui englobe de nombreux travaux de recherche, indépendants mais néanmoins reliés par leur contribution commune à la thématique des neurosciences de l'interaction sociale. Cette organisation conceptuelle nous a permis de structurer la revue de question présentée par la suite en suivant une catégorisation en termes de processus cognitifs explorés, mais aussi de paradigmes expérimentaux et de points de vue théoriques. A la lecture de cet état de l'art qui se veut relativement exhaustif, il apparait clairement que la recherche sur les substrats de l'interaction sociale est indissociable d'une exploration des mécanismes non-locaux qui en émergent. Nous en savons encore si peu sur ces phénomènes de couplage interpersonnels. Jouent-ils un rôle fonctionnel dans l'initiation et le maintien de la coordination de l'action (Lindenberger et al., 2009) ? Est-ce que résonner sur la même longueur d'onde offre une base naturelle pour une communication efficace et la création d'un « monde partagé » (Hasson et al., 2012) ? Quelles sont les relations précises entre ces synchronies interpersonnelles et les divers processus cognitifs (implicites et/ou explicites) en jeu lors d'une interaction sociale ? Et finalement, quel rôle joue le couplage au sein des relations affectives intenses (mère-enfant, couples, famille, amis, etc.), ces liens forts qui nous rapprochent et qui sont propres aux primates à la socialité exceptionnelle (Dunbar and Shultz, 2007) ? Les pistes futures ainsi que les nombreuses questions encore en suspens au sein de ce champ de recherche jeune et en expansion seront discutées dans le dernier chapitre.

Chapitre 3

Vers un cadre d’analyse adapté aux données hyperscanning-EEG

Chapitre 3. Vers un cadre d'analyse adapté aux données hyperscanning-EEG

3.1 Introduction

A l'examen des principes neurophysiologiques qui sous-tendent nos interactions sociales (chapitre 1) et de la littérature récente sur le sujet (chapitre 2), il apparait clairement que l'étude de l'humain en interaction ne peut pas se réduire à l'analyse des activités de chaque individu considéré seul. Par opposition, l'enregistrement des activités comportementales, physiologiques et cérébrales (hyperscanning) chez plusieurs personnes en simultané offre une vision plus large, et indispensable, sur les mécanismes en jeu lors d'une interaction sociale. En particulier, cela permet d'accéder à la structure de dépendance des activités *entre* les sujets, et ainsi de comprendre leur influence réciproque et les propriétés émergentes qui en découlent. Sur le plan méthodologique, la transition vers une approche multi-sujets doit se faire au sein d'un cadre d'analyse adapté pour bénéficier pleinement de l'information complémentaire à notre disposition. Il est donc indispensable de développer et d'utiliser des outils mathématiques dédiés, qui permettent de prendre en considération *conjointement* les activités neurophysiologiques de tous les sujets à la fois.

Dans ce chapitre, en premier lieu nous introduisons la technique de l'électroencéphalographie synchrone de plusieurs individus (hyperscanning-EEG). Cette modalité de neuroimagerie récente ouvre une fenêtre sur les dynamiques temporelles fines du couplage interpersonnel lors d'une interaction contingente. Le « couplage interpersonnel » affiche plusieurs facettes : autant de définitions, mesures et outils mathématiques qu'il conviendra de préciser dans un second temps. L'analyse des signaux hyperscanning-EEG et de leurs mesures de couplage associées présente cependant de nombreuses limitations et contraintes méthodologiques. Les méthodes de séparation aveugle de sources[1] (BSS) permettent de contourner une partie de ces problèmes en travaillant dans l'espace des sources cérébrales plutôt que dans l'espace des capteurs. Dans un troisième temps, nous présentons ces techniques de traitement statistique du signal, ainsi que leur application à l'analyse « classique » des données EEG chez le sujet seul. En dernier lieu nous verrons comment étendre cette famille d'outils à l'analyse conjointe des activités EEG de plusieurs individus. Nous présentons succinctement quelques approches de séparation de source conjointe (JBSS) permettant de prendre en compte l'information inter-sujets dans la séparation. Enfin, nous démontrons l'avantage de ces développements récents sur les méthodes classiques par une étude comparative de leurs performances sur données réelles acquises en dual-EEG. Les limites des approches actuelles et les directions de recherche futures seront finalement discutées.

[1] En anglais : « blind source separation » et son acronyme « BSS ».

3.2 L'électroencéphalographie : une fenêtre singulière sur l'activité du cerveau

The « big picture » of brain function.
(Nunez and Srinivasan, 2006, p.4)

3.2.1 Bref contexte historique

Tout commence par un rêve. Un jeune officier de l'armée Prussienne reçoit une lettre de sa sœur, dans laquelle elle confie avoir rêvé de lui, chutant de cheval et se cassant la jambe. Or précisément, l'homme chutait et se blessait au moment où la lettre était envoyée. Persuadé qu'il ne pouvait s'agir d'une coïncidence fortuite, il crut en une mystérieuse communication télépathique entre leurs cerveaux. Sans qu'il ne le sache, ce fait divers marqua le début de l'électroencéphalographie. Au retour de son service militaire en 1919, l'officier – Herr Doktor Hans Berger, un médecin reconnu – décide de se consacrer à l'étude de l'activité électrique du cerveau humain. Il fait l'hypothèse que les forces électromagnétiques générées par notre cerveau pourraient servir d'ondes porteuses pour transmettre nos pensées d'un individu à l'autre. Pour le prouver, Berger réalise en 1924 le premier *électroencéphalogramme* (EEG) sur l'homme, en enregistrant les potentiels électriques du cerveau à partir d'électrodes placées sur le scalp (la peau de la tête). Cinq ans plus tard, et après de nombreuses expériences, il publie une série d'articles phares – «*Über das Elektrenkephalogramm des Menschen »* (Berger, 1929) – où il décrit en détails ses observations sur les rythmes cérébraux les plus intenses. Paradoxalement pour Berger, ces enregistrements fournissent les premières indications qui viennent à l'encontre de la télépathie, en montrant que les variations électriques du cerveau sont trop faibles[1] pour se propager directement dans l'air et sur de longues distances[2].

Il faudra attendre 1937 pour que l'importance de cette découverte soit reconnue dans un forum international. En 1947, l'EEG est considéré publiquement comme un outil clinique avec la fondation de la société américaine de l'EEG. Par la suite, on établit le système 10-20 (Jasper, 1958), qui décrit un positionnement régulier des électrodes réparties à des distances proportionnelles le long de repères anatomiques sur le crâne (Fig. 3.1). Cette méthode, créée afin de répondre au besoin de standardiser l'emplacement des électrodes entre différents laboratoires et pour différentes formes de tête, est encore largement utilisée aujourd'hui. A partir des années 1960, l'essor de l'électronique permet de développer les premiers systèmes d'analyse automatique des signaux EEG, qui facilitent notamment les calculs statistiques et l'estimation des densités spectrales de puissance[3]. Dans les années 1990, la communauté en EEG bénéficie d'outils développés au sein d'autres disciplines qui ouvrent à la *localisation* et à la *séparation* des sources corticales à partir de l'activité de surface. Ces efforts ont permis respectivement d'estimer des tomographies électromagnétiques (images fonctionnelles en 3D du cerveau basées sur l'EEG seulement) et d'appliquer des méthodes de filtrage spatial (Cichocki, 2002) et de séparation de sources (Comon and Jutten., 2010) pour décomposer et optimiser l'information latente dans les données observées. De nos jours, l'EEG reste l'un des outils de neuroimagerie majeur à la fois pour des applications cliniques et de recherche fondamentale.

[1] Les plus hautes différences de potentiel à la surface du crâne sont de l'ordre de 150 à 200 microvolts. En d'autres termes, le champ électrique généré par des millions de neurones de notre cortex est environ 10.000 fois plus petit que celui produit par une pile AA de 1,5V.

[2] Ce qui n'exclut pas d'autres mécanismes physiques encore inconnus à ce jour.

[3] Auparavant, les premières interprétations des tracés EEG étaient basées sur leur inspection visuelle. Par exemple, la fréquence d'un signal était obtenue « à la main » en comptant son nombre de passages par zéro pendant un intervalle de temps donné.

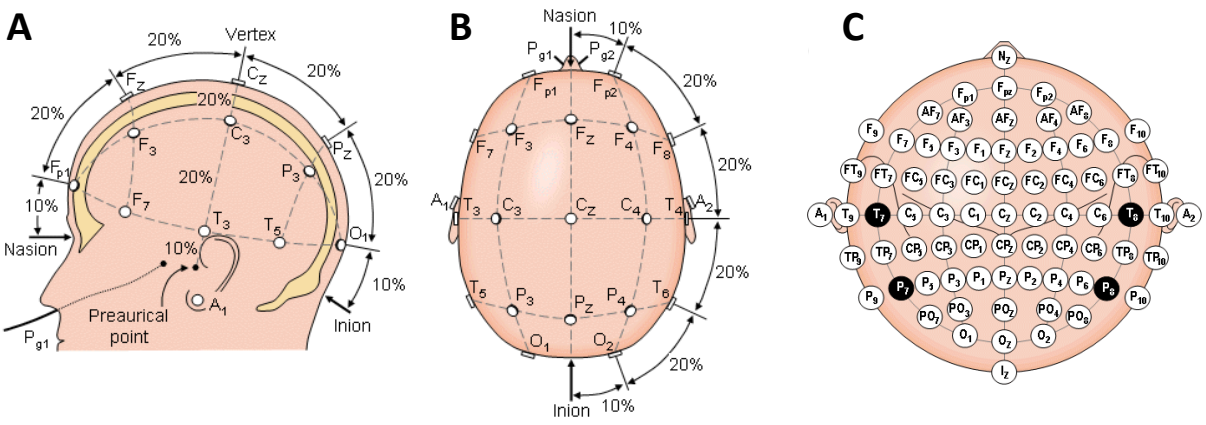


FIGURE 3.1 Système international 10-20 utilisé pour standardiser l'enregistrement de l'activité EEG
Le système 10-20 vu du côté gauche **(A)** et du dessus **(B)** de la tête. Acronymes utilisés : A = lobe de l'oreille, C = central, Pg = nasopharyngal, P = pariétal, F = frontal, Fp = frontal plaire, O = occipital. **(C)** En plus des 21 électrodes du système 10-20 de base, des positions intermédiaires à 10% sont également utilisées (système 10-10). De nos jours, typiquement un casque EEG comporte de 19 à 128 électrodes, et un système complet coûte entre 10 et 200K€. Adapté de Malmivuo and Plonsey (1995).

3.2.2 Depuis les neurones jusqu'aux signaux EEG : principes physiques

L'électroencéphalographie est la mesure en surface du crâne de l'activité électrique du cerveau. Quelle est l'origine de ces variations du champ électrique? Les activités enregistrées sont issues de la sommation des potentiels post-synaptiques au sein de grandes assemblées de neurones du cortex. On estime qu'il faut entre 100 millions et 1 milliard de neurones contigus[1] et actifs de manière synchrone afin d'obtenir un potentiel électrique suffisamment intense pour être observable directement en surface du scalp (Nunez and Srinivasan, 2006). De plus, la superposition des potentiels générés par de multiples sources locales n'est possible que si les neurones affichent une géométrie spéciale : pour que leur activité électrique se somme plutôt qu'elle ne s'annule, il est nécessaire qu'ils soient alignés et orientés perpendiculairement à la surface corticale. Ces conditions restrictives sont remplies par les cellules pyramidales, un type particulier de neurones reliés par un réseau dense de connections locales (<100µm) leur permettant de propager rapidement des potentiels électriques et ainsi de se synchroniser à l'échelle de grandes populations (Fig. 3.2). A une distance d'enregistrement d'au moins 3 ou 4 fois le diamètre de l'assemblée en synchronie, on peut alors faire l'approximation que les potentiels se comportent comme s'ils avaient été produits par des dipôles électriques (Lopes da Silva, 2004).

Nous le voyons, l'EEG est une modalité d'imagerie cérébrale qui permet d'observer l'activité du cerveau en fonctionnement à travers une fenêtre bien particulière. Cette fenêtre correspond à une échelle spatiale (quelques cm^3), temporelle (environ 1ms), ainsi qu'à des mécanismes électrophysiologiques singuliers. Il est primordial de garder à l'esprit ces conditions nécessaires à l'observation d'un signal EEG : une part importante de l'activité électrique des neurones nous est voilée car non observable en surface.

[1] Chaque électrode fournit une estimation des potentiels synaptiques moyennés sur une surface de cortex d'environ 2 cm^2. Cette sommation nécessaire des activités électriques explique en soi la faible résolution spatiale de l'EEG. Elle agit également comme un formidable processus de réduction de données : l'activité de millions de neurones est résumée en un seul signal, donnant ainsi une vue « macro » à large échelle de l'activité cérébrale.

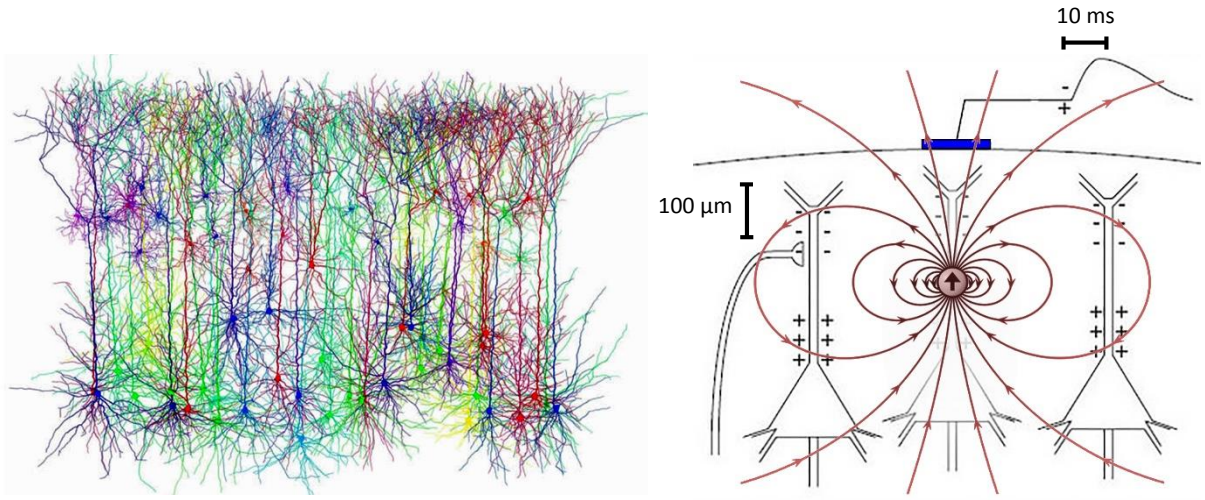


FIGURE 3.2 Cellules pyramidales et dipôle électrique équivalent
(Gauche) Les cellules pyramidales sont appelées ainsi car ce sont un type de neurones avec un corps cellulaire (soma) en forme de pyramide, caractérisées par des connections (dendrites) verticales longues et de nombreuses connections horizontales. Chez les mammifères, ces cellules se trouvent surtout dans le prosencéphale (cerveau antérieur qui comprend le cortex et l'hippocampe). Image adaptée de Michael Häusser et Hermann Cuntz, UCL, Wellcome Image Awards 2011. **(Droite)** Les neurones produisent des courants ioniques en raison de différences de potentiel électrique entre les dendrites basales (en bas) et apicales (en haut), elles-mêmes dues à un mélange de potentiels post-synaptiques (PPS) excitateurs et inhibiteurs. Ces PPS sont relativement lents (>10ms) en comparaison des potentiels d'action des axones. Ainsi ils se somment efficacement à l'échelle de larges ensembles de neurones synchronisés. Les courants ioniques primaires peuvent être modélisés par un dipôle électrique équivalent, ici représenté par une flèche noire. Le circuit électrique est fermé par des courants volumiques secondaires (traits rouges) qui diffusent dans les tissus cérébraux conducteurs et peuvent se propager au-delà du crâne s'ils sont suffisamment intenses. On peut alors les mesurer en utilisant des électrodes placées à la surface de la tête (rectangle bleu). On précise ici que l'échelle entre le dipôle électrique et les cellules neuronales n'est pas respectée pour la clarté de l'illustration : en pratique un tel dipôle nécessite la superposition des activités électriques de millions de neurones.

Par définition, l'EEG est une différence de potentiel électrique. En conséquence, la définition de cette différence par le choix d'une *référence* électrique adéquate joue un rôle fondamental en tout début de la chaîne de traitement et d'analyse. Si l'on considère une mesure sur N électrodes, on peut écrire le potentiel électrique en fonction du temps comme suit :

$$\boldsymbol{x}(t) = \boldsymbol{x}_s(t) - \boldsymbol{x}_r(t) \in \mathbb{R}^N, \tag{3.1}$$

où s et r sont respectivement les indices des électrodes et des signaux pris comme référence. Le choix de la référence est arbitraire, et peut se faire suivant deux types de mesures : bipolaire ou monopolaire (Fig. 3.3). Les enregistrements bipolaires consistent à mesurer des différences de potentiel entre électrodes adjacentes. On les préfère au niveau clinique en raison de leur bon rapport signal sur bruit : les interférences de basses-fréquences spatiales, semblables d'une électrode à l'autre, viennent s'annuler lors de la soustraction. Les enregistrements monopolaires ont la forme suivante :

$$\boldsymbol{x}(t) = \boldsymbol{x}_s(t) - k(t)\mathbf{1} \in \mathbb{R}^N \tag{3.2}$$

où $k(t)$ est une référence électrique commune à toutes les électrodes et $\mathbf{1}$ est un vecteur N-dimensionnel rempli de scalaires ayant la valeur 1. La référence provient d'un signal électrique supposé neutre, c'est-à-dire idéalement non contaminé par des sources de bruit ou d'activité cérébrale. Il s'agit

d'une électrode typiquement placée sur le lobe de l'oreille ou le bout du nez, mais elle peut aussi être choisie arbitrairement parmi les électrodes classiques ou encore estimée en calculant leur moyenne. Les enregistrements monopolaires sont préférés en recherche, car avoir une référence commune permet de simplifier l'utilisation d'outils issus de l'algèbre linéaire.

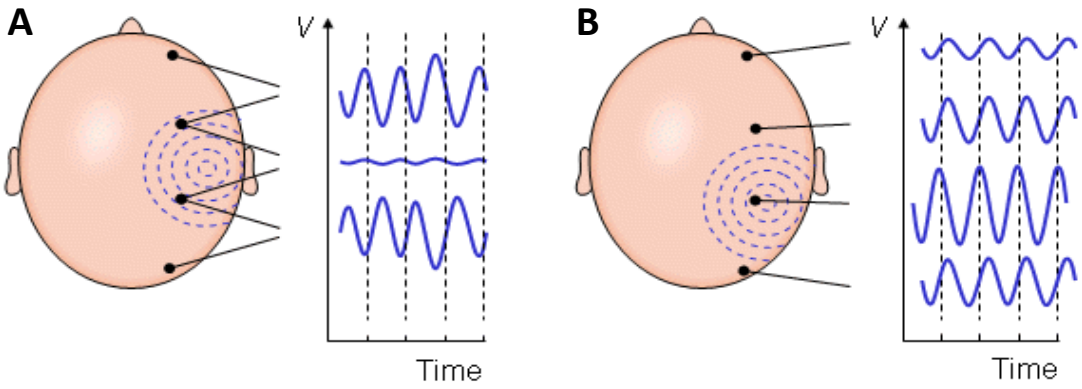


FIGURE 3.3 Types de mesure en EEG
(A) Mesure bipolaire : différence entre paires d'électrodes. **(B)** Mesure unipolaire : le potentiel de chaque électrode est comparé à une électrode neutre ou encore à la moyenne des potentiels de toutes les autres électrodes. On peut noter que la forme des signaux EEG dépend de la localisation et du type de mesure utilisé, dans cet exemple: opposition de phase en (A) et amplitude décroissante en (B). Adapté de Malmivuo and Plonsey (1995).

3.2.3 Limitations

Il existe un certain nombre de facteurs qui viennent compliquer l'observation, l'analyse et l'interprétation des signaux EEG. Nous les présentons ici succinctement.

- Effet de conduction volumique

Avant d'être mesurables en surface, les potentiels électriques traversent différents milieux : cortex, liquide céphalo-rachidien, crâne, scalp. Ces milieux sont de nature non homogènes (la résistivité varie en fonction du type de tissus) et anisotropes (la résistivité varie dans différentes directions). Par conséquent, une source électrique générée au niveau cortical se propage de façon complexe et produit une activité électrique diffuse à la surface du scalp. De fait, le signal électrique d'une source correspondant à une assemblée neuronale synchrone répartie sur quelques cm² de cortex peut se retrouver diffusé en surface sur une grande partie des électrodes si cette source est suffisamment puissante (Fig. 3.4A).

- Mélange des potentiels de source au niveau de chaque électrode de surface

Les potentiels observables en surface correspondent à un mélange de champs électriques issus de multiples sources corticales. Chaque électrode peut ainsi enregistrer une sommation d'activités temporelles et spatiales diverses car diffusées depuis différentes régions cérébrales (Fig. 3.4B). Cette superposition peut avoir un effet important sur l'amplitude et la phase relative des signaux en surface, en particulier lorsque des sources spatialement proches interfèrent (Tognoli and Kelso, 2009), voir section 3.3.4. De plus, le théorème central limite suggère qu'un mélange de nombreuses sources supposées indépendantes tend vers une loi normale, ce qui rend les signaux EEG plus gaussiens dans l'espace des capteurs que dans l'espace des sources.

- Effet de l'orientation du dipôle

Le champ électrique produit par un dipôle dépend de son orientation. Du fait de la géométrie particulière de ce champ, l'EEG est particulièrement sensible à des sources radiales (dans l'alignement du dipôle) plutôt qu'à des sources tangentielles (sur le côté du dipôle) à la surface du crâne (Fig. 3.5). L'orientation d'un dipôle par rapport à la surface est fonction de son emplacement exact sur les circonvolutions cérébrales. Par conséquent, l'EEG permettra de retrouver plus précisément des sources localisées sur des gyrus que des sources localisées sur des sillons du cortex.

- Contribution parasite de sources de bruit (non-cérébrales)

Les signaux enregistrés en EEG ne sont pas seulement expliqués par l'activité corticale. De nombreuses sources d'activité non-cérébrale peuvent en effet être mesurées avec cette modalité d'imagerie (Fig. 3.6). Il s'agit d'autant de contributions parasites qui se superposent au signal utile issu de l'activité neuronale. Selon sa provenance, ce bruit peut être jusqu'à 100 fois plus puissant que les signaux d'intérêt. On peut grossièrement considérer deux catégories de contribution non-cérébrales :

- *contribution extra-physiologique* : tout bruit expliqué soit par l'environnement, e.g., interférences électromagnétiques externes, 50/60Hz du secteur électrique ; soit par les appareils de mesure, e.g., mouvement des câbles reliés aux électrodes, bruit électronique des amplificateurs.

- *contribution de sources physiologiques (non corticales)* : activité électrique produite par le sujet, e.g., activités musculaires (crispation de la mâchoire, de la nuque, tension en général), oculaire (mouvements des yeux, clignements), cardiaque, respiratoire, etc.

Chaque contribution de bruit a des propriétés spécifiques[1] qui rendent plus ou moins difficiles sa suppression du signal d'intérêt.

L'analyse directe des signaux EEG est ainsi entravée par ces nombreux facteurs de confusion. Ces limitations expliquent le succès des méthodes de séparation de sources qui permettent de s'en affranchir en partie en travaillant dans l'espace des sources plutôt que dans l'espace des capteurs. L'application pratique des méthodes de séparation de sources en EEG est décrite en section 3.4.2.

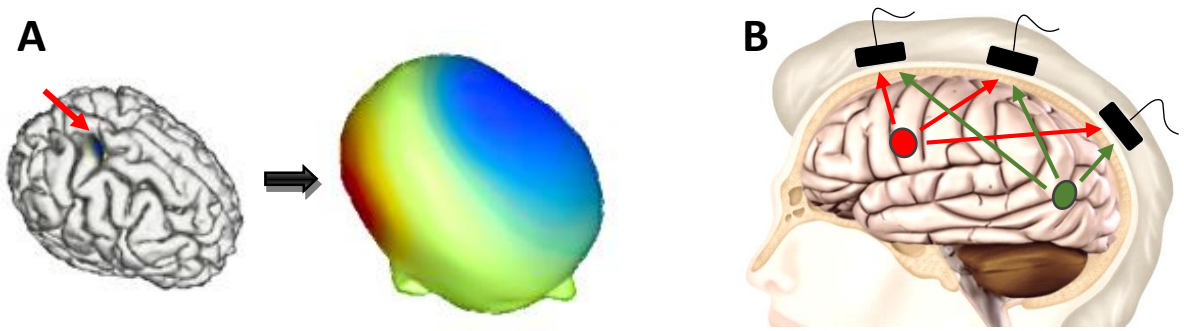


FIGURE 3.4 Illustration des effets de conduction volumique et de mélange des sources EEG
(A) Simulation de l'activité électrique d'une source sur un "patch" cortical de quelques cm² (flèche rouge), puis de l'activité électrique associée à cette source en surface du scalp. Par conduction volumique à travers différents tissus, son activité électrique se retrouve très largement diffusée en surface. Adapté de Acar and Makeig (2010). **(B)** Chaque électrode sur le crâne mesure une activité électrique qui est un mélange (supposé linéaire) de nombreuses sources corticales.

[1] En particulier, pour juger de sa séparabilité, il convient de déterminer l'indépendance du bruit avec l'activité corticale du sujet et ses propriétés statistiques (variance, stationnarité, distribution des amplitudes, répartition spectrale, etc.).

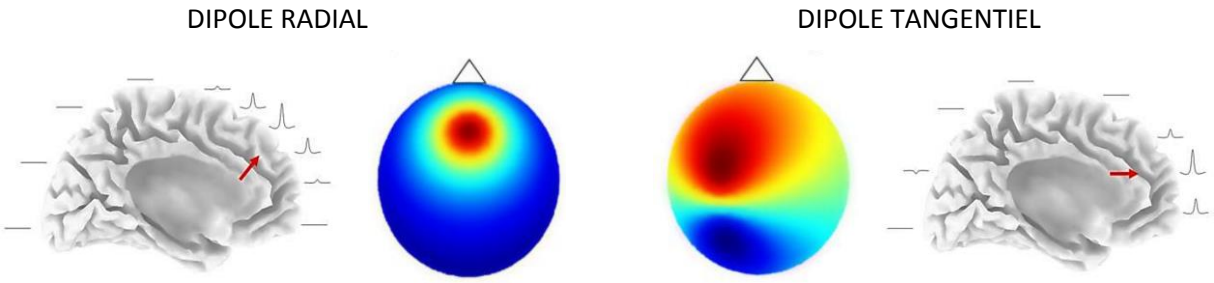


FIGURE 3.5 Motifs EEG à la surface du crâne suivant l'orientation de la source corticale
Simulation numérique où l'on modélise une source corticale par un dipôle électrique localisé dans le cortex médian. Pour un emplacement fixe donné, on s'intéresse à l'effet de l'orientation du dipôle sur les motifs spatiaux observable en surface. **(Gauche)** Un dipôle radial (i.e., orienté perpendiculairement à la surface du crâne) produit une topographie unimodale bien localisée en surface. **(Droite)** Un dipôle tangentiel (i.e., orienté parallèlement à la surface du crâne) affiche en surface une topographie diffuse et bimodale, ce qui rend difficile sa localisation à l'œil nu. Adapté de Congedo (2013).

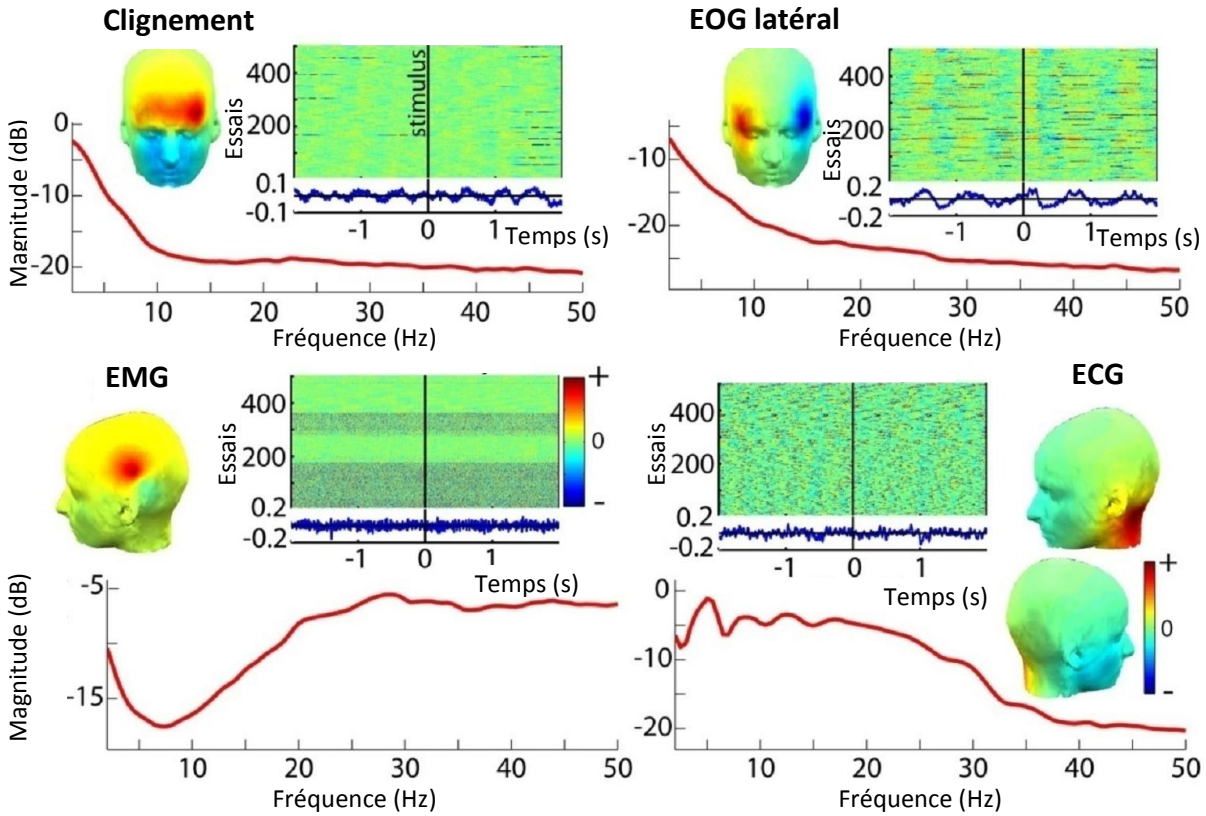


FIGURE 3.6 Contribution de sources non cérébrales au niveau du signal EEG
Cette illustration résume les propriétés typiques de quatre sources non cérébrales estimées avec une analyse en composantes indépendantes du signal EEG. De gauche à droite et de haut en bas, ces composantes expliquent respectivement des clignements des yeux, une activité électro-oculographique (EOG, due ici à un mouvement latéral de l'œil), une activité électromyographique post-auriculaire gauche (EMG, due ici à une contraction de la nuque) et une activité électrocardiaque (ECG). Chaque panneau montre la carte topographique de la composante, sa densité spectrale de puissance et la moyenne de ses ERP (Event-Related Potential). Adapté de Makeig and Onton (2011).

3.2.4 Extension à l'hyperscanning-EEG

Our approach is simple: let humans interact in a controlled setting while their brains are simultaneously scanned. We have called such simultaneous scanning hyperscanning.
(Montague et al., 2002)

Les débuts de l'hyperscanning-EEG ressemblent étrangement à ceux de l'EEG. Dans les années soixante, l'EEG a déjà acquis ses lettres de noblesse en tant qu'outil d'imagerie cérébrale. Comme Hans Berger, certains chercheurs de l'époque s'intéressent alors au phénomène de la télépathie, vue comme une induction extra-sensorielle[1] d'un cerveau à l'autre. C'est dans ce cadre de recherche parapsychologique que se déroulent les premiers enregistrements électroencéphalographiques simultanés de deux individus. Ces travaux aboutissent à une publication dans la prestigieuse revue Science, dans laquelle les auteurs prônent avoir observé un échange psychique entre deux personnes sur leur signal EEG (Duane and Behrendt, 1965). Cependant, ces résultats s'avèrent faux et jettent un voile de suspicion sur l'usage de telles méthodes expérimentales. Pour ces raisons, mais aussi du fait de nombreuses limitations (voir ci-dessous), il faudra attendre presque cinquante ans pour que les neurosciences « à deux corps » fassent jour à nouveau. Le papier pionner de Montague et al. (2002) donne son nom actuel à cette modalité d'imagerie étendue à plusieurs individus: l'hyperscanning. Toutes modalités confondues (EEG, IRMf, NIRS et MEG) environ une cinquantaine d'études en hyperscanning a été publiée à ce jour.

Enregistrer simultanément les activités cérébrales de plusieurs personnes présente de nombreuses contraintes et limitations aux niveaux suivants :

- Pratique

La modalité hyperscanning nécessite de multiplier les équipements de neuroimagerie par le nombre d'individus scannés, ce qui peut avoir un coût non négligeable. De plus, en pratique l'extension à de multiples sujets requiert des adaptations nombreuses: mesures comportementales multiples ou conjointes, matériel pour l'interface avec et entre les sujets, salles d'expérience, logiciels d'enregistrement et d'analyse, formation du personnel chargé de leur mise en œuvre, etc.

- Technique

L'ensemble des limitations propres à l'EEG chez le sujet seul se retrouve en hyperscanning-EEG. A cela s'ajoutent également des contraintes spécifiques à l'extension vers plusieurs sujets. En premier lieu, il est indispensable que la masse et la référence électrique soient séparées et propres à chaque sujet. Dans le cas contraire, l'usage d'une référence ou d'une masse commune entraîne le risque de propager des sources d'activité cérébrale et/ou de bruit d'un sujet à l'autre, ce qui rend impossible l'analyse à un niveau intra- et interpersonnel. En second lieu, il est obligatoire que les données soient enregistrées de manière parfaitement synchrone, c'est-à-dire que l'échantillonnage se fasse sans décalage ni glissement temporel. Ces contraintes de montage électrique distinct et d'acquisition synchrone portent avant tout sur les amplificateurs, qui doivent donc être choisis de façon adéquate.

- Expérimental

En hyperscanning encore plus qu'en neuroscience de l'individu seul, le choix du paradigme expérimental est primordial. Ici l'interaction sociale en tant que sujet d'étude rend ce choix difficile en raison des nombreux facteurs qui peuvent la moduler (voir section 2.2.2). De plus, les mesures cérébrales doivent s'accompagner de mesures comportementales, physiologiques ou encore

[1] Induction extrasensorielle : désigne un échange d'information qui a lieu en dehors de nos organes perceptifs classiques, suivant des principes inconnus des sciences actuelles.

subjectives permettant d'identifier des moments ou des tâches d'intérêt dans l'interaction sans trop la perturber. Finalement, le paradigme expérimental doit permettre de dissocier différents niveaux de couplage interpersonnel, afin notamment de rejeter les synchronisations qui reflètent simplement des réponses neuronales similaires à des entrées sensorielles et des sorties motrices partagées (section 2.2.3). En pratique, il faut donc faire attention à ce que les participants perçoivent, connaissent et reconnaissent à propos de leur partenaire, tout en contrôlant leur niveau d'interaction.

- Méthodologique

Les données hyperscanning requièrent des outils d'analyse adéquats qui prennent en compte et/ou révèlent les couplages et influences inter-cérébrales. Ce point est approfondi en section 3.3.

- Théorique

L'extension vers des neurosciences à deux participants ou plus ne peut se faire sans une évolution parallèle des perspectives théoriques sur notre cognition, depuis une approche de cerveaux en isolation vers une approche de corps et d'esprits en interaction (voir section 2.1).

3.3 Comment mesurer le couplage d'un cerveau à l'autre?

Une fois acquises les données hyperscanning-EEG, comment extraire et analyser l'influence réciproque d'un cerveau sur l'autre ? Nous faisons ici un tour rapide des outils qui permettent d'estimer et de quantifier cette influence.

3.3.1 Définitions

En premier lieu, il convient de définir quelques termes relatifs au couplage et à ses mesures, que l'on utilisera dans la suite de ce manuscrit.

- Interaction
  Littéralement « inter – action » : influence réciproque de deux systèmes ou plus à travers un échange d'information ou d'énergie.
- Couplage
  Deux systèmes ou plus sont couplés s'ils interagissent ensemble et s'influencent réciproquement. Le couplage implique souvent une complémentarité, voire une symétrie des influences.
- Synchronie
  Ajustement des rythmes de systèmes oscillants du fait de leur couplage.
- Connectivité
  En neuroscience, la connectivité peut être décrite comme structurelle, fonctionnelle ou effective (Bullmore and Sporns, 2009). La connectivité structurelle concerne un réseau de liens anatomiques au sein du cerveau. La connectivité fonctionnelle se rapporte à une association ou dépendance statistique symétrique entre des activités au sein de régions cérébrales distinctes, tandis que la connectivité effective relève des relations dirigées ou causales.
- Graphe
  Un graphe fournit un modèle mathématique qui est une représentation abstraite des éléments d'un système et de leurs interactions. Il est composé d'un ensemble de nœuds (ou sommets) reliés entre eux par des arêtes qui peuvent être dirigées ou non. Les sommets représentent des agents ou des éléments, et les arêtes représentent les interactions ou les connections entre les nœuds (Bullmore and Sporns, 2012).

3.3.2 Tour méthodologique des mesures de couplage en hyperscanning

La disponibilité de données hyperscanning permet non seulement d'étudier comment l'activité cérébrale de chaque sujet est liée à son propre comportement (analyse intra-sujets), mais aussi et surtout d'explorer en quoi cette activité est liée à celle du partenaire en interaction engagé dans une tâche sociale (analyse inter-sujets). Ce type d'analyse renvoie au problème de l'estimation de la connectivité fonctionnelle (ou effective) entre différents sites neuronaux, qui n'est pas nécessairement basée sur l'existence de liens physiques directs entre ces sites. Le développement et l'utilisation de méthodes de connectivité cérébrale est un sujet de recherche très actif et en pleine expansion (Friston, 2011). Cependant, la plupart des méthodes existantes se basent sur l'hypothèse que les séries temporelles qui représentent l'activité cérébrale sont générées par le même système, c'est-à-dire par un même et unique cerveau. Par conséquent, il est nécessaire d'élaborer une nouvelle approche

méthodologique qui prenne en considération le fait que les données sont issues de différents cerveaux (Chatel-Goldman et al., 2013a; Babiloni et al., 2006; Babiloni and Astolfi, 2012).

Le choix d'un estimateur correct dépend des propriétés intrinsèques des données hyperscanning (sens physiologique, stationnarité, définition spatiale et temporelle), du domaine d'intérêt pour l'analyse (temporel ou spectral), de la classe de mesure (locale ou globale) et du type de relation que l'on veut décrire (symétrique ou causale, linéaire ou non). Les propriétés des signaux sont grandement fonctions de la modalité d'imagerie et du type d'activité exploré (endogène ou exogène). Le domaine d'intérêt impose le type d'information qui est utilisé pour la mesure de connectivité, à savoir une information sur l'amplitude des signaux pour le domaine temporel, et une information sur la phase ou la fréquence des signaux dans le domaine spectral. La classe de la mesure locale ou globale est fonction du niveau d'analyse et du nombre de signaux considérés. Les méthodes locales sont univariées ; elles établissent des liens uniquement entre des paires de signaux et nécessitent que l'activité locale soit bien identifiée. Les méthodes globales sont multivariées ; elles peuvent prendre en compte un nombre arbitraire de signaux spatialement distribués, mais en contrepartie elles ne fournissent pas d'information locale sur la connectivité. Les relations symétriques sont décrites par des mesures de connectivité fonctionnelle qui quantifient la dépendance statistique entre les signaux. A l'inverse les relations asymétriques sont décrites par des mesures de connectivité effective qui s'appuient sur une modélisation de la dynamique du couplage.

Nous introduisons maintenant les principales mesures de connectivité utilisées pour quantifier le couplage chez le sujet seul ou en hyperscanning[1] (Table 3.1). Plusieurs d'entre elles sont détaillées davantage car elles seront exploitées dans la suite de ce manuscrit (en section 3.5 et chapitre 4).

Mesure de connectivité	Domaine (temporel / spectral)	Classe (uni / multivarié)	Type de relation (symétrie et linéarité)	Principe / Information utilisée	Références
Intercorrélation	Temporel	Univarié	Symétrique Linéaire	Amplitude	(King-Casas et al., 2005; Hasson et al., 2004; Holper et al., 2013; Jääskeläinen et al., 2008; Kawasaki et al., 2013; Saito et al., 2010; Tanabe et al., 2012)
Canonical Correlation Analysis (CCA)	Temporel	Multivarié	Symétrique Linéaire	Amplitude	(Kuhlen et al., 2012)
Cohérence	Spectral	Univarié	Symétrique Linéaire	Amplitude + phase	(Cui et al., 2012; Dommer et al., 2012; Jiang et al., 2012)
Phase-Locking Value (PLV)	Spectral	Univarié	Symétrique Non-linéaire	Phase	(Dumas et al., 2010; Sänger et al., 2012; Lindenberger et al., 2009; Yun et al., 2012)
Integrative Coupling Index (ICI)	Spectral	Univarié	Asymétrique Non-linéaire	Phase	(Müller et al., 2013; Sänger et al., 2013; Müller and Lindenberger, 2011)
Granger Causality (GC)	Temporel	Multivarié	Asymétrique Linéaire	Amplitude	(Schippers et al., 2010; Holper et al., 2012; Müller and Lindenberger, 2011)
Partial Directed Coherence (PDC)	Spectral	Multivarié	Asymétrique Linéaire	Amplitude	(Babiloni et al., 2007, 2006; Astolfi et al., 2010; Fallani et al., 2010)

[1] Il est virtuellement impossible d'inclure toutes les mesures de synchronie existantes, en raison du développement permanent de nouvelles mesures et du fait de leur nombre déjà très important, qui dépasse allégrement la centaine (Dauwels et al., 2010). Au-delà des approches présentées ici, on peut citer également les mesures de Mutual Information, Relative Entropy (divergence de Kullback-Leibler), etc.

Mesure de connectivité	Domaine (temporel / spectral)	Classe (uni / multivarié)	Type de relation (symétrie et linéarité)	Principe / Information utilisée	Références
Modèles de couplage divers *	Temporel	Univarié	Asymétrique (dépend)	(dépend)	(Stephens et al., 2010; Helm et al., 2012; Ferrer and Helm, 2013)
Stochastic Event Synchrony (SES) / Frequency Flows Analysis (FFA)	Temps-Fréquence	Univarié / multivarié	Non-linéaire Symétrique	Amplitude + phase	-
Bispectrum (BIS) / Bicoherence (BIC)	Inter-fréquence	Univarié	Non-linéaire Asymétrique	Amplitude + phase / phase seulement	-

Table 3.1 Principales mesures de connectivité applicables à l'analyse de données hyperscanning
Les références apportées dans la dernière colonne correspondent à des analyses du couplage à un niveau interpersonnel. * Ces méthodes sont introduites en section 4.2.2.2.

3.3.2.1 Intercorrélation

La fonction d'intercorrélation est sans doute la mesure d'interdépendance la plus connue entre deux signaux $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$ (Nunez and Srinivasan, 2006). L'intercorrélation quantifie la dépendance linéaire entre $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$. Elle est symétrique et repose entièrement sur l'information d'amplitude des signaux :

$$R_{xy}(\tau) = \frac{E[\boldsymbol{x}(t)\boldsymbol{y}^*(t-\tau)]}{\sigma_x\,\sigma_y} \simeq \frac{1}{N_T-1}\sum_{t=0}^{N_T-1}\frac{(\boldsymbol{x}(t)-\bar{x})(\boldsymbol{y}(t-\tau)-\bar{y})}{\sigma_x\,\sigma_y}, \qquad (3.3)$$

où l'exposant "*" dénote la transposition d'un vecteur/matrice et la conjugaison complexe, le temps et le retard discret sont notés respectivement $t, \tau = 0..N_T-1$, avec N_T la longueur des signaux, $\bar{x}$ et $\bar{y}$ sont respectivement la moyenne empirique de $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$, et σ_x et σ_y sont respectivement les racines carrées de la variance empirique de $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$. L'équation de droite correspond à l'estimateur non biaisé dans le cas discret. Cette mesure s'exprime donc comme la covariance entre $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$ retardé de τ, normalisée par leur variance propre. Quand $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$ ne sont pas linéairement corrélés, $R_{xy}(\tau)$ vaut zéro ; lorsqu'ils sont identiques ou inversés, $R_{xy}(\tau)$ vaut respectivement 1 ou -1.

3.3.2.2 Canonical Correlation Analysis (CCA)

La CCA est utilisée classiquement pour analyser les relations entre deux jeux de données (Hotelling, 1936). Son principe est de chercher deux jeux de variables transformées pour lesquelles la corrélation est maximale entre les jeux de données et minimale au sein de chaque jeu de données. Soient $\boldsymbol{X} \in \mathbb{R}^{N_X \times N_T}$ et $\boldsymbol{Y} \in \mathbb{R}^{N_Y \times N_T}$, deux jeux de séries temporelles multivariées, la CCA trouve les combinaisons linéaires $\boldsymbol{A}_1 = \boldsymbol{W}_1\boldsymbol{X}$ et $\boldsymbol{A}_2 = \boldsymbol{W}_2\boldsymbol{Y}$ qui maximisent les corrélations paires-à-paires entre $\boldsymbol{X}$ et $\boldsymbol{Y}$. On appelle variables canoniques les séries des matrices $\boldsymbol{A}_1$ et $\boldsymbol{A}_2 \in \mathbb{R}^{D \times N_T}$ avec $D \leq \min(\mathrm{rang}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}))$. $\boldsymbol{W}_1 \in \mathbb{R}^{D \times N_X}$ et $\boldsymbol{W}_2 \in \mathbb{R}^{D \times N_Y}$ sont les coefficients canoniques. On obtient les variables canoniques en résolvant le problème aux valeurs propres généralisées, où les lignes de $\boldsymbol{W}_1$ et $\boldsymbol{W}_2$ sont les vecteurs propres des deux matrices $\boldsymbol{\Sigma}_{XX}^{-1}\,\boldsymbol{\Sigma}_{XY}\,\boldsymbol{\Sigma}_{YY}^{-1}\,\boldsymbol{\Sigma}_{YX}$ et $\boldsymbol{\Sigma}_{YY}^{-1}\,\boldsymbol{\Sigma}_{YX}\,\boldsymbol{\Sigma}_{\boldsymbol{XX}}^{-1}\boldsymbol{\Sigma}_{XY}$, où $\boldsymbol{\Sigma}_{XY}$ est l'intercorrélation de $\boldsymbol{X}$ et $\boldsymbol{Y}$ (avec $\boldsymbol{\Sigma}_{YX} = \boldsymbol{\Sigma}_{X,Y}^{\mathrm{T}}$) et $\boldsymbol{\Sigma}_{XX}$ et $\boldsymbol{\Sigma}_{YY}$ sont les autocorrélations des matrices $\boldsymbol{X}$ et $\boldsymbol{Y}$ respectivement.
LA CCA est une extension de l'intercorrélation au cas multivarié et repose donc entièrement sur des statistiques du second-ordre. La fiabilité de sa décomposition dépend de l'ajustement du modèle aux données et de la bonne estimation des matrices d'auto- et d'intercorrélation (donc de la durée de la fenêtre d'observation). Voir en annexes pour une étude de performance sur données simulées concernant la viabilité d'appliquer la CCA sur des courtes fenêtres glissantes. Il est à noter que de

nombreuses extensions de la CCA existent, e.g., pour des statistiques d'ordre élevé (Gutmann et al., 2014), des données parcimonieuses (Witten and Tibshirani, 2009), ou plus que deux jeux de données (Li and Adali, 2009).

3.3.2.3 Cohérence

La fonction de cohérence quantifie la dépendance linéaire dans le domaine spectral (Nunez and Srinivasan, 2006). Pour calculer la cohérence on définit d'abord l'*interspectre* $\boldsymbol{S}$, qui fournit une mesure des propriétés spectrales propres et conjointes de plusieurs jeux de données. Son estimation repose elle-même sur la transformée de Fourier discrète des signaux considérés. Les transformées de Fourier discrètes de $\boldsymbol{x}_{jt} \in \mathbb{R}^{N_X \times 1}$ et $\boldsymbol{y}_{jt} \in \mathbb{R}^{N_Y \times 1}$ (séries temporelles supposées stationnaires pour chaque fenêtre temporelle $j = 1..N_w$) sont notées respectivement $\boldsymbol{x}_{j\omega} \in \mathbb{C}^{N_X \times 1}$ et $\boldsymbol{y}_{j\omega} \in \mathbb{C}^{N_Y \times 1}$. On les définit comme suit :

$$\boldsymbol{x}_{j\omega} = \sum_{t=0}^{N_T-1} \boldsymbol{x}_{jt}\ e^{\frac{-2\pi j\omega t}{N_T}}, \qquad \boldsymbol{y}_{j\omega} = \sum_{t=0}^{N_T-1} \boldsymbol{y}_{jt}\ e^{\frac{-2\pi j\omega t}{N_T}}, \tag{3.4}$$

avec les fréquences discrètes $\omega = 0..N_T - 1$, et $j = \sqrt{-1}$. Les matrices cospectrales propres (intra : $\boldsymbol{S}_{XX\omega} \in \mathbb{C}^{N_X \times N_X}$, $\boldsymbol{S}_{YY\omega} \in \mathbb{C}^{N_Y \times N_Y}$) et conjointes (inter: $\boldsymbol{S}_{XY\omega} \in \mathbb{C}^{N_X \times N_Y}$, $\boldsymbol{S}_{YX\omega} \in \mathbb{C}^{N_Y \times N_X}$) s'expriment comme la covariance entre les coefficients spectraux $\boldsymbol{x}_{j\omega}$ et $\boldsymbol{y}_{j\omega}$:

$$\boldsymbol{S}_{XX}(\omega) = \frac{1}{N_w}\sum_{j=1}^{N_w} \boldsymbol{x}_{j\omega}\, \boldsymbol{x}_{j\omega}^{*}, \qquad \boldsymbol{S}_{XY}(\omega) = \frac{1}{N_w}\sum_{j=1}^{N_w} \boldsymbol{x}_{j\omega}\, \boldsymbol{y}_{j\omega}^{*}. \tag{3.5}$$

Les matrices $\boldsymbol{S}_{XX}(\omega)$ et $\boldsymbol{S}_{YY}(\omega)$ sont hermitiennes, satisfaisant $\boldsymbol{S} = \boldsymbol{S}^{*}$. C'est pourquoi leurs parties réelles – les matrices *cospectrales* – sont symétriques. En pratique, les inter-spectres peuvent être estimés de façon efficace par la méthode de Welch (Fig. 3.7).

Dans sa forme de base[1], la cohérence $C_{XY}(\omega)$, ou *interspectre normalisé*, est une mesure univariée qui s'exprime en normalisant le module au carré des inter-spectres de deux séries temporelles par la densité spectrale de chacune :

$$C_{XY}(\omega) = \frac{\boldsymbol{s}_{XY}(\omega)}{\sqrt{\boldsymbol{s}_{XX}(\omega)\boldsymbol{s}_{YY}(\omega)}}, \tag{3.6}$$

De façon analogue à la statistique $R_{xy}(\tau)$ dans le domaine temporel, la cohérence $C_{XY}(\omega)$ mesure la fraction de variance d'un signal $\boldsymbol{x}$ à la fréquence ω qui peut être expliquée par une transformation linéaire constante[2] des coefficients de Fourier obtenus pour un signal $\boldsymbol{y}$. S'il existe une relation linéaire entre $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$ à la fréquence ω, alors $C_{xy}(\omega)$ est proche de 1 ; à l'inverse, pour une relation non-linéaire ou en présence de bruit additif, $C_{xy}(\omega)$ est proche de 0.

Du fait qu'elles reposent en grande partie sur l'information d'amplitude, les mesures simples de corrélation et de cohérence sont surtout utilisées lorsque la résolution temporelle est insuffisante (e.g., études en IRMf ou NIRs) et quand la dynamique des signaux est lente ou qu'il n'y a pas d'hypothèse particulière sur leur verrouillage en phase (e.g., réponse électrodermale).

[1] Nous présentons ici la mesure de cohérence linéaire et univariée, ce qui correspond à sa forme la plus connue et utilisée. Il est à noter que Pascual-Marqui (2007) a développé des extensions de la cohérence au cas multivarié et/ou non linéaire, qui peut se calculer à partir de certains ratios de déterminants des matrices inter-spectrales.

[2] Dans le domaine spectral, une transformation linéaire constante implique à la fois une amplitude relative constante et une phase relative constante.

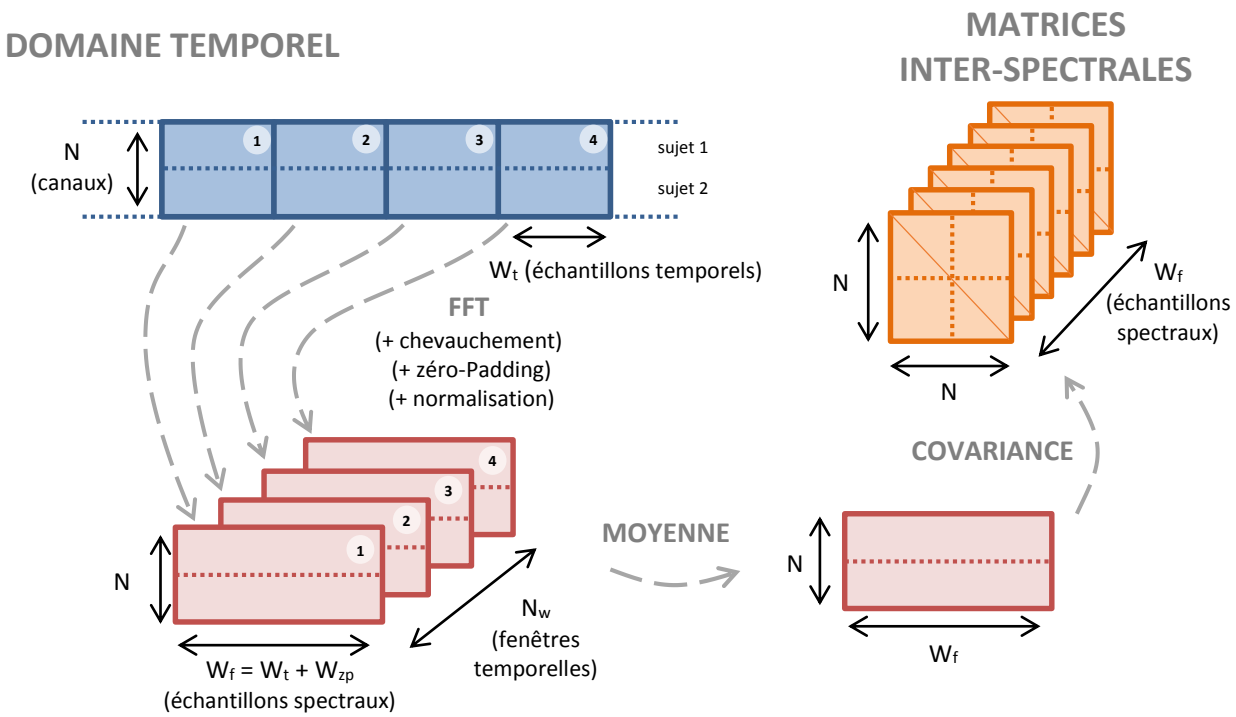


FIGURE 3.7 Estimation des matrices inter-spectrales par périodogramme moyenné
Ce schéma illustre les différentes étapes de calcul depuis le signal collecté dans le domaine temporel jusqu'à l'estimation des matrices inter-spectrales suivant la méthode du périodogramme moyenné. On effectue une analyse spatiale conjointe de l'ensemble des n=1..N canaux EEG (en bleu). Ces observations peuvent être vues comme la réalisation d'un processus aléatoire distribué dans le temps et l'espace, dont on cherche à estimer les propriétés statistiques. Pour cela, sous hypothèse de stationnarité, le périodogramme moyenné fournit un estimateur consistant des propriétés spectrales propres et conjointes de plusieurs séries temporelles. Cette méthode consiste à calculer les W_f coefficients complexes de Fourier pour de multiples fenêtres temporelles (en rouge) et à les moyenner ensuite pour diminuer la variance et le biais dans l'estimation (méthode de Bartlett). Dans cette étape, il est possible d'introduire un chevauchement entre les fenêtres temporelles de façon à réduire encore la variance (méthode de Welch). Il est aussi possible de normaliser les coefficients de Fourier afin de supprimer l'information d'amplitude pour ne garder que l'information de phase (Pascual-Marqui, 2007). Les matrices inter-spectrales (en orange) s'obtiennent finalement en calculant la covariance entre coefficients de Fourier à chaque fréquence. Ces matrices inter-spectrales sont complexes hermitiennes, et portent l'information de variance intrinsèque des coefficients spectraux sur leurs diagonales, et leurs covariances dans les éléments hors-diagonaux.

3.3.2.4 Phase synchrony / Phase Locking Value (PLV) / Phase Synchronization Index

La synchronie de phase mesure l'interdépendance entre les phases instantanées ϕ_x et ϕ_y de deux signaux $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$, indépendamment de leurs variations d'amplitude. Il existe deux méthodes principales pour extraire la phase instantanée. Une première méthode consiste, à partir du signal $\boldsymbol{x}(t)$ à valeurs réelles, à calculer le signal analytique à valeurs complexes

$$\boldsymbol{z_x}(t) = \boldsymbol{x}(t) + j\tilde{\boldsymbol{x}}(t) = A_x(t)\, e^{j\phi_x(t)}, \tag{3.7}$$

où $\tilde{x}$ est la transformée de Hilbert de $\boldsymbol{x}$, et où l'amplitude instantanée $A_x(t) = |\boldsymbol{z_x}(t)|$ et la phase instantanée $\phi_x^H(t) = \arg[\,\boldsymbol{z_x}(t)]$ apparaissent comme deux variables indépendantes. Cette méthode est spécifique à des signaux mono-composantes fréquentielles, ainsi pour des signaux naturels multi-composante ou à large bande elle nécessite absolument un filtrage passe-bande de $\boldsymbol{x}$ au préalable (Chavez et al., 2006). Une seconde méthode consiste à calculer la phase instantanée à partir d'une

représentation temps-fréquence[1] $\boldsymbol{X}(t,f)$ de $\boldsymbol{x}$ en prenant $\phi_x^W(t,f) = \arg[\boldsymbol{X}(t,f)]$. L'indice de synchronie de phase (Phase-Locking Value, PLV) s'obtient comme (Lachaux et al., 1999) :

$$PLV = \left|\langle e^{j(n\phi_x - m\phi_y)}\rangle\right| \in [0,1], \tag{3.8}$$

où n et m sont des entiers (la plupart du temps $n = 1 = m$) et $\langle . \rangle$ indique la moyenne temporelle. La PLV mesure la variabilité de la différence de phase entre les périodes temporelles où cette phase relative est estimée. Si la différence varie peu, PLV est proche de 1 ; PLV est proche de 0 sinon. La mesure de synchronie de phase peut également s'obtenir en utilisant des inter-spectres qui ne portent que l'information de phase, notés $\boldsymbol{S}_{\breve{X}\breve{X}\omega}$, $\boldsymbol{S}_{\breve{Y}\breve{Y}\omega}$, $\boldsymbol{S}_{\breve{X}\breve{Y}\omega}$, $\boldsymbol{S}_{\breve{Y}\breve{X}\omega}$, que l'on peut estimer en enlevant l'information d'amplitude par normalisation[2] préalable des transformées de Fourier discrètes (Pascual-Marqui, 2007). Dans le cas univarié, on obtient une définition de la PLV analogue à celle de la cohérence (3.6) :

$$PLV(\omega) = [\mathrm{Re}(\boldsymbol{s}_{\breve{x}\breve{y}\omega})]^2 + [\mathrm{Im}(\boldsymbol{s}_{\breve{x}\breve{y}\omega})]^2 = \left|\frac{1}{N_w}\sum_{j=1}^{N_w} \breve{\boldsymbol{x}}_{j\omega}\, \breve{\boldsymbol{y}}_{j\omega}^*\right|^2 \in [0,1]. \tag{3.9}$$

Il est à noter que dans le cas Gaussien, la synchronie de phase n'ajoute pas d'information qui ne soit déjà contenue dans l'intercorrélation, car des données jointement gaussiennes sont totalement caractérisées par leur moyenne et leur covariance linéaire (Aydore et al., 2013). La synchronie de phase est sensible aux signaux de faible amplitude, car alors l'estimation de la phase instantanée est corrompue par le bruit (Nunez and Srinivasan, 2006, p.379). D'un point de vue méthodologique, les mesures de synchronie de phase connaissent un certain succès depuis leur introduction en neuroscience par Lachaux et collaborateurs (1999). De nombreuses approches et variations ont été proposées afin d'étendre l'estimation de la synchronie de phase à des signaux multivariés, ou encore pour prendre en compte la non-stationnarité dans les domaines temporels et/ou fréquentiels[3].

3.3.2.5 Integrative Coupling Index (ICI)

Un inconvénient de la mesure de synchronie de phase est qu'elle ne donne pas d'information sur les valeurs prises par la phase relative $\Delta\phi = \phi_x - \phi_y$, mais juste sur ses variations. Or il est judicieux de pouvoir non seulement estimer les périodes de stabilité de $\Delta\phi$, mais aussi de distinguer entre différents motifs de stabilité suivant la valeur de $\Delta\phi$ à ces instants (voir section 3.3.4). Cette constatation a conduit à de multiples raffinements et post-traitements de la PLV. Pascual-Marqui

[1] On peut obtenir $\boldsymbol{X}(t,f)$ par exemple en calculant la transformée en ondelettes continue (TOC) de $\boldsymbol{x}$. La TOC réalise un pavage du plan temps-fréquence par une famille de fonctions, les ondelettes, obtenues en translatant en temps (retard) et en comprimant ou en dilatant en fréquence (facteur d'échelle) une ondelette de référence. En choisissant judicieusement le facteur d'échelle, la phase instantanée peut être calculée dans une gamme de fréquence d'intérêt.

[2] Pour la normalisation des vecteurs complexes de coefficients de Fourier, on réalise la transformation simple (mais hautement non-linéaire) suivante (Pascual-Marqui, 2007):

$$\breve{\boldsymbol{x}}_{j\omega} = \left(\boldsymbol{x}_{j\omega}^*\boldsymbol{x}_{j\omega}\right)^{-1/2}\boldsymbol{x}_{j\omega}\,, \qquad \breve{\boldsymbol{y}}_{j\omega} = \left(\boldsymbol{y}_{j\omega}^*\boldsymbol{y}_{j\omega}\right)^{-1/2}\boldsymbol{y}_{j\omega}.$$

[3] En voici une liste non-exhaustive :
Phase-Locking Value (Mormann et al., 2000; Lachaux et al., 1999) ; *Map Approach* (Rosenblum and Pikovsky, 2001) ; *Instantaneous Period Approach* (Rosenblum et al., 2002) ; *Mutual Prediction Approach* (Rosenblum et al., 2002) ; *General Field Synchronization* (König et al., 2001) ; *méthodes basées sur l'EMD (Empirical Mode Decomposition)* (Looney and Park, 2009; Mutlu and Aviyente, 2011) ; *Frequency Flows Analysis* (Rudrauf et al., 2006) ; *Generalized phase synchrony* (Omidvarnia et al., 2013).

(2007) exprime des mesures de dépendance linéaire (cohérence) et non-linéaire (synchronie de phase) comme une somme des contributions d'une composante instantanée ($\Delta\phi \approx 0°$) et retardée ("lagged", $\Delta\phi \approx 90°$). Müller et collaborateurs (2011, 2013), s'inspirant d'une procédure décrite par (Kitzbichler et al., 2009), divisent la gamme de valeurs prises par la phase relative pour calculer un indice moyen de couplage positif ($PCI: 0 < PLV < +\pi/4$) et absolu ($ACI: -\pi/4 < PLV < +\pi/4$) qu'ils combinent pour former l'Integrative Coupling Index (ICI):

$$ICI = \frac{PCI + ACI}{2ACI}\sqrt{PCI} \in [0,1]. \tag{3.10}$$

L' ICI est une mesure de connectivité effective (i.e., elle est non-symétrique : $ICI_{AB} \neq ICI_{BA}$) et quantifie le degré relatif de synchronie positive : ICI vaut 1 si tous les points sont verrouillés en phase et positifs, et 0 si tous les points sont verrouillés en phase et négatifs.

3.3.2.6 Causalité de Granger (GC)

La causalité de Granger englobe toute une famille de mesures de synchronie dérivées de modèles stochastiques linéaires multivariés (MultiVariate AutoRegressive modeling, MVAR). Elles sont devenues populaires en neuroscience (e.g., Astolfi et al., 2007; Dauwels et al., 2010; Friston, 2011) après avoir été introduites par Wiener (1956) et formalisées par Granger (1969) dans le contexte de l'analyse de processus aléatoires en économétrie. Il s'agit de mesures multivariées qui quantifient donc simultanément le degré d'interdépendance linéaire[1] entre de multiples signaux. Leur principe consiste à représenter chaque série temporelle d'une part à travers un modèle linéaire univarié (AR) qui n'utilise que ses propres échantillons passés, et d'autre part à travers un modèle linéaire multivarié (ARX) qui utilise les valeurs passées de l'ensemble des signaux considérés (Fig. 3.8) :

$$\begin{bmatrix} \boldsymbol{x}_1(t) \\ \vdots \\ \boldsymbol{x}_N(t) \end{bmatrix} = \sum_{k=1}^{p} A_k \begin{bmatrix} \boldsymbol{x}_1(t-k) \\ \vdots \\ \boldsymbol{x}_N(t-k) \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \boldsymbol{e}_1(t) \\ \vdots \\ \boldsymbol{e}_N(t) \end{bmatrix} \tag{3.11}$$

avec

$$\boldsymbol{A}_k = \begin{bmatrix} a_{1,1}(k) & \cdots & a_{1,N}(k) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{N,1}(k) & \cdots & a_{N,N}(k) \end{bmatrix} \tag{3.12}$$

$\boldsymbol{A}_k$ est la matrice des coefficients autorégressifs pour le retard k évaluant l'interaction linéaire de $\boldsymbol{x}_n(t-k)$ sur $\boldsymbol{x}_m(t)$, p est l'ordre du modèle qui donne le nombre maximum de retards à considérer, et $\boldsymbol{e}_n$ sont les résidus (erreurs de prédiction). Si la variance de l'erreur de prédiction $\boldsymbol{e}_m$ du signal $\boldsymbol{x}_m$ est réduite par le savoir préalable des échantillons du signal $\boldsymbol{x}_n$, alors on dit que le signal $\boldsymbol{x}_n$ Granger-cause le signal $\boldsymbol{x}_m$, c'est-à-dire que les termes $a_{n,m}(k)$ sont significativement différents de zéro. Cela peut être vérifié statistiquement par un F-test sur l'hypothèse nulle que $a_{n,m}(k) = 0$, sous hypothèse de stationnarité de la covariance des $\boldsymbol{x}_n$. L'absence de réciprocité ($a_{n,m}(k) \neq a_{m,n}(k)$) permet d'évaluer la direction du flux d'information entre les éléments (Kamiński et al., 2001).

[1] Des extensions non-linéaires de la causalité de Granger ont également été proposées récemment (e.g., Ancona et al., 2004; Chen et al., 2004). A noter également que la mesure de Transfer Entropy issue de la théorie de l'information, bien que bivariée, peut être considérée comme une généralisation de la causalité de Granger pour l'analyse (non paramétrique) de signaux aux propriétés non-linéaires (Vicente et al., 2011).

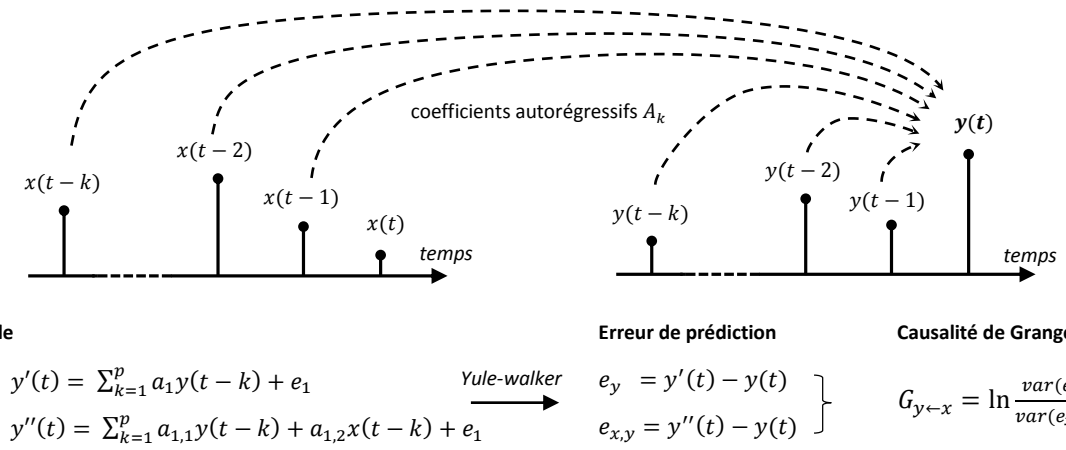


FIGURE 3.8 Illustration du principe de la causalité de Granger
Cet exemple montre la modélisation autorégressive linéaire (AR) de deux séries temporelles $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$. On cherche à prédire la valeur d'un échantillon courant $\boldsymbol{y}(t)$ à partir de deux modèles distincts : un modèle AR univarié qui prend en compte les échantillons passés de $\boldsymbol{y}$ seulement, et un modèle ARX bi-/multivarié qui prend en compte les valeurs passées de tous les signaux (ici à la fois $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{y}$). Suite à cette modélisation, on obtient la mesure de causalité de Granger en comparant les erreurs de prédiction e_y et e_{xy} des modèles AR et ARX. Si l'erreur de prédiction diminue lorsque l'on prend en compte le signal $\boldsymbol{x}$ en plus du signal $\boldsymbol{y}$, c'est qu'il existe alors une certaine connectivité entre les deux signaux. Dans ce cas, on dit que $\boldsymbol{x}$ « Granger-cause » $\boldsymbol{y}$.
Illustration inspirée d'une présentation orale de FDV Fallani.

3.3.2.7 Partial Directed Coherence (PDC)

La Partial Directed Coherence (PDC) est un estimateur particulier de la causalité de Granger dans le domaine fréquentiel introduit par Baccalá et Sameshima (2001). Travailler dans le domaine spectral présente un intérêt certain lorsque l'on applique ces mesures à des signaux neurophysiologiques : cela permet d'injecter des *a priori* et/ou d'interpréter les résultats à la lumière des fréquences en jeu. On peut écrire le modèle ARX (3.11) sous la forme :

$$\boldsymbol{E}(t) = \sum_{k=0}^{p} \widetilde{\boldsymbol{A}}_k \boldsymbol{X}(t-k) \tag{3.13}$$

avec $\boldsymbol{A}_0 = \boldsymbol{I}$. Transformer l'Eq. (3.13) dans le domaine des fréquences discrètes donne :

$$\boldsymbol{E}(\omega) = \widetilde{\boldsymbol{A}}(\omega)\boldsymbol{X}(\omega) \tag{3.14}$$

où $\widetilde{\boldsymbol{A}}(\omega) = \sum_{k=0}^{p} \widetilde{\boldsymbol{A}}_k e^{-j2\pi\Delta t\omega}$ avec Δt l'intervalle temporel entre deux échantillons. Il est alors possible de définir la PDC comme suit :

$$P_{ij}(\omega) = \frac{\tilde{A}_{ij}(\omega)}{\sqrt{\sum_{i=1}^{N} \left|\tilde{A}_{ij}(\omega)\right|^2}} \in \mathbb{C}\,, \tag{3.15}$$

où $\left|P_{ij}(\omega)\right| \in [0,1]$ représente la fraction totale de puissance du signal du signal $\boldsymbol{x}_j(t)$ qui contribue à $\boldsymbol{x}_i(t)$ à la fréquence ω, la normalisation permettant de soustraire les effets communs produits par d'autres signaux $\boldsymbol{x}_n(t)$ sur $\boldsymbol{x}_i(t)$ $(n \neq i)$.

3.3.3 Une structure dans les liens ? Outils issus de la théorie des graphes

Une fois estimé le couplage à partir des données obtenues par neuroimagerie, on obtient un certain nombre de liens statistiquement significatifs entre régions spatiales et/ou temporelles d'intérêt. Cependant, ces motifs de connectivité peuvent être de grande taille et présenter une structure et une dynamique complexe. Par conséquent, en neurosciences, l'interprétation des réseaux fonctionnels et des dépendances spatio-temporelles qu'ils capturent reste un problème ouvert. Ces raisons ont motivé le développement et la validation d'outils mathématiques permettant d'extraire des caractéristiques pertinentes à partir des réseaux estimés. Une approche naturelle pour caractériser les propriétés topologiques des réseaux (inter-)cérébraux estimés consiste à bénéficier du formalisme mathématique et des outils issus de la théorie des graphes[1] (Bullmore and Sporns, 2009; Park and Friston, 2013), Figure 3.10. Avoir accès aux propriétés topologiques est particulièrement important car l'organisation des réseaux peut être reliée à leur fonction, ainsi qu'à leur performance et comportement (Bullmore and Sporns, 2012).

Un graphe fournit une représentation abstraite compacte sur des phénomènes difficiles à visualiser et facilite ainsi l'interprétation et la diffusion des résultats. Plus important encore, les graphes ont la propriété désirable de pouvoir représenter les données quelles que soient leurs résolutions temporelles et spatiales, c'est-à-dire que les mêmes outils mathématiques peuvent être appliqués à différentes échelles spatiales et temporelles (Richiardi et al., 2013). Finalement, la sémantique associée à un graphe, c'est-à-dire le sens de ses nœuds et connections, est flexible et peut se choisir suivant l'application. Cette modularité permet une extension relativement directe au cas de données hyperscanning afin de caractériser l'organisation fonctionnelle des connections inter-cérébrales. On nomme le graphe qui contient les connections fonctionnelles entre individus un « hypergraphe » (voir e.g., Fallani et al., 2010; Astolfi et al., 2010; Dumas et al., 2010; Müller et al., 2013; Sänger et al., 2013). Concrètement, la théorie des graphes donne accès à tout un panel de mesures qui permettent d'évaluer une architecture de connections particulière, et de suivre ses modifications en fonction de facteurs expérimentaux. Ces mesures couvrent de multiples échelles topologiques (Fallani et al., 2013). Comme illustré en Figure 3.9, cette diversité permet d'accéder aux propriétés du réseau fonctionnel depuis un niveau local (mesure de degré et de centralité sur les nœuds) à un niveau intermédiaire (mesures de densité sur les communautés/modules) jusqu'à un niveau global (mesures d'efficacité, propriété de small-world).

Encore très peu de travaux ont réellement exploité les outils et mesures en théorie des graphes sur des données hyperscanning pour éclairer notre compréhension des motifs fonctionnels entre individus. On peut citer De Vico Fallani et al. (2010) qui sont parvenus à discriminer différentes stratégies de coopération / compétition adoptées par les paires de sujets, en se basant uniquement sur les mesures de topologie de leurs hypergraphes (Fig. 2.8). Müller et al. (2013) fournissent l'étude la plus complète à ce jour ayant investigué en détails les propriétés topologiques des hypergraphes pendant l'interaction sociale (voir section 2.2.3). Durant une tâche de coordination musicale, les auteurs ont identifié des « hyper-modules » composés de nœuds issus des deux cerveaux en interaction, et qui pourraient pointer vers des régions cérébrales clés qui implémentent des mécanismes de coordination interpersonnelle. Ces résultats précoces en neurosciences de l'interaction sociale montrent qu'étendre l'utilisation d'outils issus de la théorie des graphes à des données hyperscanning ouvre des perspectives intéressantes pour explorer et caractériser les dynamiques fonctionnelles interpersonnelles.

[1] En particulier, c'est la volonté de formaliser des notions complexes telles que l'intégration et la ségrégation de l'information dans le cerveau qui a conduit à emprunter un certain nombre d'outils et de concepts en théorie des graphes, mais aussi en physique statistique ou encore sociologie (Richiardi et al., 2013).

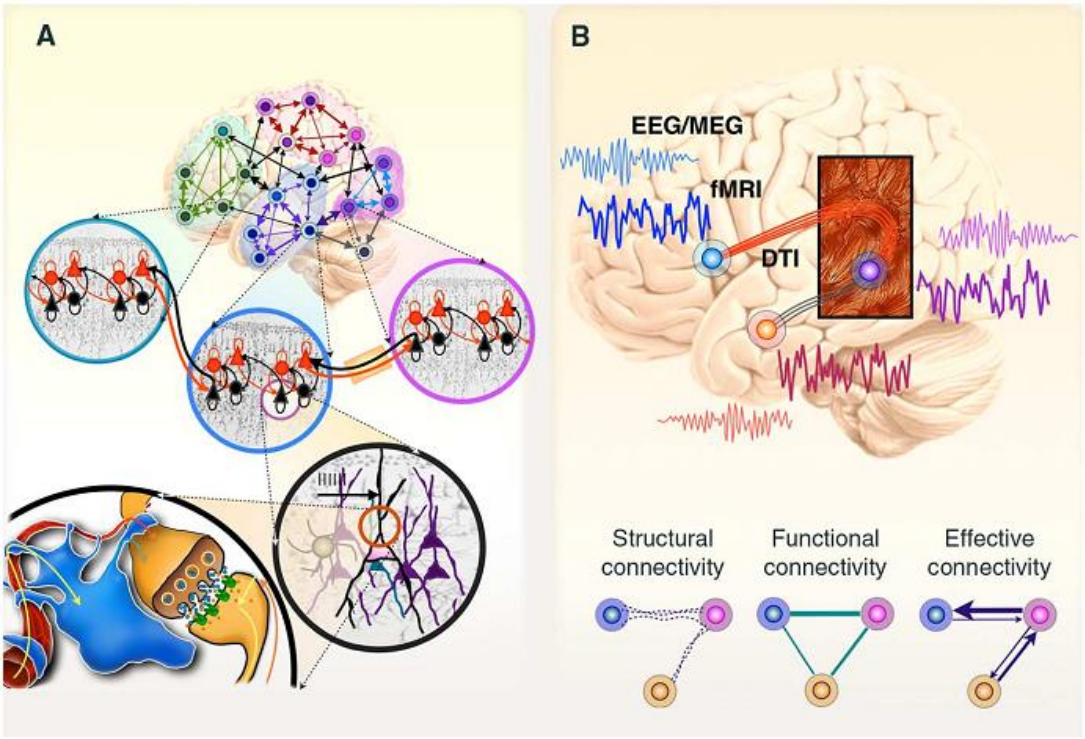


FIGURE 3.10 Illustration des graphes comme outils d'analyse des réseaux cérébraux
(A) Ce schéma illustre l'organisation hiérarchique et multi-échelle des réseaux cérébraux : depuis les neurones jusqu'aux aires macroscopiques. Chaque nœud, défini comme une unité en interaction dans le réseau, est lui-même un réseau composé de plus petits nœuds qui interagissent à un niveau hiérarchique inférieur. **(B)** Les arrêtes du réseau cérébrale sont définies par trois types de connectivité : structurelle, fonctionnelle et effective (voir section 3.3.1). Adapté de Park and Friston (2013).

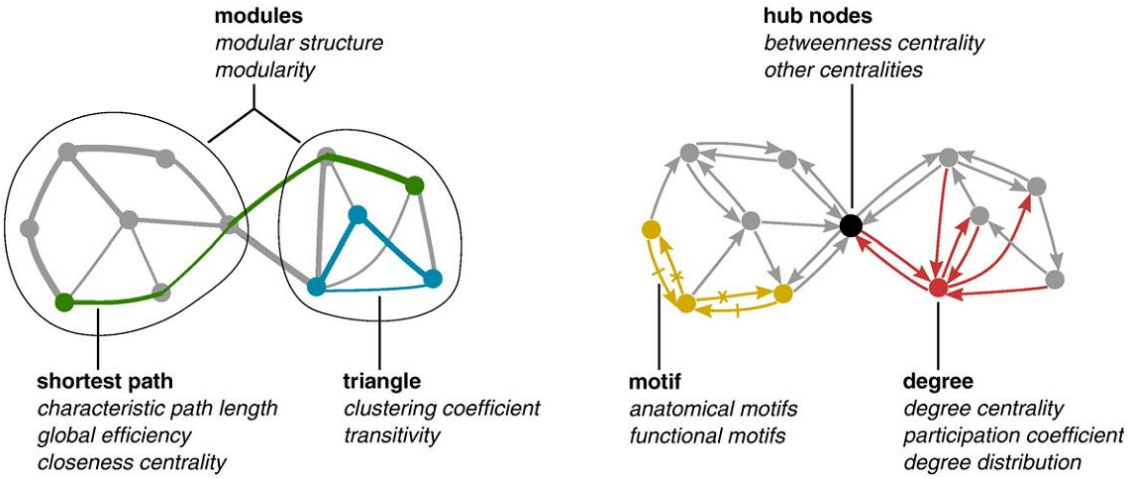


FIGURE 3.9 Principales mesures de la topologie d'un réseau
Les propriétés de connectivité d'un réseau (en gras) peuvent être résumées par différentes mesures topologiques (en italique). Quantifier l'intégration ou la ségrégation de l'information peut être accompli respectivement par des mesures de plus court chemin (en vert) ou de comptage de triangles (en bleu). Les mesures de centralité se basent entre autres sur le degré du nœud (en rouge) et permettent d'identifier des hubs cruciaux dans le réseau (en noir). Finalement, les formes de connectivité locale sont quantifiées par des mesures de motifs (en jaune). Adapté de Rubinov and Sporns (2010).

3.3.4 Limitations

3.3.4.1 Lien non-trivial entre mesures de couplage et mécanismes biophysiques sous-jacents

Les mesures de connectivité expriment des propriétés statistiques et mathématiques sur les séries temporelles obtenues par neuroimagerie. Cependant le lien entre ces mesures et les flux d'information réels dans le cerveau reste encore largement débattu (Stephan et al., 2008). La limitation opérationnelle s'étend à l'ensemble des méthodes d'estimation de la connectivité, dont l'équivalence avec le comportement des systèmes neuronaux sous-jacents doit être considérée avec une grande prudence (Horwitz, 2003; Friston, 2011). Ces considérations sont toujours valables, si ce n'est plus encore, lorsque l'on fait le saut à l'hyperscanning. Comme discuté par Astolfi et al. (2010), une connectivité significative mesurée entre les activités neurophysiologiques de plusieurs sujets ne reflète pas le passage d'une quelconque quantité physique entre les individus, mais seulement certaines propriétés statistiques et mathématiques bien définies.

En tant que quantité mathématique, une mesure de connectivité donnée fait abstraction des mécanismes sous-jacents et peut donc refléter un mélange de nombreux effets. Comment contourner ce problème fondamental pour faire vraiment avancer notre savoir des mécanismes neurobiologiques d'échange, de traitement et d'intégration de l'information au sein et entre les individus ? Une première étape consiste à évaluer précisément toute mesure utilisée en fonction du contexte applicatif propre à chaque étude (modalité de neuroimagerie, tâche, hypothèses, etc.). En d'autres termes, l'idée ici est de « coller à la réalité » au cas par cas. Clarifier les hypothèses liées à l'applicabilité d'une méthode particulière dans un contexte donné permet de définir et d'interpréter plus précisément la quantité mesurée. Cette étape est indispensable pour choisir judicieusement une mesure de connectivité qui s'appuie sur des hypothèses valides et incorpore les aspects voulus des dynamiques cérébrales étudiées.

3.3.4.2 Nature transitoire et complexe du couplage

Le cerveau est un système dynamique complexe, non-linéaire, non-stationnaire et massivement interconnecté (Hilgetag and Hütt, 2013; Rabinovich et al., 2012). Au niveau fonctionnel, l'interaction entre ses constituants crée et détruit en permanence des motifs spatiotemporels multistables, qui peuvent être spontanés, évoqués, rythmiques ou transitoires (Buzsáki and Draguhn, 2004; Kelso, 2012). Ces états fonctionnels transitoires se reflètent par un couplage dynamique entre populations de neurones spatialement distribuées. De façon importante, ce couplage peut prendre des formes complexes et très « volatils » (Friston, 2000a) :

- Nature transitoire du couplage: non-stationnarité en temps et en fréquence

Les évènements transitoires sont importants et abondants dans le cerveau (Buzsáki and Draguhn, 2004). Les techniques d'électrophysiologie permettent d'observer des épisodes très brefs de synchronie neuronale, depuis une échelle locale (par exemple alignement des potentiels d'action) à une échelle plus globale (par exemple activité gamma et micro-états[1]). Par conséquent, les mesures de couplage doivent pouvoir travailler avec des temps d'intégration réduits afin de prendre en compte tout l'éventail des durées possibles du couplage. Pour donner un ordre de grandeur, une résolution

[1] Les micro-états correspondent à des épisodes courts (70 à 150ms) au cours desquels la topographie de l'activité EEG en surface reste quasiment stable (Lehmann et al., 2009; Van de Ville et al., 2010).

temporelle idéale doit pouvoir discriminer différents motifs de connectivité jusqu'à l'échelle de quelques dizaines de millisecondes (période des oscillations gamma). Au niveau spectral, les mesures de synchronie usuelles font l'hypothèse implicite que le couplage est localement stationnaire en fréquence[1]. Ce faisant, de telles procédures peuvent masquer des phénomènes de synchronisation dont la fréquence varie continuement au cours du temps, et empêchent une description précise des motifs de convergence et de divergence qui commencent et terminent les périodes de synchronie (Rudrauf et al., 2006). Par conséquent, il peut être judicieux de développer des méthodes qui estiment le couplage en considérant des signaux non-stationnaires à la fois en temps et en fréquence[2].

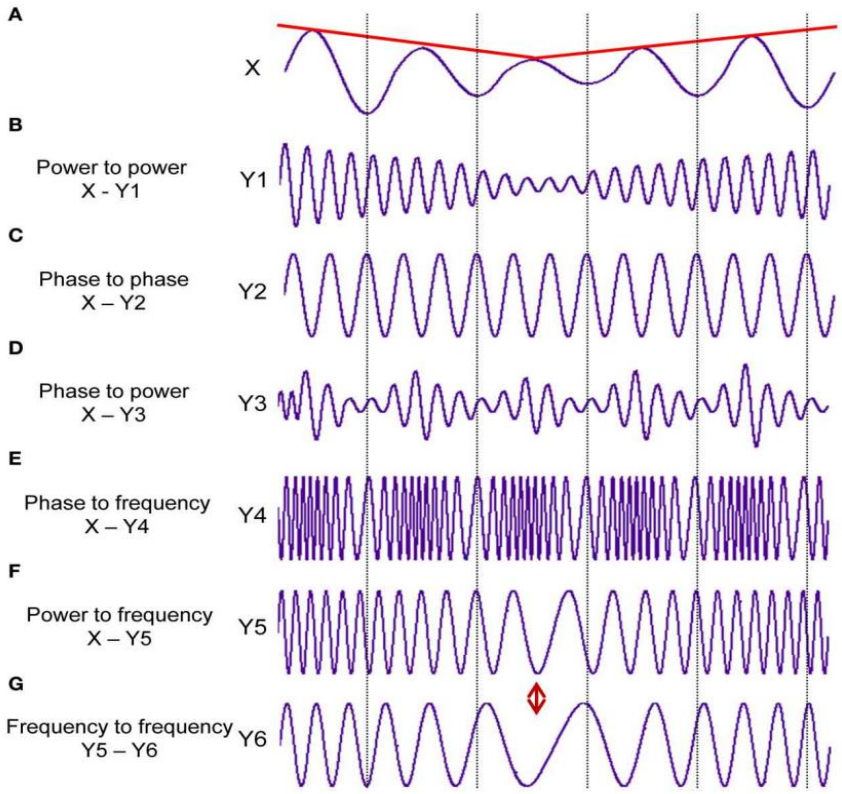


FIGURE 3.11 Différents types de couplage inter-fréquence (« cross-frequency coupling », CFC)
Il est important de noter que tous ces couplages sont non-linéaires. **(A)** Signal X oscillant à une fréquence donnée avec une amplitude qui fluctue en fonction du temps (ligne rouge). **(B)** CFC puissance-puissance : le signal Y1, à une fréquence cinq fois plus haute que X, montre de lentes modulations d'amplitude suivant la puissance du signal X (ligne rouge). **(C)** CFC phase-phase : le signal Y2 est couplé avec un rapport 3:1 au signal X (une période de X correspond à trois périodes de Y2). **(D)** CFC phase-puissance : le signal Y3 affiche des variations rapides d'amplitude car celle-ci est couplée à la phase du signal X. **(E)** CFC phase-fréquence : le signal Y4 montre une modulation de sa fréquence, qui est couplée à la phase du signal X. **(F)** CFC puissance-fréquence : le signal Y5 affiche aussi une modulation de sa fréquence, qui est couplée cette fois aux lentes fluctuations d'amplitude du signal X (ligne rouge). **(G)** CFC fréquence-fréquence : le signal Y6 est couplé aux modulations en fréquence du signal Y5. Les différents types de CFC ne sont pas mutuellement exclusifs (Jensen and Colgin, 2007b). Par exemple, les modulations d'amplitude lentes de X peuvent être couplées non seulement aux variations d'amplitude de Y1 mais aussi aux variations en fréquence de Y5 et Y6, qui sont en même temps couplés dans leurs modulations de fréquence. Adapté de Jirsa and Müller (2013).

[1] Il est par exemple impossible d'estimer l'amplitude et la phase instantanée d'un signal de façon fiable lorsque sa nature spectrale est de type large bande (Chavez et al., 2006). Cela conduit à estimer les mesures de synchronie (de phase) sur des signaux filtrés au sein de bandes spectrales fixes et étroites, ce qui empêche de prendre en compte leurs variations de fréquence au cours du temps.

[2] A notre connaissance, au moins deux mesures répondent à ce cahier des charge : la Stochastic Event Synchrony (Dauwels et al., 2010) et la Frequency Flows Analysis (Rudrauf et al., 2006).

- Nature complexe du couplage: non-linéarité et interactions inter-fréquences

D'après Friston (2000), il existe deux formes de couplage entre populations neuronales, selon que leur interaction ait lieu de façon synchrone (relations linéaires de deux systèmes qui accordent leur activité autour d'une même fréquence) ou asynchrone (relations non-linéaires d'un système qui exerce une influence modulatoire sur tierce interaction). De façon primordiale, ce dernier cas fait apparaître des interactions inter-fréquences, un phénomène observé au sein de multiples espèces animales et régions cérébrales (Jensen and Colgin, 2007a). On peut distinguer plusieurs types d'interaction inter-fréquences (Fig. 3.11), qui sont autant de mécanismes possibles pour intégrer les flux d'information entre de multiples échelles spatio-temporelles (Canolty and Knight, 2010). Comme indiqué par Müller et al. (2013), à un niveau inter-cérébral le couplage entre les fréquences basses et hautes peut jouer un rôle important pour des tâches fines de coordination entre individus et devrait être étudié à l'avenir.

Toutes les métriques vues jusqu'à présent permettent de capturer le flux d'information uniquement pour des formes simples de synchronisation entre signaux dans les mêmes gammes de fréquence. Or, comme illustré en Fig. 3.12, cet aspect multifréquence du couplage peut donner lieu à des mesures faussées si on le quantifie sans prendre en compte ce type de comportement. Le développement de métriques adaptées à l'estimation de couplage multifréquence est un champ nouveau en plein essor (Tort et al., 2010). Des travaux récents indiquent que l'analyse bispectrale[1] constitue une approche adéquate pour quantifier les interactions entre différents rythmes cérébraux (Jirsa and Müller, 2013).

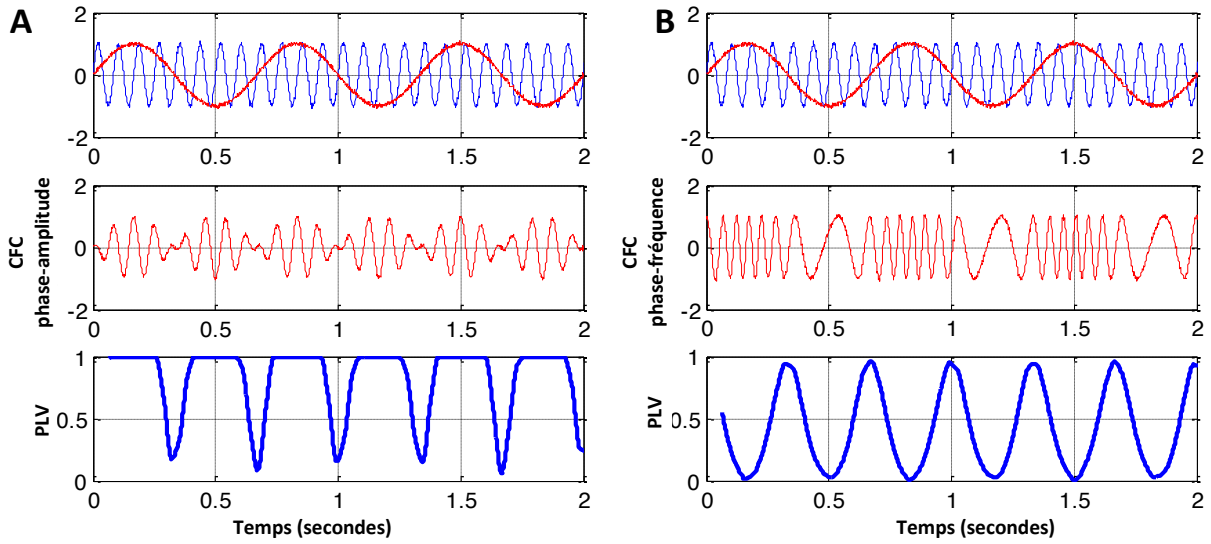


FIGURE 3.12 Exemple simple de mesure inadéquate d'un couplage inter-fréquence (CFC)
(Haut) On simule deux activités oscillatoires à la fréquence 12Hz (X_1, en bleu) et à la fréquence 1,5Hz (X_2, en rouge) avec léger bruit gaussien additif (SNR = 30dB). **(Milieu)** Ces signaux interagissent pour former un signal Y, soit par CFC phase-amplitude (A), i.e., modulation d'amplitude, soit par CFC phase-fréquence (B), i.e., modulation de fréquence (déviation 8Hz). **(Bas)** Le couplage entre X_1 et Y est quantifié en utilisant une mesure de synchronie de phase (PLV). Cette mesure en particulier ne donne pas de bons résultats lorsque les signaux ont une amplitude très faible (A) ou que leur fréquence instantanée diffère (B). Bien que le couplage reste constant sur toute la fenêtre temporelle, l'usage d'une mesure inadéquate fait apparaitre des épisodes de synchronie faussement transitoires, non conformes à la réalité du phénomène sous-jacent.

[1] L'analyse bispectrale (BIS) est une extension de l'estimation spectrale conventionnelle qui repose sur des statistiques d'ordre élevé (Sigl and Chamoun, 1994). La densité spectrale décompose la puissance d'une série temporelle en fonction de la fréquence. Par contraste, la BIS décompose le troisième moment (coefficient de dissymétrie ou « skewness » en anglais) d'une série temporelle en fonction de la fréquence. Cette décomposition permet d'accéder aux relations multiplicatives entre deux rythmes en générant une troisième composante fréquentielle. Il est alors possible de quantifier les non-linéarités qui émergent de couplage inter-fréquence au sein des séries temporelles (bispectre/bicohérence) et entre séries temporelles (inter-bispectre/bicohérence).

3.3.4.3 Obstacles à l'interprétation des synchronisations mesurées en EEG

On introduit ici des facteurs de confusion majeurs qui apparaissent quand on applique certaines mesures de couplage à l'analyse de signaux EEG. Ils sont autant d'obstacles à l'interprétation des synchronies observées. On se concentre en particulier sur la cohérence et la synchronie de phase, qui font partie des mesures les plus utilisées jusqu'à présent en hyperscanning-EEG.

- Effet de la conduction volumique sur la synchronie de phase observée en surface

La superposition et la diffusion importante des activités électriques de différentes sources corticales par conduction volumique affectent en profondeur les motifs de synchronisation observables en surface (Tognoli and Kelso, 2009). Ces effets sont résumés et illustrés en (Fig. 3.13). Premièrement, l'activité de la même source corticale peut être relevée en même temps sur de nombreuses électrodes. Cela entraîne synchronie de phase instantanée entre électrodes proches ($\Delta_\phi = 0°$) et une synchronie en opposition de phase ($\Delta_\phi = 180°$) entre électrodes de part et d'autre de la source (Pascual-Marqui, 2007). Ainsi, une variation dans les traitements locaux (changements dans l'activité de la source) peut expliquer des variations dans la cohérence observée en surface sans qu'il n'y ait de réelle coordination entre différentes sources corticales. Deuxièmement, la sommation des potentiels électriques à la surface du scalp crée des interférences entre les différentes sources, en particulier lorsqu'elles sont rapprochées. Ces effets croisés biaisent l'estimation du couplage en faveur d'une synchronie en phase ($\Delta_\phi = 0°$) même lorsque les sources sont parfaitement indépendantes. Une approche empirique pour séparer le vrai du faux dans les synchronies observées à l'EEG consiste à porter une attention particulière aux valeurs et aux dynamiques que suit la phase relative[1] (Tognoli and Kelso, 2009).

Tous ces problèmes sont préoccupants lorsque l'on mesure des synchronisations entre électrodes au sein d'un même sujet. Ils le sont toujours dans le cas de l'hyperscanning. Bien qu'il n'existe évidemment pas de mélange des sources par conduction volumique d'un sujet à l'autre, les signaux EEG sur lesquels on mesure le couplage entre les sujets sont déjà corrompus par ces effets de diffusion volumique.

- Inconvénients statistiques et computationnels des mesures univariées

Par définition, pour des mesures univariées la synchronie peut seulement être estimée entre des paires de signaux. Ainsi, si l'on souhaite tester toutes les combinaisons de capteurs possibles, cela implique de travailler dans un espace de dimension $d = n(n-1)/2$ paires de signaux (e.g., si $n = 128$ électrodes, $d = 8128$). Cette grande dimensionnalité a deux conséquences. Premièrement, elle est coûteuse d'un point de vue computationnel. Deuxièmement, et c'est le point le plus important, tester un nombre exponentiel de comparaisons paires à paires réduit la puissance statistique disponible pour isoler les synchronies significatives, car ces comparaisons multiples nécessitent d'être contrôlées à la baisse. C'est pourquoi la plupart des auteurs qui ont conduit ce type d'analyse ont eu recours à des procédures de regroupement (clustering) des électrodes pour isoler des régions d'intérêt (e.g., Dumas et al., 2010; Astolfi et al., 2010; Müller et al., 2013). Il s'agit d'autant de procédures arbitraires qui injectent des *a priori* additionnels sur les données. Ces inconvénients sont résolus en cas d'utilisation de mesures multivariées qui englobent l'ensemble des signaux à la fois, au détriment toutefois de l'interprétation spatiale détaillée des mécanismes neurophysiologiques en jeu dans le couplage.

[1] En effet, différentes valeurs de Δφ donnent lieu à différentes interprétations sur les causes neurophysiologiques de la synchronie observée. Les vraies accroches de la phase relative lors d'un régime métastable diffèrent des fausses accroches dues à la conduction volumique : les 1eres commencent après avoir croisé l'axe 0 ou π alors que les secondes sont centrées autour de 0 ou π. De plus, lorsque l'on retrouve des agrégats de Δφ qui sont ni en-phase ni hors-phase, alors il y a de bonnes chances qu'il s'agisse d'un réel couplage (Tognoli and Kelso, 2009).

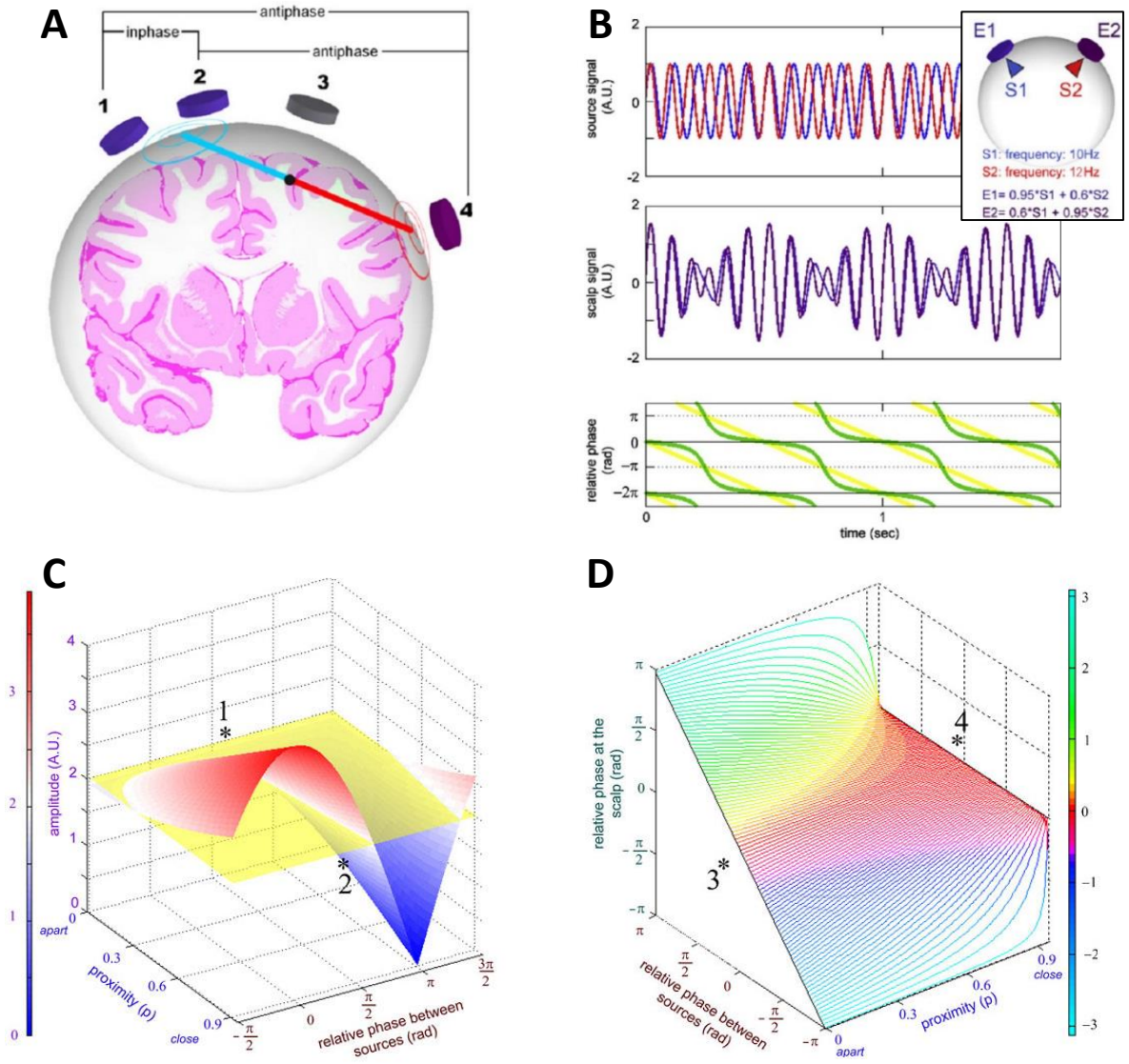


FIGURE 3.13 Obstacles à l'interprétation des synchronisations observées en EEG de surface
(A) Contribution d'une source corticale unique sur la cohérence mesurée entre électrodes de surface. En se propageant par conduction volumique, le champ électrique des sources corticales fait apparaître des couplages parasites à la surface du crâne. Cet effet est illustré ici pour une source tangentielle localisée dans un sillon. Dans ce cas on retrouve une synchronie anti-phase entre les paires d'électrodes 1-4 et 2-4, et une synchronie en-phase pour la paire 1-2. Ainsi, une variation dans les traitements locaux (changements dans l'activité de la source) peut expliquer des variations dans la cohérence observée en surface sans qu'il n'y ait de réelle coordination entre différentes sources corticales. **(B)** Simulation des fluctuations d'amplitude et de phase du mélange de deux sources non couplées. (Haut) Génération de deux sources de même amplitude constante et de fréquence 10Hz (en bleu) et 12Hz (en rouge). (Milieu) le mélange linéaire des sources de fréquence différente tel qu'observable sur les signaux en surface (voir encart) fait apparaitre des battements typiques en modulation d'amplitude. (Bas) Phase relative vraie entre les sources (en jaune) et phase altérée telle qu'observée en surface (en vert). Le mélange des sources cause une distorsion de la phase relative avec de fausses persistances à 0 rad, ce qui favorise les faux-positifs quand on estime les synchronies en phase. **(C-D)** Distorsion de l'amplitude et de la phase en surface révélée par la modélisation de deux sources (fréquence identique 10Hz) dont on fait varier la proximité (fonction de leur emplacement spatial et de leur orientation) et la phase relative. (Gauche) Pour des sources complétement séparées (pas de mélange, p=0), l'amplitude en surface n'est pas affectée par leur phase relative. A l'inverse, des sources proches (p≈1) interfèrent, avec une amplitude en surface plus forte lorsque les signaux sont en phase, et atténuée voire nulle lorsqu'ils sont en opposition de phase. (Droite) De la même façon, la proximité des sources affecte leur phase relative en surface, avec un fort biais vers une synchronie en phase (ligne horizontale à l'extrême droite *versus* diagonale à l'extrême gauche). Adapté de Tognoli and Kelso (2009).

- Effet de la variabilité anatomique entre sujets

Tout comme nos empreintes digitales ou la forme de notre iris, dans leurs détails, les circonvolutions cérébrales sont propres à chacun. Par conséquent, les dipôles électriques équivalents à l'origine des signaux EEG affichent des emplacements et des orientations variables selon les sujets. C'est pourquoi, même en admettant que les phénomènes physiologiques explorés impliquent exactement les mêmes structures cérébrales chez tous les individus, on a peu de chances de retrouver des motifs identiques à la surface de leurs crânes (Fig. 3.5). Cela limite encore les interprétations que l'on peut tirer de résultats obtenus à partir de mesures couplage entre paires d'électrodes correspondantes chez plusieurs sujets.

Pour résumer, l'interprétation des synchronisations mesurées en EEG est fortement limitée par l'existence de facteurs de confusion liés à la superposition et à la diffusion des activités électriques en surface, aux comparaisons multiples de mesures paires à paires univariées, et à la variabilité anatomique entre sujets. Par conséquent, travailler dans l'espace des électrodes n'est approprié ni d'un point de vue statistique ni d'un point de vue physiologique. Une solution pour dépasser ces limitations consiste à projeter les données EEG pour travailler directement dans l'espace des sources, avec idéalement un alignement des sources « correspondantes » entre les sujets. Cette manipulation spectaculaire peut être assurée par des méthodes (conjointe) de séparation aveugle de sources, que l'on aborde maintenant.

3.4 Electroencéphalographie et séparation aveugle de sources (BSS)

Les méthodes de séparation de sources aveugles (BSS, Blind Source Separation) fournissent tout un panel d'outils permettant d'estimer les paramètres d'un mélange de signaux avec un minimum d'*a priori*. En raison de leur haut niveau d'abstraction et de généralisation, ces outils trouvent des applications variées au sein d'un grand nombre de domaines tels que l'audio, le traitement de la parole et des images, les télécommunications, la géophysique, l'ingénierie biomédicale, etc. (Comon and Jutten., 2010, p.15). C'est pourquoi le développement de méthodes de séparation de sources a suivi et connait encore un succès retentissant[1]. Cependant, l'application pratique de ces outils mathématiques requiert une vision claire à la fois des principes théoriques sur lesquels ils s'appuient et de la validité des hypothèses formulées pour un problème donné. Dans cette section, nous formalisons le problème général en séparation de sources, en insistant sur les principes fondamentaux qui permettent sa résolution. On s'intéresse ensuite à l'application pratique de ces méthodes pour estimer des sources d'activité cérébrale à partir de données EEG. Nous terminons en discutant la validité des prérequis pour la BSS dans ce contexte particulier et les limitations qui en découlent.

3.4.1 Principes généraux

3.4.1.1 Formalisation du problème

Le problème de la BSS consiste à retrouver les paramètres d'un mélange de sources cachées (i.e., non observées) uniquement à partir de l'observation des sorties du système (Figure 3.14). Ce problème d'identification « aveugle » peut être résolu si l'on injecte des *a priori* sur le système, sous la forme d'un modèle de mélange et d'hypothèses sur les sources et sur leurs relations[2]. Différents types de mélange peuvent être considérés, typiquement des mélanges linéaires instantanés, des mélanges convolutifs ou encore des mélanges non-linéaires. Dans le présent ouvrage, on se concentre sur des mélanges de type linéaires instantanés, ce qui correspond au modèle par défaut le plus simple et le plus adapté à la séparation de signaux EEG (voir section 3.4.2).

Dans ce scenario, le vecteur d'observations $\boldsymbol{x}(t) \in \mathbb{R}^P$, supposées stationnaires et à moyenne nulle, peut s'exprimer comme :

$$\boldsymbol{x}(t) = \boldsymbol{A}\boldsymbol{s}(t), \tag{3.16}$$

où $\boldsymbol{s}(t) \in \mathbb{R}^N$ est le vecteur de sources inconnues, avec $N \leq P$, et $\boldsymbol{A} \in \mathbb{R}^{P \times N}$ est la matrice de mélange inconnue. L'objectif de la BSS est de retrouver le vecteur des réalisations des sources $\{\boldsymbol{s}(t)\}$ à partir des réalisations correspondantes du vecteur d'observations $\{\boldsymbol{x}(t)\}$. Ce processus implique, explicitement ou implicitement, l'inversion de la matrice $\boldsymbol{A}$, que l'on suppose donc à rang plein (i.e., inversible). Cette condition est généralement respectée dans le cas déterminé ou sur-déterminé, c'est-à-dire lorsque l'on dispose d'autant ou de plus d'observations que de sources ($N \leq P$). La sortie de la

[1] Le problème de la séparation de source a été formulé dans les années 1980, et trouve son origine dans les travaux précurseurs de Bernard Ans, Jeanny Hérault et Christian Jutten dans le cadre de modèles neuronaux du décodage de mouvement chez les vertébrés (Comon and Jutten., 2010, p.1). Aujourd'hui, le nombre de papiers publiés sur le thème de la séparation aveugle de sources est énorme : plus de 30.000 publications scientifiques sur le sujet sont répertoriées par Google Scholar en avril 2014 (mots clés employés : «Blind Source Separation »).

[2] La particularité des méthodes de BSS est que l'on tente de réduire ces hypothèses au minimum possible (voir section suivante).

séparation s'obtient par $\boldsymbol{y}(t) = \boldsymbol{B}^T\boldsymbol{x}(t)$, où $\boldsymbol{B} \in \mathbb{R}^{Q\times P}$ est la matrice de séparation. Une matrice de séparation parfaite est telle que le filtre global $\boldsymbol{G} = \boldsymbol{BA}$ peut s'exprimer comme le produit d'une matrice diagonale non-singulière $\boldsymbol{D}$ et d'une matrice de permutation $\boldsymbol{P}$ telle que $\boldsymbol{G} = \boldsymbol{PD}$. Les éléments diagonaux de la matrice $\boldsymbol{D}$ rendent comptent de l'échelle inconnue des sources estimées, tandis que la matrice de permutation $\boldsymbol{P}$ reflète le fait que les sources estimées peuvent apparaître dans n'importe quel ordre. Ces indéterminations d'échelle et de permutation sont typiquement admises en BSS.

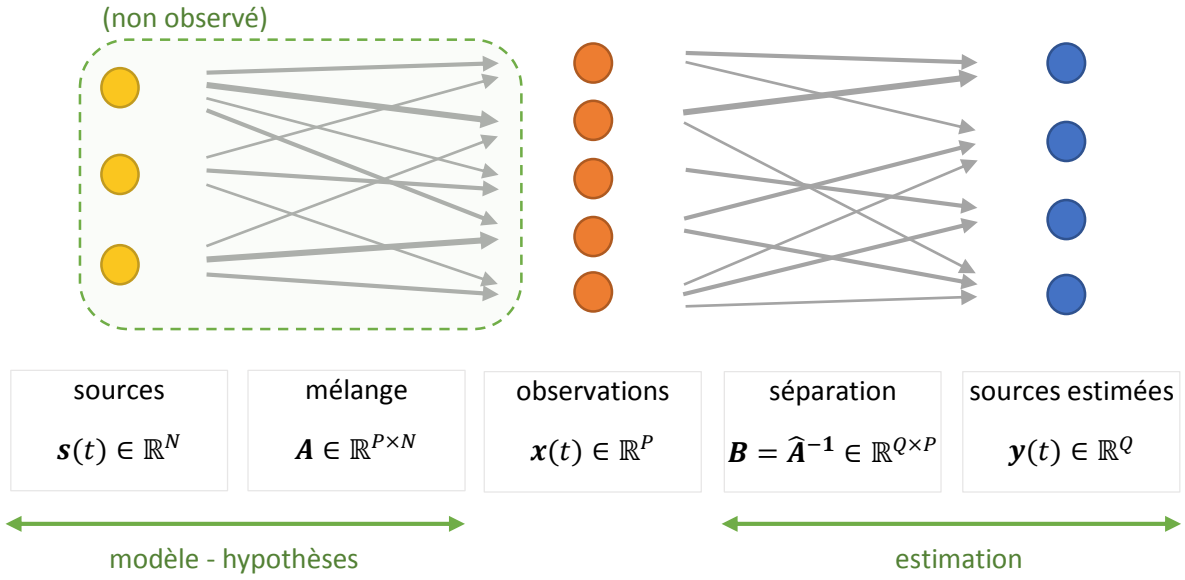


FIGURE 3.14 Illustration de la BSS dans le cas d'un mélange linéaire instantané
Les cercles représentent des signaux supposés stationnaires à moyenne nulle. Les flèches d'épaisseurs variées représentent différents poids de la matrice de mélange $\boldsymbol{A}$ assurant la correspondance depuis les sources (en jaune) vers les signaux observés (en orange), puis de la matrice $\boldsymbol{B}$ qui permet de séparer ces observations pour retrouver les sources estimées (en bleu). Une première étape primordiale pour la séparation consiste à poser des hypothèses réalistes sur la nature du mélange et les propriétés des sources et de leurs relations (e.g., indépendance). Ce sont ces *a priori* qui, une fois incorporés au sein d'un modèle génératif, permettent aux algorithmes de BSS d'estimer un mélange et les sources associées. Cette estimation est réalisable parfaitement à une indétermination d'échelle et de permutation près. Le nombre de sources doit être inférieur ou égal au nombre d'observations pour que le mélange soit inversible ($N \leq P$). Le nombre de sources estimées après séparation est en général identique au nombre d'observations mais peut être inférieur si l'on applique une réduction de données au préalable.

3.4.1.2 Résoudre la BSS : principes fondamentaux

Tout le problème dans la BSS réside dans le fait de savoir quelle information utiliser pour la séparation, i.e., quels *a priori* injecter dans le modèle à propos des propriétés du mélange et des sources. Une approche complétement aveugle de la séparation de sources consisterait à n'apporter aucune connaissance préalable sur le système. Cependant, en l'absence totale d'hypothèses, il est clair que le problème de la BSS est mal posé. Plus précisément, dans le cas de mélanges linéaires instantanés, Darmois (1953) a montré que le problème n'a pas de solution si les sources sont à la fois gaussiennes et i.i.d. (indépendantes et identiquement distribuées, i.e., les sources sont stationnaires et leurs échantillons successifs sont totalement indépendants)[1]. C'est pourquoi la plupart des approches en BSS dites « aveugles[2] » sont en fait basées sur des *a priori* génériques[3] leur permettant d'exploiter une certaine diversité entre les sources (Comon and Jutten., 2010, p.11). De façon générale, il est important d'utiliser toute l'information disponible sur les sources et les observations : ajouter des connaissances préalables est un moyen simple de restreindre le problème afin d'obtenir idéalement une solution unique.

Partant du modèle le plus simple (mais insolvable) de sources gaussiennes i.i.d., selon les *a priori* / l'information exploitée, on peut emprunter au moins deux voies pour assurer la séparation de mélanges instantanés (Cardoso, 2001) :

- Hypothèse de sources i.i.d. temporellement mais non gaussiennes.

Dans ce cas, on utilise des statistiques d'ordre élevé (HOS), i.e., supérieur à deux. Cette classe de méthodes se base sur une indépendance statistique au sens fort des sources. Cela conduit à l'approche initiale de l'analyse en composantes indépendantes (ICA, Independent Component Analysis).

- Hypothèse de sources possiblement gaussiennes mais non i.i.d. temporellement.

On se base ici sur des statistiques du second ordre (SOS), dont l'information est contenue entièrement dans les matrices de variance-covariance. Ici c'est la structure temporelle des sources qui est exploitée. Plus précisément, on peut éliminer le premier « i » de la propriété i.i.d et considérer que les sources sont colorées (i.e., densité spectrale de puissance non uniforme, échantillons successifs non indépendants). On peut également éliminer le « i.d. » de la propriété i.i.d. en considérant que les sources sont non stationnaires. Les deux approches ne sont pas exclusives ce qui permet d'exploiter à la fois la coloration et la non-stationnarité. De façon importante, dans les deux cas il est indispensable qu'il y ait une certaine diversité pour assurer la séparabilité. Pour cela, les sources doivent obligatoirement avoir des spectres ou des variations temporelles différentes, c'est-à-dire afficher des profils qui ne soient pas colinéaires (proportionnels).

En termes d'avantages et d'inconvénients, les méthodes basées sur les SOS sont généralement plus simples que les méthodes d'ICA, car travaillant dans un espace de moins haute dimension. Elles sont

[1] Autrement dit, on a besoin d'exploiter au moins des statistiques du second ordre (SOS, nulles dans le cas i.i.d.) ou bien des statistiques d'ordre supérieur (HOS, ne rajoutent aucune information dans le cas gaussien).

[2] Le terme « aveugle » («B» dans «BSS») n'est pas complétement abusif dans la mesure où l'on introduit des hypothèses minimales sur le mélange et les propriétés des sources, i.e., on cherche à résoudre un problème qui soit le moins contraint et le plus générique possible.

[3] Suivant le type d'*a priori* considérés sur les propriétés des sources, on peut délimiter trois classes principales de méthodes en BSS, basées respectivement sur l'indépendance statistique des sources, leur positivité ou leur parcimonie (Comon and Jutten., 2010, p.642). Dans ce manuscrit on se concentre sur une indépendance statistique linéaire dans le cas d'approches semi-aveugles basées sur les SOS uniquement (i.e., contrainte de sources décorrélées).

également capables de séparer des sources aussi bien gaussiennes que non gaussiennes. D'un point de vue algorithmique, ces méthodes basées sur les SOS peuvent tirer profit d'algorithmes de diagonalisation conjointe, de nos jours rapides et efficaces. En contrepartie, cette classe de méthodes basées sur les SOS nécessite des hypothèses additionnelles concernant l'indépendance linéaire entre les profils de corrélation. Cela en fait des approches dites «semi-aveugles» qui utilisent plus d'informations sur le système et sont donc également moins généralisables que les méthodes d'ICA. Le choix adéquat des propriétés d'indépendance des sources (par exemple, SOS *versus* HOS) dépend des connaissances préalables sur le système. Dans le cas de l'EEG, ce point est discuté en section suivante.

D'un point de vue général, le principe des méthodes de BSS repose sur la *diversité* (spatiale, temporelle, etc.). Il est possible d'enrichir cette diversité en introduisant de nouvelles observations. Tout en préservant le modèle de mélange linéaire, celles-ci peuvent être obtenues à partir des données disponibles en appliquant un mappage linéaire sur les observations. C'est le cas par exemple de la transformée de Fourier ou de la décomposition en ondelettes, et plus généralement de n'importe quelle application $\mathcal{T}$ qui préserve la linéarité. En d'autres mots, si l'on dénote $\tilde{\boldsymbol{u}}(t) = \mathcal{T}[\boldsymbol{u}(t)]$, l'application $\mathcal{T}$ satisfait :

$$\mathcal{T}[\boldsymbol{x}(t)] = \tilde{\boldsymbol{x}}(t) = \mathcal{T}[\boldsymbol{A}\boldsymbol{s}(t)] = \boldsymbol{A}\mathcal{T}[\boldsymbol{s}(t)] = \boldsymbol{A}\tilde{\boldsymbol{s}}(t). \tag{3.17}$$

Appliquer ce type de transformation permet typiquement de transposer le problème au domaine fréquentiel, voire au domaine temps-fréquence si différentes observations dans le temps sont disponibles. Ce dernier cas est particulièrement intéressant dans la mesure où il permet de combiner les hypothèses de coloration et de non-stationnarité des sources[1]. Cela garantie ainsi l'identifiabilité si seulement l'une ou l'autre de ces hypothèses est respectée.

Prenons un exemple concret de séparation de sources dans le cas des SOS. Dans le domaine temporel, pour des signaux discrets à moyenne nulle, les statistiques du second ordre des sources sont complètement décrites par la fonction de covariance que l'on estime comme suit:

$$\widehat{\mathbf{R}}_{\mathrm{s}}(\mathrm{t},\tau) = \frac{1}{T}[\boldsymbol{s}(t+\tau)\boldsymbol{s}^T(t)] \qquad \forall t, \tau \in \mathbb{Z}, \tag{3.18}$$

où τ désigne un retard temporel en nombre d'échantillons. Dans le cas stationnaire, $\mathrm{R}_{\mathrm{s}}(\mathrm{t},\tau)$ ne dépend que de τ et peut s'écrire sous la forme d'une pile de matrices (tenseur) de dimension $N \times N \times K$, où K est le nombre de retards considérés. Ces matrices contiennent les profils d'autocorrélation des sources sur leurs diagonales. Dans le domaine fréquentiel, ces statistiques sont contenues dans les matrices cospectrales qui s'obtiennent par transformée de Fourier discrète (TFD) de la covariance $\widehat{\boldsymbol{C}_{\boldsymbol{s}}}(t,k) = TFD[\widehat{\mathbf{R}}_{\mathrm{s}}(\mathrm{t},\tau)]$ ou encore en prenant la partie réelle du produit des coefficients de Fourier avec leurs conjugués complexes $\widehat{\boldsymbol{C}_{\boldsymbol{s}}}(t,k) = \mathbb{R}\{\, \boldsymbol{S}(t,k)\boldsymbol{S}^*(t,k) \,\}$ (voir Fig. 3.7 pour une illustration d'implémentation pratique). Dans le domaine spectral, le retard τ se traduit par un série de fréquences discrètes k. Les matrices cospectrales contiennent les profils de densité spectrale de puissance de chaque source sur leurs diagonales. Travailler dans le domaine fréquentiel permet d'introduire de nouveau *a priori* sur les données en choisissant par exemple une résolution spectrale et une gamme de fréquences qui exploitent au mieux la diversité spectrale des sources. En considérant les matrices cospectrales, on peut reformuler le modèle de l'éq. (3.16) comme suit (Figure 3.15):

$$\boldsymbol{C}_x(t,k) = \{\boldsymbol{x}(t,k)\boldsymbol{x}^*(t,k)\} = \boldsymbol{A}\{\boldsymbol{s}(t,k)\boldsymbol{s}^*(t,k)\}\boldsymbol{A}^T = \boldsymbol{A}\boldsymbol{C}_s(t,k)\boldsymbol{A}^T. \tag{3.19}$$

[1] Faire l'hypothèse de sources à la fois colorées et non stationnaires présente un intérêt certain en EEG, voir section suivante.

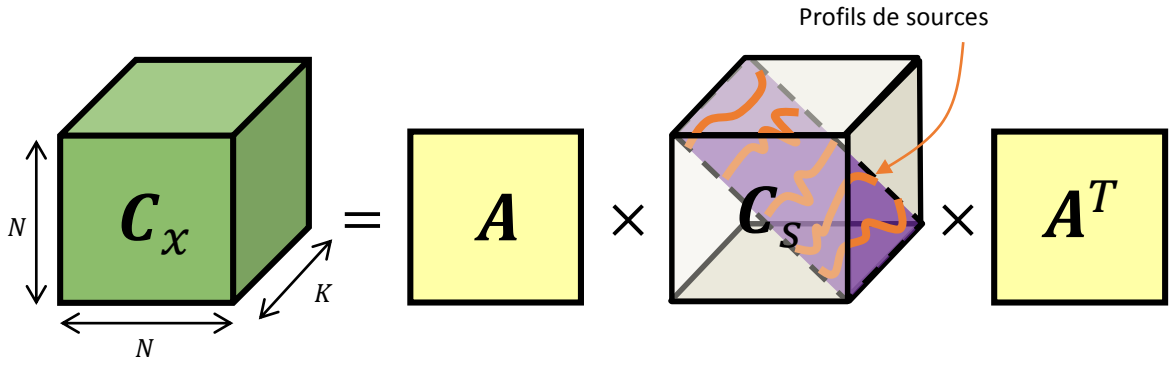


FIGURE 3.15 Illustration de la BSS par diagonalisation de structures de statistiques du second ordre
On illustre ici la séparation de sources basées sur un modèle linéaire instantané à partir des statistiques du second-ordre $\boldsymbol{C}_x$ estimées pour N canaux. Il peut s'agir de matrices de covariance dans le domaine temporel, ou de matrices cospectrales dans le domaine fréquentiel. Pour une observation donnée, on peut ajouter de l'information en estimant ces statistiques pour différents retards ou bandes de fréquence K, représentées ici sur la troisième dimension. Les matrices $\boldsymbol{C}_s$ sont les statistiques des sources (non-observées). On retrouve les profils de chaque source (en orange, autocorrélation ou spectre) sur la diagonale (en violet), et les coefficients de dépendance linéaire entre les sources sur les éléments hors-diagonaux (en gris). Choisir un modèle où les sources sont linéairement indépendantes revient à imposer une structure diagonale sur $\boldsymbol{C}_s$. Dans ce cas, les méthodes de BSS cherchent une solution $\boldsymbol{B} = \widehat{\boldsymbol{A}}^{-1}$ qui minimise ces éléments hors diagonaux du produit $\boldsymbol{B}^T\boldsymbol{C}_x\boldsymbol{B}$. Pour cela on peut appliquer des procédures d'optimisation par diagonalisation conjointe. De façon importante, la séparation n'est possible que si les profils des sources sont différents.

3.4.1.3 Cadre intégratif des procédures d'optimisation par diagonalisation conjointe

Dans cette partie, nous verrons que le même cadre d'optimisation par diagonalisation conjointe permet de considérer de nombreuses approches en BSS. En particulier, cette vision éclaire l'extension vers des modèles de sources où l'on considère conjointement plusieurs jeux de données (section 3.5).

Les outils en séparation de sources s'inscrivent dans le cadre plus général des méthodes d'estimation et d'optimisation, qui reposent sur trois ingrédients principaux : un modèle paramétrique, un critère et un algorithme d'optimisation (Comon and Jutten., 2010, p.643). Nous avons vu que la première étape pour développer une méthode de BSS consiste à définir un modèle génératif qui décrit les propriétés *a priori* du système (e.g., mélange linéaire instantané). Ce modèle apporte une représentation simplifiée des sources et restreint les solutions à un espace particulier (e.g., on peut imposer une matrice de mélange qui soit orthogonale ou non). Une fois ce modèle posé, il convient de définir un critère, qui est une mesure de la qualité de la solution (e.g., l'indépendance statistique au sens des SOS ou des HOS). Finalement, l'algorithme d'optimisation fournit un moyen pour optimiser (souvent en minimisant ou en maximisant) le critère au sein de l'espace du modèle. Si l'on considère qu'il ne s'arrête pas sur un extremum local, l'algorithme de BSS converge vers une solution optimale *au sens du critère et de l'espace du modèle choisis*.

De façon intéressante, toutes ces étapes peuvent s'exprimer sous la forme de procédures visant à diagonaliser conjointement les statistiques des observations (Figure 3.15). En effet, rechercher des sources linéairement indépendantes revient à minimiser leurs statistiques conjointes (e.g., intercorrélation) pour ne garder idéalement que leurs statistiques propres (e.g., autocorrélation). En d'autres termes, résoudre le problème revient à choisir une matrice de séparation $\boldsymbol{B}$ telle que les produits $\boldsymbol{B}^T\boldsymbol{C}_k\boldsymbol{B}$ soient diagonaux. Dès lors, les différentes méthodes de BSS peuvent être intégrées

dans un cadre plus général d'optimisation par diagonalisation en fonction des paramètres choisis pour le modèle génératif (Congedo, 2013a), voir Table 3.2. Un premier paramètre important est le nombre M de jeux de données analysés simultanément[1], donnant lieu à l'estimation de M matrices de séparation. Un second paramètre est le nombre K « d'observations » disponibles pour chaque jeu de données[2], affichant idéalement une certaine diversité pour assurer la séparation.

Dans sa forme la plus générale, le problème consiste à trouver M matrices $\boldsymbol{B}_1, \ldots, \boldsymbol{B}_M$ assurant que les transformations $\boldsymbol{\Lambda}_{ij,k} = \boldsymbol{B}_{ij}^T \boldsymbol{C}_{ij,k} \boldsymbol{B}_{ij}$, $\forall\, i,j \in [1..M]$ et $\forall\, k \in [1..K]$, soient aussi (conjointement) diagonales que possible. Sous forme matricielle, ce produit peut s'écrire comme:

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{B}_1^T & & \boldsymbol{0} \\ & \ddots & \\ \boldsymbol{0} & & \boldsymbol{B}_M^T \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \boldsymbol{C}_{11,k} & \cdots & \boldsymbol{C}_{1M,k} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \boldsymbol{C}_{M1,k} & \cdots & \boldsymbol{C}_{MM,k} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \boldsymbol{B}_1 & & \boldsymbol{0} \\ & \ddots & \\ \boldsymbol{0} & & \boldsymbol{B}_M \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \boldsymbol{\Lambda}_{11,k} & \cdots & \boldsymbol{\Lambda}_{1M,k} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \boldsymbol{\Lambda}_{M1,k} & \cdots & \boldsymbol{\Lambda}_{MM,k} \end{pmatrix}. \tag{3.20}$$

En prenant un critère au sens des moindres carrés, le problème d'optimisation revient alors à minimiser la somme des carrés de tous les éléments hors-diagonaux des matrices $\boldsymbol{\Lambda}_{ij,k}$:

$$\min_{\boldsymbol{B}_1,\ldots,\boldsymbol{B}_M} \sum_{i,j=1}^{M} \sum_{k=1}^{K} \left\| \mathrm{off}(\boldsymbol{B}_{ij}^T \boldsymbol{C}_{ij,k} \boldsymbol{B}_{ij}) \right\|_F^2 \quad , \tag{3.21}$$

où $\mathrm{off}(\boldsymbol{X})$ met à zéro les éléments diagonaux de $\boldsymbol{X}$ pour ne considérer que ses valeurs hors-diagonales, et $\|\boldsymbol{X}\|_F$ dénote la norme de Frobenius de $\boldsymbol{X}$.

Pour un seul jeu de données et une seule observation (M=1, K=1), si l'on choisit un modèle où la solution $\boldsymbol{B}$ est contrainte à l'orthogonalité alors le problème est celui de l'analyse en composante principale (PCA). Sa solution est donnée par la décomposition en valeurs singulières (SVD) de $\boldsymbol{C}$ et le minimum atteignable est zéro. Avec une contrainte en plus sur la norme des vecteurs de $\boldsymbol{B}$, cela devient le problème du blanchiment et normalisation (sphering[3]). Les cas où l'on a deux observations (M=1, K=2) ou deux jeux de donnés (M=2, K=1) ont une solution analytique et le minimum atteignable est également zéro. Le cas (M=2, K=1) peut se résoudre en résolvant le problème aux valeurs propres généralisées (GSVD), où les colonnes de $\boldsymbol{B}_1$ et $\boldsymbol{B}_2$ sont les vecteurs propres des deux matrices $\boldsymbol{C}_{11}^{-1}\boldsymbol{C}_{12}\boldsymbol{C}_{22}^{-1}\boldsymbol{C}_{21}$ et $\boldsymbol{C}_{22}^{-1}\boldsymbol{C}_{21}\boldsymbol{C}_{11}^{-1}\boldsymbol{C}_{12}$. Avec une contrainte d'orthogonalité sur les vecteurs de $\boldsymbol{B}_1$ et de $\boldsymbol{B}_2$ le problème correspond à l'analyse du maximum de covariance (MCA), et si l'on ajoute une contrainte sur la norme cela correspond à l'analyse en composantes canoniques (CCA). Le cas (M=1, K=2) se résout par la GSVD d'une combinaison linéaire de $\boldsymbol{C}_1$ et $\boldsymbol{C}_2$, et correspond à différentes méthodes de BSS suivant le choix de ces deux matrices. Dans tous les autres cas, il n'existe pas de solution analytique et l'on aborde le problème en utilisant des algorithmes de diagonalisation conjointe approximée (AJD). Tous ces algorithmes ont un fonctionnement itératif et convergent idéalement vers un bon minimum local (non nul). De nombreux algorithmes d'AJD ont été développés

[1] Dans le cas de l'analyse de signaux biologiques, M peut faire référence à différents sujets ou modalités par exemple.

[2] Il peut s'agir d'observations obtenues sur différentes fenêtres temporelles, conditions expérimentales, encore différents retards temporels ou bandes de fréquences.

[3] Un certain nombre de méthodes de BSS ont recours au sphering comme étape de calcul intermédiaire. L'idée ici est de trouver une matrice de $\boldsymbol{W}$ telle que les signaux $\boldsymbol{y}(t) = \boldsymbol{W}\boldsymbol{x}(t)$ affichent une matrice de covariance identité. Cette opération permet d'utiliser l'information de corrélation instantanée pour se rapprocher de la solution, ce qui facilite la tâche aux algorithmes utilisés par la suite.

pour répondre au cas (M=1,K>2), pour une revue de questions voir par exemple Theis and Inouye (2006).

Le cas le plus général (M>2, K>2) correspond aux méthodes de séparation de sources conjointe (JBSS) qui font l'objet de la section 3.5.

Jeux de données (M) \ Observations (K)	**1**	**2**	**>2**
1	PCA, Sphering	CSP, AMUSE, FOBI, …	BSS : SOBI, JADE, …
2	MCA, CCA	Extended CCA	AJSVD
>2	M-CCA	Extended CCA	JBSS, IVA

Table 3.2 Taxonomie de méthodes variées reposant sur des procédures de diagonalisation
Suivant le nombre d'observations (K) et de jeux de données (M) impliqués, des méthodes de décomposition très diverses peuvent être vues comme des instances particulières d'un problème général d'optimisation par diagonalisation des statistiques observées (3.21). Acronymes utilisés : PCA, Principal Component Analysis ; CSP, Common Spatial Pattern; AMUSE, Algorithm for Multiple Source Extraction; FOBI, Fourth-Order Blind Identification; SOBI, Second-Order Blind Identification; JADE, Joint Diagonalization of Eigenmatrices; MCA, Maximum Covariance Analysis; CCA, Canonical Correlation Analysis; M-CCA, Multiset-CCA; AJSVD, Approximate Joint Singular Value Decomposition (Congedo et al., 2011); JBSS, Joint Blind Source Separation ; IVA, Independent Vector Analysis (Adali et al., 2014). Adapté de Congedo (2013).

3.4.2 Application à l'analyse de signaux EEG

Au cours des sections précédentes, nous avons introduit des principes généraux importants pour le développement et l'utilisation d'outils de séparation de sources. On s'intéresse maintenant à l'application spécifique de ces méthodes à l'analyse de données électroencéphalographiques. En particulier, nous verrons jusqu'à quel point le modèle considéré en BSS est en adéquation avec la réalité du phénomène physique sous-jacent. Par la suite, nous montrons comment ces outils peuvent être appliqués à l'EEG en pratique. Enfin, nous illustrons tous ces points en présentant brièvement une étude de validation sur données acquises simultanément en EEG de surface et ECoG (électrodes intracrâniennes).

3.4.2.1 Prérequis de base pour la séparation de sources en EEG

Appliqués pour la première fois à la séparation de signaux EEG par Makeig et collaborateurs (1996), les méthode de BSS ont depuis prouvé leur efficacité et se sont imposés comme un des outils incontournables pour l'analyse et l'interprétation des signaux EEG (Makeig et al., 2004; Onton et al., 2006). Les algorithmes de BSS décomposent les signaux observés au niveau des électrodes en composantes maximalement indépendantes (au sens des statistiques choisies), ce qui présente plusieurs intérêts majeurs. D'une part, ils permettent ainsi de modéliser directement les signaux qui contribuent de façon distincte à l'information contenue dans les enregistrements, ce qui permet d'éliminer les artefacts mélangés avec les sources d'activité corticale, mais aussi de séparer et d'étudier ces sources elles-mêmes. D'autre part, ces outils retournent la projection relative de chaque source estimée sur les électrodes en surface, et simplifient ainsi grandement le problème consistant à déterminer leur localisation exacte dans le cerveau. En somme, les algorithmes de BSS apportent une solution viable aux limitations propres à l'électroencéphalographie (section 3.2.3): faible résolution spatiale due aux effets de conduction volumique et de mélange des potentiels au niveau de chaque électrode, et faible rapport signal sur bruit dû aux contributions parasites de nombreuses sources non corticales.

Tout cela est réalisé de façon non supervisée et avec un minimum d'*a priori* sur les sources générant les signaux EEG. Cependant, nous avons vu dans les sections précédentes qu'un usage adéquat des méthodes de BSS repose sur une description *a minima* des sources et de leur mélange qui doit être pertinente au regard du système physique sous-jacent. Les prérequis fondamentaux pour la séparation de sources sont-ils atteints en EEG ? Pour cette application particulière, toutes les méthodes de BSS utilisées reposent sur les cinq hypothèses résumées en Table 3.3.

	HYPOTHESE	INTERPRETATION PHYSIQUE	VALIDITE
(1)	**Mélange instantané**	Les délais de propagation sont négligeables.	**OK**
(2)	**Principe de superposition**	Le mélange des sources est linéaire aux électrodes.	**OK**
(3)	**Mélange constant**	La localisation des sources et des électrodes ne varie pas.	**(OK)**
(4)	**Sources ponctuelles et non-corrélées ou indépendantes**	Pas de connexion physique entre deux sites corticaux.	**~**
(5)	**Problème déterminé**	Moins de sources significatives que d'électrodes.	**?!**

Table 3.3 Hypothèses de base des méthodes de BSS appliquées aux signaux EEG

Plusieurs phénomènes physiques et biologiques sont importants à considérer pour apprécier le bienfondé de ces hypothèses. S'agissant de champs électriques que l'on mesure, les délais de propagation sont négligeables entre les sources et les capteurs, ce qui valide la première hypothèse. Il n'y pas d'effet d'induction magnétique dans les tissus transverses à des fréquences inférieures à 1 MHz, donc l'approximation statique des équations de Maxwell (indépendance des champs électriques et magnétiques en régime stationnaire) reste valable dans tout le spectre des activités EEG (Nunez and Srinivasan, 2006, p535-540). De plus, il a été vérifié expérimentalement que pour des oscillations inférieures à 40Hz les effets capacitifs sont également négligeables, ce qui implique qu'un potentiel enregistré en surface est en phase avec son générateur (Nunez and Srinivasan, 2006, p61). Ces phénomènes appuient fortement le principe de superposition (hypothèse 2), selon lequel on peut approximer la relation entre les champs dipolaires des sources corticales et les potentiels observés en surface par un système d'équations linéaires. L'hypothèse de sources spatialement stationnaires (3) à l'échelle macroscopique semble cohérente au regard d'indices indirects obtenus en IRMf et par d'autres modalités de neuroimagerie[1] (Makeig and Onton, 2011). Dans l'hypothèse de sources dont la distribution spatiale varie suivant la tâche ou la stratégie du sujet, les algorithmes de BSS doivent en théorie retourner une composante par activité liée à chaque tâche. L'hypothèse de sources non-corrélées ou indépendantes (4) est appuyée par l'interconnexion massive des neurones au niveau local comparé aux connections entre sites neuronaux éloignés (Bullmore and Sporns, 2012). A l'échelle macroscopique, cela favorise la synchronisation « locale » des activités de populations de neurones au sein de sources fonctionnellement distinctes. Cependant, l'existence de connections à longue distance et de phénomènes de couplage faible qui n'impliquent pas de synchronisation des assemblées neuronales renvoient à l'idée d'une indépendance toute relative des sources corticales (Fig. 3.16). Finalement, on peut difficilement corroborer l'hypothèse d'un problème qui ne soit pas sous-déterminé (5) : la proportion relative de sources et d'électrodes varie en fonction de l'individu, de la tâche et du système d'acquisition. Cependant, en pratique les méthodes d'ICA/BSS retournent au maximum une douzaine de composantes maximalement indépendantes dont la topographie est physiologiquement compatible avec celle d'un dipôle électrique équivalent (Delorme et al., 2012), une limite plausible au vue de la surface de cortex minimale nécessaire à leur génération.

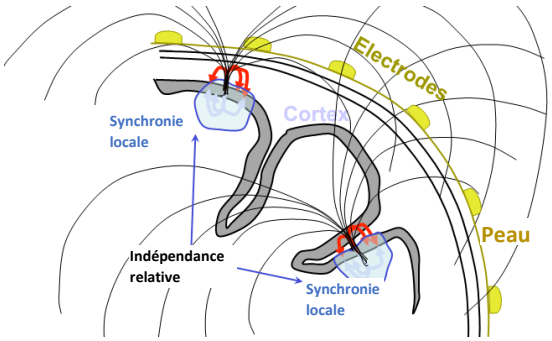


FIGURE 3.16 Une indépendance des sources corticales… toute relative.
Les sources corticales dont l'activité est mesurable en surface correspondent à des phénomènes de synchronisation locale d'assemblées de neurones. Les méthodes d'ICA/BSS font l'hypothèse de sources complètement indépendantes les unes des autres. En réalité, cette indépendance doit être nuancée par le fait que les différentes aires cérébrales communiquent et s'influent à travers des interconnexions massives, même à longue distance. Illustration : A. Delorme.

[1] Cependant des enregistrements de champs de potentiels locaux (LFP, Local Field Potentials) sur l'animal font également état de sources non ponctuelles, en mouvement (Arieli et al., 1995) et qui se propageraient au sein de réseaux de neurones faiblement couplés (Ermentrout and Kleinfeld, 2001), un phénomène observé de façon généralisée dans tout le cerveau lors de crises épileptiques (modélisé par Ursino and La Cara, 2006). Comment modéliser des sources en réseau? Une piste prometteuse porte sur le développement de modèle de sources multidimensionnelles, permettant d'intégrer ces dépendances locales spatialement et temporellement.

Pour résumer, en EEG les prérequis nécessaires à la séparation de sources ne sont atteints qu'en partie. Cependant, en pratique le succès des méthodes de BSS pour décomposer les signaux EEG en processus maximalement indépendants semble indiquer que de façon générale les hypothèses du modèle sont suffisamment en accord avec la nature physiologique des sources corticales et de leur projection confondue en surface (Makeig and Onton, 2011).

En termes d'information sur les sources, où trouve-t-on la diversité nécessaire pour la séparation en EEG ? Les algorithmes de BSS basés sur les SOS ou les algorithmes d'ICA basés sur les HOS ne capturent pas tout à fait les mêmes phénomènes neurophysiologiques (Congedo et al., 2008). Les activités transitoires telles que des pics ou des « bursts » sont caractérisées par des variations brutales de leurs amplitudes et une nature non-gaussienne, par conséquent elles sont naturellement modélisées par les HOS. A l'inverse, une part importante de l'activité EEG est rythmique et présente donc une forte coloration ; de plus, ces activités spontanées ou induites sont souvent associées à des variations d'énergie dans le temps. De telles signatures spectro-temporelles peuvent être modélisées précisément par les SOS. En termes de sources de bruit, les méthodes de BSS et d'ICA sont assez efficaces pour extraire les artefacts musculaires, qui forment des sources indépendantes et facilement identifiables. Cependant, aucune de ces méthodes n'est optimale pour séparer correctement la contribution de sources corticales de certains types de mouvements oculaires extrêmement corrélés. Finalement, en termes de validité neurophysiologique de la séparation, des résultats récents semblent indiquer que les algorithmes qui réduisent le plus l'information mutuelle[1] entre les composantes estimées sont aussi ceux qui estiment le plus de sources dipolaires, i.e., physiologiquement plausibles (Delorme et al., 2012).

3.4.2.2 Application pratique

Voici les principales étapes dans l'application pratique des méthodes de séparation de sources à l'EEG, que l'on résume sur la Fig. 3.17 :

1) Définir les hypothèses sur les sources recherchées pour choisir un algorithme adéquat. Eventuellement régler les paramètres de l'algorithme selon ces hypothèses (par exemple, si on utilise des matrices inter-spectrales, régler la durée utile pour leur estimation, la résolution fréquentielle et la bande de fréquence considérée).
2) Prétraiter les données pour ne sélectionner que les fenêtres temporelles et les bandes de fréquence informatives, au sens de notre modèle, pour la séparation. Eventuellement blanchir les données si l'algorithme le nécessite.
3) Appliquer les algorithmes de BSS pour estimer les matrices de mélange et de séparation.
4) A partir de ce point, de nombreuses possibilités sont envisageables pour l'analyse :
   - séparer les données pour travailler dans l'espace des sources
   - appliquer une solution inverse (e.g., sLoreta) pour localiser les sources
   - rejeter les sources de bruit, pour cela on peut rétroprojeter les données dans l'espace des capteurs après avoir annulé les composantes choisies comme étant des sources de bruit (manuellement ou automatiquement).
   - … tout autre traitement imaginé!

[1] L'information mutuelle entre deux variables est une mesure non linéaire de leur degré de dépendance statistique au sens probabiliste, basé sur les entropies jointes et marginales. Elle est directement minimisée par certains algorithmes d'ICA.

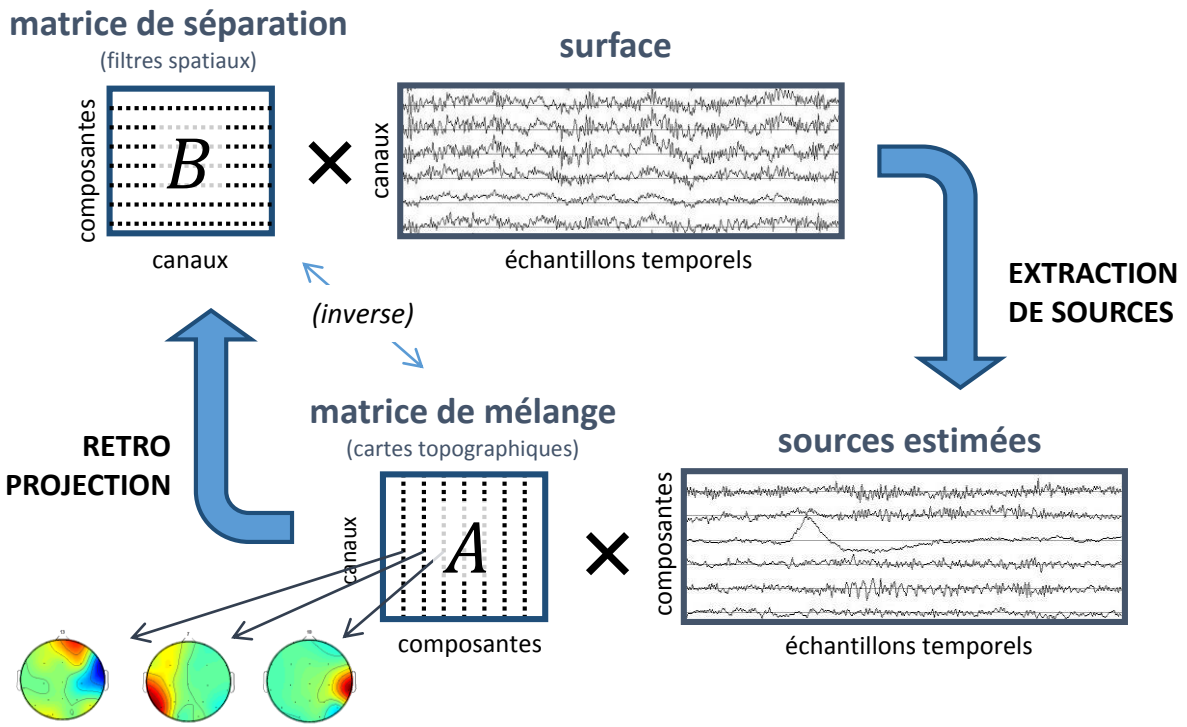


FIGURE 3.17 Illustration de la séparation et de la rétroprojection des sources électrophysiologiques
A partir des observations à la surface du crâne, les algorithmes de BSS estiment une matrice de mélange $\boldsymbol{A}$ dont chaque colonne peut être interprétée comme la projection relative d'une source sur les électrodes (topographie). On obtient les sources par simple multiplication des observations avec la matrice de séparation estimée ($\boldsymbol{B} = \widehat{\boldsymbol{A}}^{-1}$). Cette méthode permet également de passer du domaine des sources à celui des électrodes par projection inverse avec la matrice de mélange. Cette rétroprojection permet notamment d'éliminer des sources d'activité non-corticales pour réduire la contribution du bruit sur les signaux observés.

3.4.2.3 Validation des outils sur données EEG / ECoG

L'inconvénient principal des méthodes de séparation de sources aveugle en EEG tient dans l'impossibilité de vérifier exactement si les sources estimées correspondent bien aux sources corticales. Afin d'évaluer la validité neurophysiologique de la séparation, nous avons bénéficié de données issues d'enregistrements simultanés en EEG de surface et en ECoG (électrodes intracrâniennes) permettant de comparer les sources estimées en EEG à une vérité de terrain. Cette analyse, que nous présentons ici succinctement pour un sujet seulement, est une réplication sur six sujets d'une étude préalable de Loo et al. (2007).

- <u>Matériel et méthodes</u>

Les sujets sont des patients du centre hospitalier universitaire d'Anvers (Belgique) implantés à des fins thérapeutiques. Les données EEG sont acquises suivant le système 10-20 avec 19 électrodes (Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, T3, C3, Cz, C4, T4, T5, P3, Pz, P4, T6, O1, O2). Le cas présenté ici correspond à un patient de 54 ans ayant un acouphène, implanté avec un système Lamitrodes 44 (2 rangées de 4x2 contacts) au niveau du cortex préfrontal dorsolatéral droit (Figure 3.18, gauche). Cette implantation intracrânienne a pour but de retrouver une source corticale dont l'activité endogène est à l'origine de l'acouphène du patient. Les enregistrements EEG et ECoG sont réalisés de façon simultanée avec une

référence commune. Ils durent environ cinq minutes, et sont obtenus chez le sujet au repos, les yeux ouverts.

En termes de prétraitements, les données EEG/ ECoG sont filtrées dans la bande 1-45Hz, sous-échantillonnées à 128Hz, et une réjection manuelle des périodes d'artefact est réalisée, ce qui amène à garder 80 secondes de données propres pour l'analyse. Dans un premier temps, nous calculons les corrélations paire-à-paire de l'ensemble des signaux EEG/ ECoG afin d'évaluer si les signaux observés en surface sont cohérents par rapport à la localisation des pôles intracrâniens. La seconde étape consiste à appliquer une méthode de BSS aux signaux EEG. On cherche ici à retrouver une source corticale affichant une signature temporelle et spectrale particulière, ce qui nous amène à appliquer la séparation sur des SOS. Dans notre cas, il s'agit des matrices cospectrales que l'on estime à partir des observations sur des fenêtres glissantes de durée 4s (résolution spectrale Δf=0.25Hz) en suivant la méthode décrite en Fig. 3.7. Vient ensuite une étape de blanchiment où l'on élimine les voies qui expliquent moins de 0.1% de la variance totale (ce processus réduit la dimension de 19 à 18 composantes). Les matrices cospectrales blanchies sont ensuite décomposées et la matrice de mélange estimée en utilisant un algorithme de diagonalisation conjointe approximée (U-WEDGE) mis au point par Tichavsky et Yeredor (2009). Finalement, nous visualisons la localisation des sources ainsi estimées en utilisant la méthode sLoreta (standardized low resolution brain electromagnetic tomography) qui résout le problème inverse à partir des poids de la matrice de mélange et retourne une distribution spatiale en trois dimensions des générateurs électriques dans le cerveau (Pascual-Marqui, 2002a).

- <u>Résultats</u>

Les mesures de corrélation instantanée sur les données EEG/ECoG (Figure 3.19, gauche) montrent deux phénomènes. D'une part, la corrélation importante entre les électrodes EEG est due typiquement au mélange et à la forte diffusion des champs électriques en surface. D'autre part, la corrélation importante et le motif particulier observé en ECoG s'expliquent par la proximité spatiale des contacts, et suggère l'existence ici d'une source corticale suffisamment importante pour qu'elle soit mesurable sur tous les capteurs ECoG. Appliquer la BSS sur les signaux EEG permet-il de retrouver cette source ?

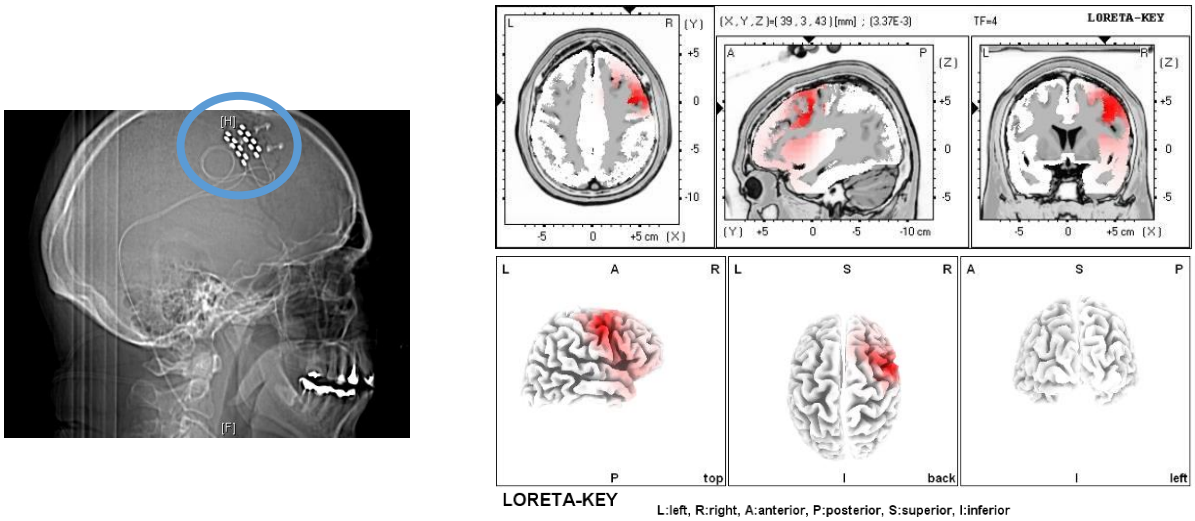


FIGURE 3.18 Implantation des électrodes intracrâniennes et localisation des sources estimées par BSS. **(Gauche)** Vue sagittale obtenue par tomodensitométrie (scanner à rayon X), montrant l'implantation des électrodes intracorticales au niveau du cortex préfrontal dorsolatéral droit (cercle bleu). **(Droite)** Localisation sLoreta de la composante #4 estimée à partir des signaux EEG enregistrés à la surface du crâne. Cette projection montre une source bien localisée spatialement, dont l'emplacement correspond au site d'implantation ECoG.

La matrice de corrélation entre les composantes estimées et les signaux ECoG (Figure 3.19, droite) le montre clairement : la méthode de BSS permet de séparer une source unique qui explique en grande partie les enregistrements intracrâniens (sur toutes les électrodes ECoG : 0.53 < r <0.81). La visualisation des séries temporelles montre une forte correspondance entre les signaux ECoG et la composante en question (Figure 3.20). Ce comportement analogue se retrouve à la fois au niveau du profil temporel et du profil spectral, comme illustré par des périodes simultanées de « burst » et d'inactivité, ainsi que par la présence d'énergie dans la même bande de fréquence (rythme beta dans la gamme 20-30Hz). La projection sLoreta de cette composante affiche un site d'activation dans le cortex préfrontal droit relativement bien localisé (au regard du nombre réduit d'électrodes utilisées) et en accord avec le site d'implantation intracrânien (Figure 3.18, droite).

- Conclusion

Pour résumer, cette courte étude qualitative nous a permis d'illustrer à la fois la démarche d'analyse pour appliquer les méthodes de BSS aux signaux EEG, ainsi que leur validité pour retrouver des sources d'activité corticale physiologiquement plausibles. Clarifier les hypothèses sur les propriétés des sources (coloration et non stationnarité) permet de choisir judicieusement la méthode employée (basée sur les SOS) et ses paramètres. Les résultats indiquent que l'algorithme de BSS a séparé avec succès une source clairement présente dans les enregistrements intracrâniens, à partir uniquement d'un mélange de potentiels mesurés par les électrodes EEG en surface.

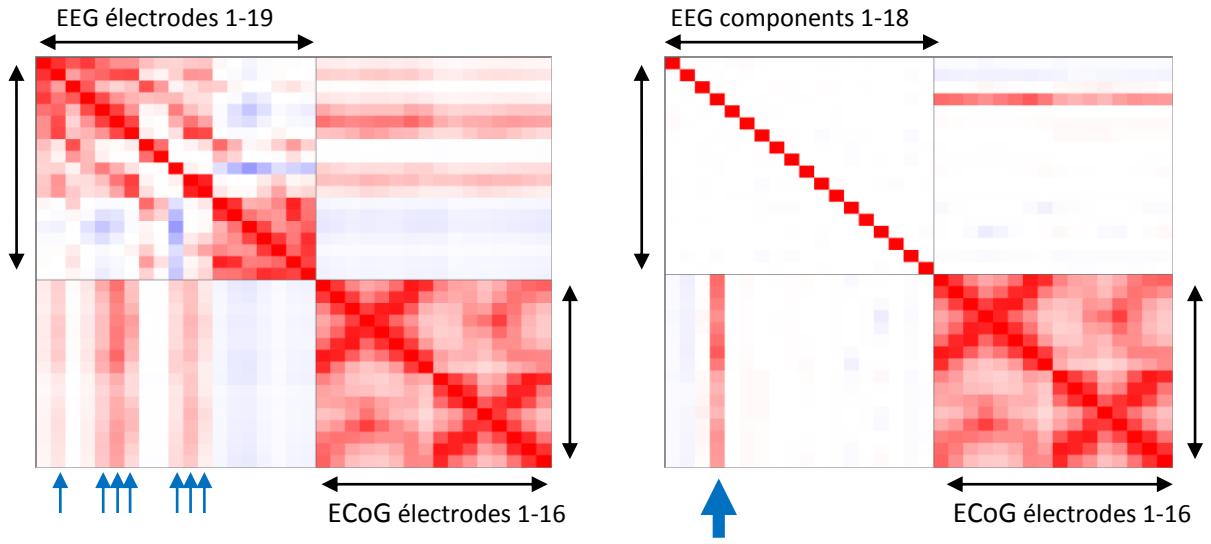


FIGURE 3.19 Matrices de corrélation des signaux EEG/ECoG et des composantes obtenues par BSS
(Gauche) Corrélation entre 19 voies EEG et 16 pôles ECoG. Le motif de corrélation « en croix » des signaux ECoG (en bas à droite) reflète la position relative des électrodes implantées (2 blocs de 4x2 électrodes parallèles). La source corticale mesurée au niveau intracrânien est diffusée en surface sur de nombreuses électrodes, comme le montre une corrélation accrue en particulier avec FP2, Fz, F4, F8, Cz, C4, et T4 (en bas à gauche, flèches bleues) ce qui est cohérent avec l'implantation des pôles au niveau du cortex préfrontal dorsolatéral droit. **(Droite)** Corrélation entre 18 composantes indépendantes et 16 pôles ECoG. La séparation des signaux observés en surface permet d'identifier une composante unique qui explique particulièrement bien l'activité mesurée au niveau intracrânien (0.53 < r <0.81).

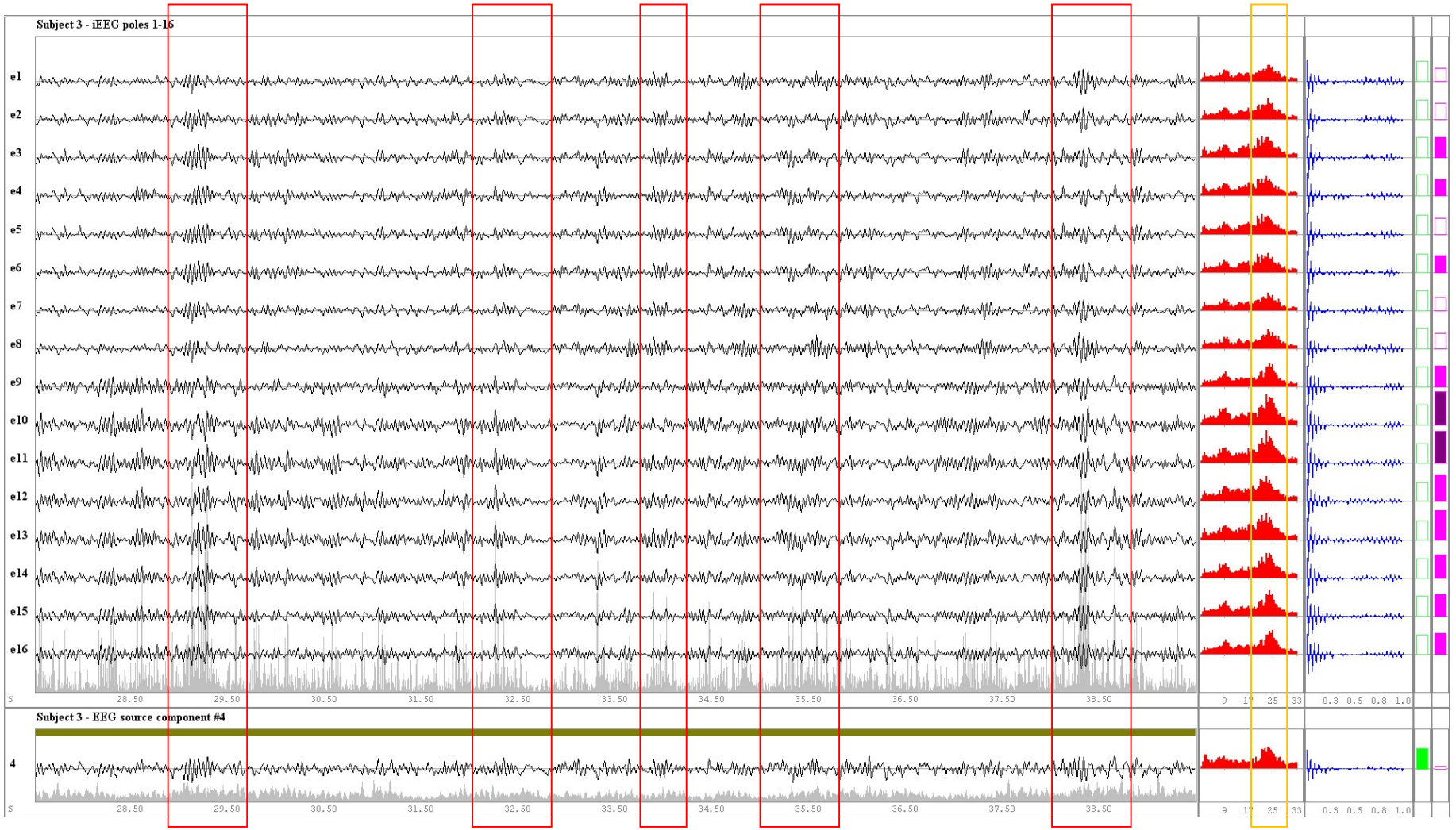


FIGURE 3.20 Evolution temporelle et caractéristiques spectrales des signaux ECoG et de la composante #4
On montre ici un extrait de 12s où les signaux ECoG exhibent des « bursts » d'activité (cadres rouges) dans la bande beta (20-30Hz) dont la contribution est visible au niveau des spectres (en rouge à droite). Il apparait clairement que la composante estimée capture effectivement cette source à la signature spectro-temporelle particulière. Image obtenue à partir du logiciel ICoN (Independent Component Neurofeedback).

3.5 Extension de la BSS à plusieurs jeux de données et application à l'hyperscanning-EEG

3.5.1 Intérêt et principe

Pourquoi étendre les méthodes de BSS existantes, déjà efficaces, à l'analyse de plusieurs jeux de données à la fois ? La raison tient à l'adéquation du modèle au système physique qu'il est censé décrire. Les nombreux résultats empiriques présentés dans le chapitre 2 suggèrent l'émergence de couplages entre les activités cérébrales de plusieurs individus en interaction. Ainsi, étendre la neuroimagerie d'individus isolés à l'hyperscanning s'accompagnerait d'une différence systémique : les signaux propres à chaque sujet (i.e., chaque jeu de données) présentent une certaine *dépendance* avec leurs homologues chez l'autre sujet. Prendre en compte cette hypothèse de dépendance entre les jeux de données donne l'opportunité aux méthodes de BSS d'exploiter une information additionnelle pour mener à bien la séparation. Ces *a priori* additionnels limitent l'espace des solutions possibles, ce qui en retour améliore l'efficacité des algorithmes[1]. En d'autres termes, développer des outils de séparation de sources conjointe (JBSS) permet d'adapter le modèle utilisé en BSS pour prendre en compte le phénomène physique du couplage des activités neuronales entre les cerveaux. Cette extension à de multiples jeux de données offre ainsi un outil d'analyse naturel pour les données hyperscanning.

En plus d'une modélisation plus adéquate du système physique, appliquer la JBSS aux données hyperscanning présente d'autres avantages certains. *Primo*, si un couplage existe, la JBSS permet de résoudre l'ambiguïté sur la permutation en alignant les sources maximalement dépendantes entre les jeux de données. Ainsi, on peut en théorie s'affranchir du problème consistant à calculer les mesures de couplage entre toutes les paires de signaux (voir section 3.3.4) pour se concentrer uniquement sur les composantes assorties, augmentant de fait la puissance des tests statistiques. *Secundo*, comme elles retournent un mélange distinct pour chaque jeu de données, les méthodes de JBSS permettent de faire l'analyse au niveau d'un groupe de sujets sans transformer les signaux propres à chacun vers un espace anatomique commun. Ainsi, on prend en compte à la fois la dépendance entre les sujets et les variations interindividuelles. *Tertio*, quelle que soit son origine, un bruit additif indépendant des sources et indépendant entre les sujets ne se retrouve pas sur les statistiques jointes entre les jeux de données (statistiques « *inter* »). Ainsi, se baser en partie sur l'information *inter* peut améliorer le rapport signal/bruit en limitant sa prise en compte lors de l'estimation des mélanges.

Pour étendre le modèle, il convient d'incorporer dans la fonction d'objectif l'information de dépendance entre les jeux de données. Le problème d'optimisation est alors considéré dans sa forme la plus générale (3.21) : dans le même temps, on cherche à diagonaliser conjointement les statistiques *intra* (i.e., maximiser l'indépendance au sein des jeux de données) ainsi que les statistiques *inter* (i.e., maximiser la dépendance entre les jeux de données). Cela conduit à minimiser le critère donné en (3.21) pour estimer autant de matrices de mélange que de jeux de données. La formalisation du problème, ainsi qu'une présentation plus détaillée de la fonction d'objectif, du critère et des approches d'optimisation possibles sont apportés dans Chatel-Goldman et al. (2013). Cet article est intégré dans la section suivante.

[1] On parle alors de séparation de source *semi-aveugle* (Comon and Jutten., 2010, p.639).

3.5.2 Validation des outils sur données hyperscanning-EEG

En pratique, la JBSS apporte-t-elle vraiment quelque chose à la séparation de sources EEG à partir de plusieurs jeux de données? Il existe deux approches pour le savoir : l'analyse par simulation ou sur des données réelles. Cette dernière est évidemment plus proche des conditions réelles, mais ne permet pas d'obtenir un critère objectif pour quantifier la performance d'un algorithme. Pour contourner ce problème, nous avons mis en place un paradigme expérimental nous permettant d'approcher une certaine vérité de terrain. Pour cela, les sujets sont couplés artificiellement à une même source de stimulation externe, conduisant à un couplage cerveau-cerveau de niveau 1 (voir section 1.2). Contrôler la stimulation rend possible de prédire quelles sources corticales seront synchronisées entre les sujets, quand ce phénomène a lieu et à quelle fréquence. Il est alors possible de comparer l'efficacité de différents algorithmes de BSS classique ou de JBSS. Ces résultats ont été publiés dans des actes de conférences (Chatel-Goldman et al., 2013a) et sont apportés maintenant.

JOINT BSS AS A NATURAL ANALYSIS FRAMEWORK FOR EEG-HYPERSCANNING

Jonas Chatel-Goldman[1], Marco Congedo[1], Ronald Phlypo[2]

[1] Equipe ViBS (Vision and Brain Signal Processing), GIPSA-lab, CNRS, Grenoble University, France
[2] University of Maryland in Baltimore County, Baltimore, Maryland, USA

ABSTRACT

Recent advances in Joint Blind Source Separation (JBSS) extend the BSS framework to the simultaneous source separation of multiple datasets. In this paper we provide a comparative study of four such JBSS algorithms on human dual-electroencephalographic (dual-EEG) data. Appropriateness of second order JBSS is demonstrated for concurrent estimation of correlated sources in a multi-subject synchronous steady-state visually evoked potentials experiment. This approach gives a new starting point for the exploration of brain activities in a hyperscanning framework.

Index Terms— Hyperscanning, joint BSS, SSVEP, dual-EEG, Brain Coupling.

1. INTRODUCTION

Blind Source Separation (BSS) finds major use in many application fields such as biomedical engineering, telecommunications, or audio, acoustics and speech processing [1]. This data-driven approach consists in estimating unobserved sources from a single set of multiple linear mixtures with minimal a priori knowledge. Now what if one seeks for a simultaneous separation of sources from multiple datasets? This question was addressed recently in the signal processing community with applications in speech processing [2] and medical data analysis [3,4,5].

The extension of BSS to multiple data sets –devised "Joint Blind Source Separation" (JBSS)– provides a natural framework for group inferences in medical imaging data collected from multiple subjects, or for data fusion from multiple modalities [6]. In this paper, we highlight its special interest in real-world scenarios where data are recorded from two or more subjects simultaneously, a recent neuro-imaging modality coined as "hyperscanning" [7]. Hyperscanning allows the study of both intra- and inter-subject cerebral processes through the joint analysis of data acquired from all individuals during social interaction. Most EEG-hyperscanning studies have performed analysis at the sensor level, although this may be inappropriate in many respects. From a physiological point of view, due to high individual variability of the cortical folding there is no reason to assume that similar neural activity in different subjects results in the same EEG pattern on the scalp. From a statistical point of view, making inferences from all pair-wise sensor synchronicity measures decreases statistical sensitivity and leads to ad hoc clustering procedures to reduce the data dimension (e.g. [8,9]). In this manuscript, we show that JBSS provides an appropriate framework for analysis of EEG-hyperscanning data *at the source level*. Using hyperscanning, neuroscientists assume that neural activities are (at least in part) dependent across subjects in a given experimental situation. Why not incorporate this additional prior knowledge on source distribution when addressing the BSS problem? This can be done by imposing cross-correlation or higher-order source dependence across datasets. Keeping the assumption of source independence within datasets, JBSS exploits such coupling resulting in performance beyond what is achievable with single-set BSS applied to each dataset individually [10].

In this paper, we evaluate the appropriateness of using JBSS algorithms for the analysis of hyperscanning data. To do so, we acquired EEG data during a two-subject steady-state visually evoked potentials (SSVEP) experiment. SSVEPs are natural responses of the visual cortex in which the neuronal activity becomes phase-locked to external visual stimulations ranging from 3.5 Hz to 90 Hz (for a review, see [11]). Here, subjects were stimulated simultaneously with trains of 10 seconds of flash stimulations at specified frequencies of 8 or 13 Hz. In this experimental set-up, it is of particular interest that SSVEPs were *synchronously elicited in both brains.* Hence visual cortices were implicitly coupled to each other by means of a common external trigger, i.e. their neural activities were assuredly phase-locked at specified frequencies.

Experimentally controlled brain-to-brain coupling during simultaneous visual stimulation gives a relevant framework for EEG data analysis using joint BSS. To some extent it provides us with a benchmark for the comparison of multiple second order (J)BSS algorithms on real-world data. Using prior knowledge of the frequencies of flash stimulations, we compare the performances of different algorithms based on 1) measures of mean squared coherence (MSC) between inter-subject pairs of source estimates, and 2) source frequency fitting to expected SSVEPs spectrum.

This work was partially supported by the Grenoble Institute of Technology (Grenoble-INP), "Bonus Qualité Recherche" 8-2010. Authors thank Alexandre Barachant for his helpful technical assistance in the experiments.

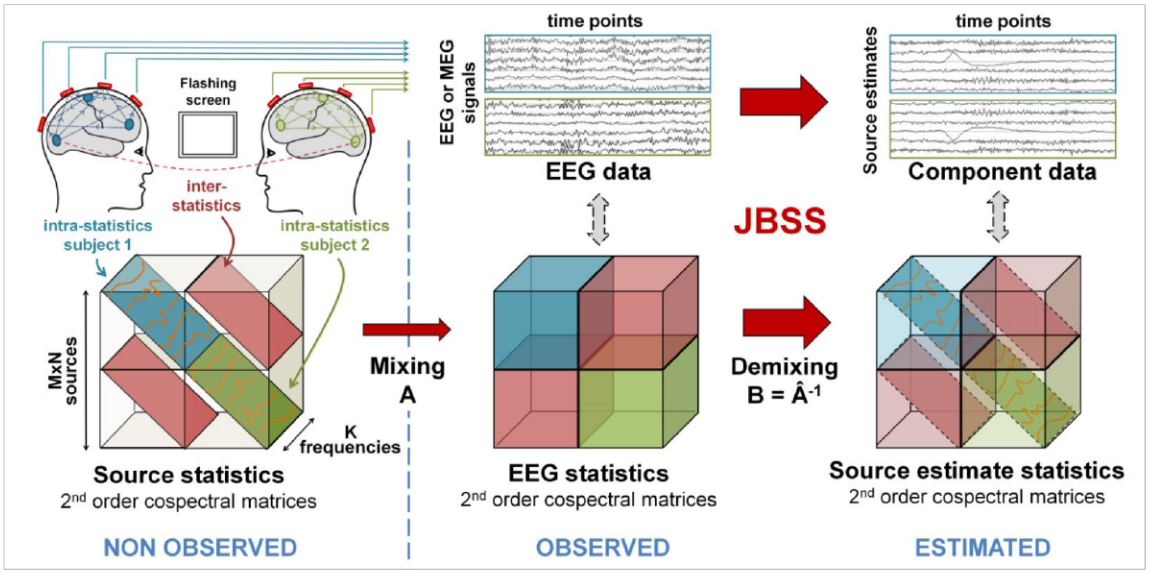


Figure 1. Illustration of JBSS applied to dual-EEG data. When using cospectral information, assumptions on 2nd order source dependence across datasets and 2nd order source independence within datasets enable to estimate the two demixing matrices.

Specifically, we hypothesize that JBSS algorithms should give better results than single-set BSS in the extraction of SSVEP components, benefiting from source cross-correlation between subjects.

2. METHOD

2.1. Joint BSS problem statement

In JBSS two main assumptions are made on source mixture model. First, we keep the typical BSS constraint implying independent sources when they belong to the same dataset. Second, JBSS incorporates additional prior knowledge on source distribution in assuming cross-correlation or higher-order source dependence *across* datasets. An additional assumption is made in imposing source *alignment*, i.e., the order of corresponding sources estimates must be the same for all datasets. This last constraint leads to a one-to-one correspondence of sources between datasets. Although permutation ambiguity is still present when separating sources, in the mixture model permutation is forced to be identical for every dataset. The three aforementioned hypotheses imply a multi-diagonal structure on matrices of source statistics; see Fig. 1 for an illustration. Second order JBSS algorithms deal with this separation problem in jointly *diagonalizing* multiple datasets of source statistics.

We now formulate the JBSS problem. There are M datasets, each formed from linear mixtures of P independent sources, each containing T samples. We assume the following generative model for the data:

$$\boldsymbol{x}_{\mathrm{m,k}}(t) = \boldsymbol{A}_{\mathrm{m}}\boldsymbol{s}_{\mathrm{m,k}}(t) \qquad (1)$$

$$1 \le \mathrm{m} \le \mathrm{M},\ 1 \le \mathrm{t} \le \mathrm{T},\ 1 \le \mathrm{k} \le \mathrm{K},$$
$$\boldsymbol{x}_{\mathrm{m,k}}(t) \in \mathbb{R}^{N},\ \boldsymbol{A}_{\mathrm{m}} \in \mathbb{R}^{N\mathrm{x}P},\ \boldsymbol{s}_{\mathrm{m,k}}(t) \in \mathbb{R}^{P},$$

In the specific case of dual-EEG, $\boldsymbol{x}_{\mathrm{m,k}}(t)$ is a vector of N electrode signals sampled at time t and we have $M=2$ datasets. Index k refers to different observations available for each signal, or different statistics computed from these signal, e.g., cospectral matrices at specified frequencies. $\boldsymbol{s}_{\mathrm{m,k}}(t)$ is a vector holding the tth time sample of P≤N source components. $\boldsymbol{A}_{\mathrm{m}}$ is a time-invariant full column rank mixing matrix applied to the mth set of source components. Notice that the mixing matrix is specific to each dataset, but is the same for each dataset along the K statistics layers. This model is an extension to multiple datasets of the typical joint diagonalization model found in the BSS literature. It reduces to the standard BSS model when only one dataset is available ($M=1$).

Here, as in BSS of single datasets, the sources and the mixing matrix can only be identified up to an arbitrary scaling ambiguity [1]. However with JBSS we impose an alignment of sources across datasets i.e., $\hat{\boldsymbol{s}}_m = \mathbf{P}\,\boldsymbol{\Lambda}_{\mathrm{m}}\boldsymbol{s}_m$, where P is an arbitrary permutation matrix that is common to all datasets and Λ_{m} is a full rank diagonal matrix.

To apply JBSS we estimate K[M(M+1)/2] matrices of statistics. From Eq. (1) these matrices are of the form:

$$\boldsymbol{C}_{\mathrm{ij,k}} = \boldsymbol{A}_{\mathrm{i}}^{T}\boldsymbol{\Lambda}_{\mathrm{ij,k}}\boldsymbol{A}_{\mathrm{j}} \qquad (2)$$

$$1 \le \mathrm{i,j} \le \mathrm{M},\ 1 \le \mathrm{k} \le \mathrm{K}$$

$\boldsymbol{\Lambda}_{\mathrm{ij}}$ matrices are the unknown source statistics and are supposed all diagonal. In order to estimate the M demixing matrices we seek the pseudo-inverse of the mixing matrices forming all $\boldsymbol{B}_{\mathrm{i}}\boldsymbol{C}_{\mathrm{ij,k}}\boldsymbol{B}_{\mathrm{j}}^{T}$ products yielding as much as possible a diagonal form. This implies that the output statistics within datasets (i.e., for i=j) are diagonalized as in the BSS

framework, we denote these "intra-statistics". In addition, the output cross-statistics between datasets (i.e., for i≠j) are also diagonalized, we denote these "inter-statistics".

2.2. Presentation of the algorithms

In this comparative study we ignore higher-order statistics and focus on second-order statistics only, since they adequately capture induced EEG activity [12]. Therefore we chose algorithms that exclusively exploit sample-to-sample dependence (i.e. source coloration) to improve source separation. Here we tested one state-of-the-art single-set BSS algorithm (U-WEDGE) and three JBSS algorithms (JDIAG-SOS, OJoB, NOJoB). To the best of our knowledge, to date there are no other JBSS algorithms exploiting sample-to-sample dependence.

U-WEDGE [13] is a non-orthogonal least-square approximate joint diagonalization (AJD) algorithm with fast implementation based on Gauss iterations. JDIAG-SOS [14] is an orthogonal algorithm that iteratively solves orthogonal Procrustes problems for the AJD of 2nd order statistics, and then performs a gradient search when M is small. OJoB and NOJoB [15] are, respectively, orthogonal and non-orthogonal JBSS algorithms based on power iterations. All the aforementioned JBSS algorithms seek to minimize off-norm cost functions in the least-square sense as described here below (4). However, they differ in the part of the criterion that is minimized, i.e., the type of source statistics used to achieve separation. Indeed, in JBSS the cost function can be divided into two terms [14,15]:

$$\psi(\boldsymbol{B}_m) = \sum_{m=1}^{M} \psi_{intra}(\boldsymbol{B}_m) + \psi_{inter}(\boldsymbol{B}_m)\,, \qquad (4)$$

where

$$\psi_{intra}(\boldsymbol{B}_m) = \sum_{k=1}^{K} \left\| \mathrm{off}\left[\boldsymbol{B}_{\mathrm{m}}\, \boldsymbol{C}_{\mathrm{mm,k}}\, \boldsymbol{B}_{\mathrm{m}}^{T}\right]\right\|_F^2 \qquad (5)$$

and

$$\psi_{inter}(\boldsymbol{B}_m) = \sum_{k=1}^{K} \sum_{i\neq m}^{M} \left\| \mathrm{off}\left[\boldsymbol{B}_{\mathrm{m}}\, \boldsymbol{C}_{\mathrm{mi,k}}\, \boldsymbol{B}_{\mathrm{i}}^{T}\right]\right\|_F^2 . \qquad (6)$$

In the above formulas off(X) sets the diagonal elements of X to zeros and $\| \|_F$ denotes the Frobenius norm. Note that ψ_{intra}(5) is actually a sum of classical joint diagonalization costs for BSS, where one only deals with intra-statistics to achieve separation. When solely ψ_{intra} is considered, extracting sources from multiple datasets simply amounts to performing BSS on each dataset separately. This cost is the one used in U-WEDGE algorithm. By contrast, JDIAG-SOS relies on inter-statistics in the minimization of cost ψ_{inter} only, and then minimizes the whole cost function when M is small [14]. Finally, OJoB and NOJoB algorithms seek simultaneous minimization of ψ_{intra} and ψ_{inter} in considering the whole cost function (4). Overall strategies for JBSS consist in performing an alternating search for each matrix $\boldsymbol{B}_{\mathrm{m}}$ and iterate until convergence.

2.3. Processing workflow

EEG data were acquired at sampling rate 128Hz using separate reference and ground with 16 electrodes for each subject. Amplifiers were connected to the same clock, which guaranteed synchronous recordings. Cospectra were estimated for each SSVEP periods by means of Welch's method with 75% overlapping Hamming windows of 512 points, i.e. frequency resolution of 0.25Hz. Cospectral estimates were then averaged over 30 flashing periods with length 10 seconds at 8 or 13 Hz. Finally (J)BSS was applied on these cospectral matrices selected in range 5-28Hz only.

We next quantify the frequency-specific synchronization between inter-subjects pairs of source estimates using mean squared coherence [16]. MSC measures the linear correlation between two time series at each frequency. At a given frequency, if the phase of one signal is fixed relative to the other then the signals generally have a high coherence. We processed coherence in a pair-wise fashion for all P^2 source combinations between subjects. This last procedure accounts for possible source permutations in the case where algorithms do not manage to align the estimated sources across subjects. Pairs of source estimates were then sorted based on their average MSC value at flashing frequencies and their first harmonics (Coh_{FLASH}). This spectral fitting measure enables to identify coupled SSVEP sources across subjects and to quantify this coupling in terms of squared coherence. Finally we derived a simple discrimination score for SSVEP sources estimation as the ratio of Coh_{FLASH}(1st pair) to Coh_{FLASH}(2nd pair). High discrimination score means that SSVEP sources were selectively extracted within the first source pair, while other pairs do not report about neural activity phase-locked to flashing stimuli.

3. RESULTS

In this section we detail the behavior of tested algorithms for the extraction of SSVEP source estimates in both subjects. Fig. 2 (left) shows the MSC profiles of inter-subjects pairs of sources that best explain the flashing frequencies. All algorithms display a high coherence in these frequencies, suggesting that they were able to capture the SSVEP source of activity. They retrieved high MSC values in both flashing frequencies and their harmonics, a result consistent with literature on SSVEPs [11]. If we confine the analysis to the best matching pairs of source estimates only, the important overlapping of coherence profiles seems to indicate that tested algorithms exhibit close performances. In order to have a complete view of the separation and its quality, one should take a closer look to the other pairs of source estimates as well. As depicted in fig. 2 (right), average MSC in flashing frequencies of the 10 first pairs does not exhibit the same behavior between algorithms. While for JBSS algorithms MSC decrease quickly after the first pair of source estimates, it is not the case for U-WEDGE BSS algorithm for which pairs 2 to 10 show the highest MSC among the algorithms used. This means that SSVEP source

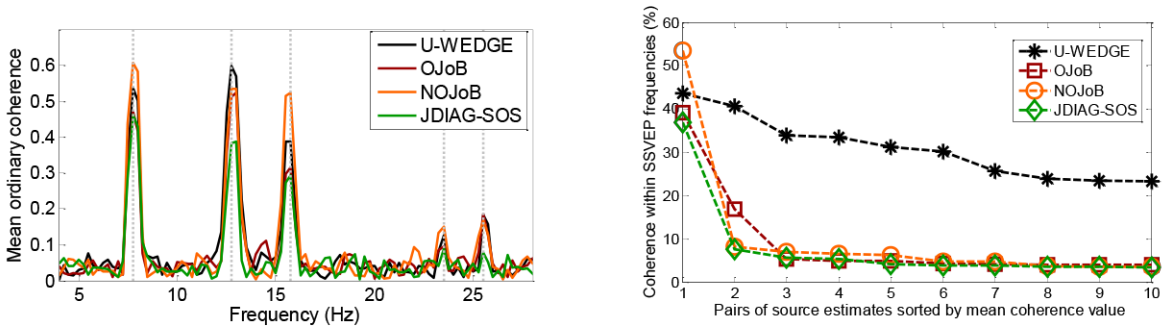


Figure 2. Left: coherence profiles of pairs of source estimates. Best pairs were chosen in terms of highest spectral fitting to SSVEP flashing frequencies. Grey dotted lines correspond to flashing frequencies at 8 and 13 Hz and their corresponding harmonics. Right: MSC concentration in SSVEP flashing frequencies (Coh_{FLASH} / Coh_{TOTAL}) for the 10 first pairs of sources estimates.

was split into numerous components during the extraction. We can summarize this behavior sketching the discrimination score and average MSC for the best pair of source estimates (Fig. 3). Here NOJoB algorithm provides superior performance in average, with the largest coherence for first pair of source estimates and best discrimination of SSVEP flashing frequencies. Interestingly, all JBSS algorithms have their most coherent source pair aligned, i.e. indexes of these source estimates are the same for each subject. On the opposite, U-WEDGE displays a source permutation for its most coherent pair across subjects. Finally, we also tested AJSVD algorithm proposed in [3], which gave very similar results to JDIAG-SOS, probably because both minimize similar criterion with the same orthogonality constraint.

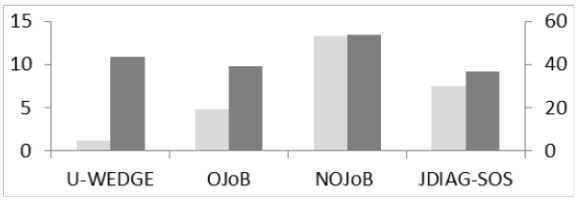


Figure 3. Light gray, left axis: discrimination scores for source extraction. Dark gray, right axis: MSC concentration in SSVEP flashing frequencies for the first pair of source estimates

4. DISCUSSION

In this comparative study we studied the effectiveness of the JBSS approach over a single-set BSS in the context of EEG-hyperscanning SSVEP source extraction. The central issue in choosing a specific analysis approach is which prior knowledge about sources is used to achieve "blind" separation. The algorithms presented here differ with respect to this point. Since it is based on intra-statistics only, state-of-the-art U-WEDGE BSS algorithm cannot take advantage of source cross-correlation between datasets. In contrast, all JBSS algorithm do consider source inter-statistics in their cost function. In other words, with the JBSS approach one can benefit from additional information on sources. Of course, such supplementary prior knowledge is appropriate only if it fits well the behavior of unobserved sources. With SSVEP source extraction in a dual-EEG framework, it follows that JBSS approach naturally gives better results than single set BSS as we know that brain coupling exists between the subjects at SSVEP flashing frequencies.

A major advantage of JBSS over single-set BSS also lies in the implicit alignment of coupled sources across datasets. Solving the permutation ambiguity, JBSS eases the joint analysis of hyperscanning data and enables to avoid multiple comparisons and clustering procedures when applying inter-subject connectivity measures.

Another important issue is the orthogonality constraint on the demixing matrices. Whilst this constraint allows us to develop simple and computationally more efficient algorithms, it also limits the solution space examined. Since dropping the orthogonality constraints results in more degrees of freedom, a better fit to the model is to be expected. When the model is an adequate description for the data, this results in better performance.

Finally, we can ask whether it is appropriate to incorporate proper weights for the intra- and inter-statistics. Depending on the situation, useful information for source separation may be contained predominantly in the intra- or the inter-statistics. Whether a normalization step is necessary to optimally balance the inter- and the intra-statistics, will be a topic of our future studies.

5. CONCLUSION

In this comparative study, appropriateness of JBSS was demonstrated for joint estimation of coupled sources of SSVEPs from multiple subjects. The performance of different algorithms was discussed in terms of choice of criterion and orthogonality constraint on demixing matrices. Results support the idea of a general efficiency of joint BSS for problems involving incoherent sources within datasets and coherent sources between datasets. This approach gives new insights into JBSS relevance for the extraction of brain sources in a hyperscanning framework.

6. REFERENCES

[1] "Handbook of Blind Source Separation, Independent Component Analysis and Applications," eds P. Comon and C. Jutten. Oxford, UK: ELSEVIER, 2010.

[2] I. Lee, T. Kim, and T.W. Lee, "Independent vector analysis for convolutive blind speech separation," in *Blind Speech Separation*, Makino, S et al. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2007.

[3] M. Congedo, R. Phlypo, and D. Pham, "Approximate Joint Singular Value Decomposition of an Asymmetric Rectangular Matrix Set," *IEEE Transactions on Signal Processing*, vol. 59, no. 1, pp. 415-424, 2011.

[4] Y.-O. Li, T. Adalı, W. Wang, and V.D. Calhoun, "Joint Blind Source Separation by Multi-set Canonical Correlation Analysis," *IEEE Transactions on Signal Processing*, vol. 57, no. 10, pp. 3918-3929, 2009.

[5] J. Vía, M. Anderson, X.-L. Li, and T. Adalı, "Joint blind source separation from second-order statistics: Necessary and sufficient identifiability conditions," *Proc. of ICASSP*, no. 36, pp. 2520-2523, 2011.

[6] N.M. Correa, T. Adalı, Y.-O. Li, and V.D. Calhoun, "Canonical Correlation Analysis for Data Fusion and Group Inferences," *IEEE Signal Processing Magazine*, vol. 27, no. 4, pp. 39-50, 2010.

[7] P. R. Montague et al., "Hyperscanning: simultaneous fMRI during linked social interactions.," *Neuroimage*, vol. 16, no. 4, pp. 1159-1164, 2002.

[8] G. Dumas, J. and Soussignan, R. Nadel, J. Martinerie, and L. Garnero, "Inter-brain synchronization during social interaction," *PLoS One*, vol. 5, no. 8, p. e12166, 2010, 10.1371/journal.pone.0012166.

[9] L. Astolfi et al., "Neuroelectrical hyperscanning measures simultaneous brain activity in humans.," *Brain Topogr*, vol. 23, no. 3, pp. 243-256, 2010.

[10] M. Anderson, T. Adalı, and X.-L. Li, "Joint Blind Source Separation with Multivariate Gaussian Model: Algorithms and Performance Analysis," *IEEE Transactions on Signal Processing*, vol. 60, no. 4, pp. 1672-1683, 2012.

[11] F.B. Vialatte, M. Maurice, J. Dauwels, and A. Cichocki, "Steady-state visually evoked potentials: focus on essential paradigms and future perspectives," *Prog Neurobiol*, vol. 90, no. 4, pp. 418-438, 2010.

[12] M. Congedo, C. Gouy-Pailler, and C. Jutten, "On the blind source separation of human electroencephalogram by approximate joint diagonalization of second order statistics," *Clin Neurophysiol*, vol. 119, no. 12, pp. 2677-2686, 2008.

[13] P. Tichavský and A. Yeredor, "Fast Approximate Joint Diagonalization Incorporating Weight Matrices," *IEEE Transactions on Signal Processing*, vol. 57, no. 3, pp. 878-891, 2009.

[14] X.-L. Li, T. Adalı, and M. Anderson, "Joint blind source separation by generalized joint diagonalization of cumulant matrices," *Signal Processing*, vol. 91, no. 10, pp. 2314–2322, 2011.

[15] M. Congedo, R. Phlypo, and J. Chatel-Goldman, "Orthogonal and non-orthogonal joint blind source separation in the least-squares sense," *Proc. of EUSIPCO*, no. 20, pp. 1885-1889, Aug 2012.

[16] S.L. Marple, "Digital spectral analysis with applications.". San Diego: Prentice-Hall, 1987.

3.6 Limites et directions futures

Comme toute approche méthodologique, la JBSS présente des limitations qu'il convient d'aborder ici. Le modèle introduit est-il complétement adapté au système physique qu'il est censé décrire, ou bien peut-il être encore amélioré ? Dans le cas de données hyperscanning, les méthodes de JBSS posent une série d'hypothèses qui peuvent être questionnées :

- Nombre de sources couplées ?

Les algorithmes actuels en JBSS imposent une structure diagonale pour les statistiques des sources en *intra* et en *inter*, i.e., ils supposent une dépendance de toutes les sources entre les jeux de données. Cependant, en situation réelle, il est plutôt vraisemblable que seul un petit nombre de sources soient couplées d'un cerveau à l'autre[1]. Dans ce cas, le modèle optimal n'est ni complètement BSS ni complètement JBSS. Une approche idéale dans ce sens consiste à ne considérer dans le modèle qu'un nombre de sources $P < N$ dépendantes entre les jeux de données[2]. Une première piste dans ce sens est apportée par Congedo (2013), qui propose une méthode où la séparation se base sur les statistiques *inter* pour les P premières sources, et sur les statistiques *intra* pour les $N - P$ sources suivantes.

- Nature du couplage ?

Si le modèle de la JBSS ne fait pas, à proprement parler, d'hypothèses sur les statistiques utilisées, toutes les applications que nous avons présentées s'appuient sur la diagonalisation conjointe de matrices cospectrales. Or est-il suffisant d'exploiter les SOS ? Ce faisant, on impose en effet des contraintes très fortes sur la nature du couplage. Plus précisément, seule est prise en compte la cohérence des sources, i.e., leur dépendance linéaire et instantanée au sein des mêmes bandes de fréquence. Cette mesure est adéquate pour exploiter un couplage interpersonnel de bas niveau, comme nous l'avons illustré dans le cas de ssVEP (section 3.5.2). Cependant l'usage de SOS ne peut pas rendre compte de formes plus complexes de couplage (section 3.3.4), telles que :

  - couplage non linéaire, e.g., les interactions inter-fréquence.
  - couplage non instantané, e.g., lorsque l'activité d'un sujet suit celle de l'autre avec un délai temporel variable (e.g., Stephens et al., 2010).

Par conséquent, il peut être judicieux d'appliquer également la JBSS sur des HOS afin d'exploiter toute une gamme de couplages possibles.

- Pondération des statistiques intra / inter ?

Le couplage d'un cerveau à l'autre n'est pas un phénomène puissant et stationnaire, mais au contraire plutôt faible et transitoire! Par contraste, le couplage entre les régions d'un même cerveau est bien plus fort car il repose sur un substrat neuroanatomique immédiat. Par conséquent, l'analyse des synchronies entre plusieurs jeux de données se traduit généralement par des statistiques *intra* bien

[1] Par exemple, pour un couplage de niveau 1 lorsque plusieurs sujets regardent le même film, en réponse au traitement simultané du même flux visuel on peut s'attendre à ce qu'il y ait seulement un petit nombre de sources synchronisées entre les cortex visuels des sujets. Eventuellement, quelques sources additionnelles en lien avec le traitement émotionnel du contenu peuvent également être couplées. Cependant il semble irréaliste que l'ensemble des sources estimées pour chaque sujet soient synchronisées les unes aux autres.

[2] Le choix du paramètre P doit se faire suivant des considérations neurophysiologiques et expérimentales. On peut aussi imaginer une méthode automatique qui estimerait une valeur P optimale en minimisant un critère de dépendance résiduelle entre les jeux de données.

plus importantes que les statistiques *inter* (voir e.g., Yun et al., 2012; Müller et al., 2013). Cette disparité appelle à un traitement différent des statistiques *intra* et *inter* afin de ne pas sous-estimer la dépendance entre jeux de données dans la séparation. Une piste dans cette direction consiste à développer un algorithme qui inclut une pondération α des statistiques *intra* et *inter* dans sa fonction de coût:

$$\psi(\boldsymbol{B}_m) = \sum_{m=1}^{M} \alpha\,[\psi_{intra}(\boldsymbol{B}_m)] + \ (1-\alpha)\,[\psi_{inter}(\boldsymbol{B}_m)]\,, \tag{3.22}$$

où $\alpha \in [0,1]$ est un paramètre additionnel permettant à l'utilisateur d'affiner le modèle. On peut également imaginer une pondération automatique, par exemple une simple normalisation de la puissance des statistiques intra et inter, ou encore une procédure plus complexe qui détermine un α optimal pour minimiser le critère $\psi(\boldsymbol{B}_m)$.

- Extraction de caractéristiques ?

On en sait encore peu sur les propriétés du couplage interpersonnel. Les premiers travaux sur le sujet laissent penser qu'il présente une nature volatile et de faible intensité (pseudo-couplage transitoire). De plus, comme nombre de phénomènes dans le cerveau, il pourrait s'étendre également sur de multiples échelles de temps et d'espace. Le problème qui se pose alors, pour la séparation et l'analyse, est de détecter les périodes de synchronie, même faibles, en isolant leur signature spatiale et temporelle. Pour ce faire, il sera sans doute nécessaire d'exploiter non plus seulement les données obtenues en hyperscanning-EEG, mais également d'intégrer conjointement les informations issues d'autres modalités cérébrales, physiologiques, et comportemental[1]. Une solution dans ce sens repose sur l'extraction de caractéristiques (features) en amont de la séparation (voir e.g., Correa et al., 2010).

Pour résumer, les méthodes de JBSS sont un premier pas vers un cadre méthodologique naturel pour l'analyse des données hyperscanning. Dans cette section, nous avons pointé plusieurs directions de recherche et développements possibles pour leur amélioration.

[1] Le développement de nouveaux outils adaptés à la fusion de données multimodales est un champ de recherche actif dans le monde et dans notre laboratoire.

3.7 Conclusion

La modalité cérébrale d'hyperscanning-EEG ouvre des perspectives prometteuses pour analyser en détails la dynamique temporelle fine du couplage interpersonnel lors d'une interaction sociale. Cependant, comme nous l'avons vu dans ce chapitre, l'électroencéphalographie, son extension au cas multi-sujet ainsi que les différentes mesures de couplage présentent de nombreux inconvénients méthodologiques qui limitent l'interprétation et la portée des résultats obtenus. En travaillant dans l'espace des sources, les méthodes de BSS communément usitées permettent de s'affranchir d'une partie de ces problèmes. Leur extension à de multiples jeux de données (JBSS) adapte la modélisation des sources et de leur mélange pour prendre en compte un système à plusieurs cerveaux aux activités liées. L'étude comparative présentée en section 3.5.2 montre qu'exploiter cette information de dépendance peut améliorer la qualité de la séparation. Nous avons discuté de développements possibles pour affiner encore le modèle afin de représenter le couplage interpersonnel dans toute sa complexité. Ces travaux de recherches actuels et futurs nous acheminent vers un cadre d'analyse naturel pour les données hyperscanning.

Chapitre 4

Couplage interpersonnel lors du toucher affectif

Chapitre 4. Couplage interpersonnel lors du toucher affectif

4.1 Introduction

L'interaction sociale est sans doute l'un des terrains d'étude où l'exploration des mécanismes neurophysiologiques à la base de nos comportements complexes est la plus difficile. Tout d'abord, à la lumière de la littérature, de nombreux processus sociocognitifs sous-tendent nos facultés sociales à se coordonner, à communiquer et comprendre nos intentions ou nos émotions. De plus, les études sur l'interaction humaine se trouvent compliquées par la multiplicité des phénomènes de couplage, leurs nombreux facteurs modulatoires et les diverses contraintes techniques et pratiques de l'hyperscanning. Enfin, il n'existe pas une piste d'analyse toute tracée pour mettre en évidence le couplage et ses mécanismes à partir des données acquises au cours d'expérimentations hyperscanning.

C'est pourquoi, lorsque l'on s'intéresse aux couplages interpersonnels, il importe de savoir précisément dans quel contexte, pour quelle tâche sociale, et comment on cherche à les mettre en évidence. A cet égard, les taxonomies présentées dans le chapitre 1 (différents niveaux de couplage) et dans le chapitre 2 (différents processus sociocognitifs explorés) peuvent servir de carte et de boussole pour se repérer sur le terrain encore sauvage des neurosciences de l'interaction sociale. En outre, pour chaque expérience, les outils d'analyse, les modèles et les paramètres utilisés doivent être choisis judicieusement en fonction des hypothèses, de la modalité et du type de couplage recherché. A ce sujet, le chapitre 3 apporte des éléments de réflexion permettant d'inspirer ou de juger de possibles directions d'analyse.

Au cours du présent chapitre, dans un premier temps nous résumons les notions clés ayant orienté le choix du paradigme expérimental vers l'exploration du couplage interpersonnel lors du toucher affectif. Par la suite, cette étude est détaillée dans un article où l'on dévoile que ce type de toucher social peut s'accompagner d'un couplage des activités physiologiques entre individus proches. Finalement, nous présentons des analyses sur les données hyperscanning-EEG acquises lors de cette expérience, non publiées car peu concluantes. Les approches expérimentales et méthodologiques sont finalement discutées afin d'éclaircir quels éléments ont pu conduire à ces résultats en demi-teinte.

4.1.1 Lignes directrices

Au fil des chapitres précédents, nous avons distillé de nombreuses idées importantes sur l'interaction sociale, son approche au niveau expérimental et l'analyse des données qui en découlent. Afin de clarifier les enjeux et lignes directrices ayant orienté la démarche expérimentale, nous résumons maintenant ces notions clés :

- Contexte écologique, sujets engagés dans l'interaction plutôt que détachés.

Notre comportement social dépend particulièrement du contexte, et à ce titre il est soumis à de nombreux facteurs modulatoires (de Vignemont and Singer, 2006; Adolphs, 2010). De plus, la cognition sociale et les mécanismes qui la sous-tendent semblent différents lorsque nous sommes

émotionnellement engagés et actifs plutôt que lorsque l'on adopte une attitude passive et détachée (Schilbach et al., 2013). C'est pourquoi une motivation importante est d'introduire un environnement complexe et naturel dans le laboratoire de façon à observer des interactions sociales proches de celles de la vie quotidienne (Hari and Kujala, 2009). Plus que jamais, il y a donc un équilibre délicat à trouver entre le contrôle expérimental et l'exploration des mécanismes cérébraux dans un contexte écologique.

- Modalité hyperscanning, étude de l'interaction réciproque et immédiate.

Le couplage interpersonnel, selon son niveau, peut jouer un rôle fonctionnel dans l'interaction. Pour mettre en évidence une synchronisation qui ne reflète pas seulement les similarités dans nos entrées sensorielles et dans nos sorties motrices (niveau 1, voir section 1.2), ni l'adaptation unilatérale d'un individu à l'autre (niveau 2, voir section 1.3), il est indispensable qu'il y ait une interaction réciproque et immédiate entre les sujets, qui sont alors couplés à travers une même boucle perception-action bidirectionnelle. Si ce couplage est suffisamment important, des formes de synergies interpersonnelles peuvent émerger, au cours desquelles les sujets parviennent ensemble à trouver une certaine stabilité dans l'interaction et à résonner sur la même longueur d'onde (niveau 3, voir section 1.4).
Pour étudier un couplage de niveau 3, une expérience idéale ne doit pas imposer de contraintes temporelles trop strictes et assurer un échange réciproque d'informations entre les participants. Il n'est alors plus possible de simplifier l'interaction en la segmentant en une séquence d'échanges directifs, qui peuvent être étudiés sujet par sujet, de façon différée, au sein du même scanner. Au contraire, l'échange réciproque et immédiat rend indispensable d'enregistrer en même temps toutes les activités cérébrales pour comprendre leur influence mutuelle (modalité hyperscanning).

- Distinguer les différents niveaux de couplage interpersonnel.

Pour comprendre le rôle fonctionnel du couplage interpersonnel, il est nécessaire d'isoler le couplage de niveau 1 – qui peut apparaître en l'absence d'interaction sociale du fait de nos similarités et de la similitude de la tâche ou du contexte – de couplages de niveaux 2 et 3, issus respectivement des ajustements directifs ou réciproques entre individus. De plus, l'interprétation des données (inter)-cérébrales ne peut se faire qu'à la lumière du comportement, si l'on espère relier ces deux niveaux d'analyse.
C'est pourquoi deux aspects essentiels en neuroscience de l'interaction sociale consistent à : *primo*, choisir judicieusement une condition contrôle permettant de rejeter les synchronisations inter-cérébrales de niveau 1, et *secundo*, acquérir des mesures comportementales suffisamment fines pour contraster différentes «performances[1]» sociales et guider en retour l'analyse des données cérébrales.

- Importance des mesures physiologiques et/ou subjectives.

Il est parfois difficile, voire impossible, d'appréhender l'état du système (en l'occurrence, un ou plusieurs individus) uniquement à partir de mesures obtenues « en surface ». C'est le cas par exemple lorsque l'on cherche à quantifier des états mentaux et autres sensations subjectives (émotion, schéma de pensée ou de réflexion, ressenti physique, ressenti sur la tâche ou l'interaction, etc.). Dans ce cas, une approche phénoménologique peut porter ses fruits pour capturer l'expérience de l'autre dans toutes ses nuances et sa complexité. Cette méthode qualitative consiste à prendre en compte les retours subjectifs des participants sur eux-mêmes et sur la situation. Si elle doit être interprétée avec

[1] « Performance » est à comprendre ici au sens de la capacité (quantifiable) d'un individu à accomplir une tâche sociale donnée, e.g., mesure de coordination motrice dans une tâche d'action conjointe, degré de compréhension dans une tâche de communication, ou encore choix stratégique du sujet dans une tâche d'inférence de l'état mental d'autrui, etc.

précaution, cette information subjective peut dévoiler des phénomènes autrement invisibles, et dans tous les cas compléter et conforter des résultats plus « objectifs » obtenus par la mesure directe de nos activités physiques et cérébrales (e.g., Froese et al., 2014).
Enregistrer l'activité physiologique (par exemple, l'activité du système nerveux autonome) peut aussi nous apporter une meilleure compréhension des mécanismes supportant les processus sociaux-affectifs. L'engagement dans un contexte social donné impose certaines contraintes cognitives et affectives qui, en retour, modulent nos activités nerveuses autonomes. C'est pourquoi, en plus de l'imagerie cérébrale, ouvrir une fenêtre sur nos états physiologiques « cachés » offre un complément d'information précieux sur notre comportement[1]. A un niveau inter-individuel, le couplage des activités physiologiques entre plusieurs individus a déjà été observé dans des circonstances sociales variées (section 2.2.2). De façon importante, leur mesure peut donc nous informer sur des alignements interpersonnels autrement invisibles, et fournir un indicateur potentiel sur les instants pertinents pour l'analyse des données cérébrales[2].

- Etude des résonances affectives encore quasiment inexplorée.

A un niveau interpersonnel, les aspects dynamiques et réciproques des processus sociaux-affectifs (contagion émotionnelle, empathie, sympathie, etc.) sont encore quasiment inexplorés et ils n'ont, à notre connaissance, toujours pas fait l'objet d'une étude publiée en hyperscanning. Ce manque de travaux dans le « tube rouge » de notre taxonomie (Fig. 2.3) est imputable, entre autres, à la difficulté de concevoir des expériences écologiques impliquant de l'affect, ainsi qu'aux nombreux facteurs modulatoires qui influencent fortement la réponse empathique.

Pour résumer, l'analyse approfondie de la littérature en neurosciences de l'interaction sociale dévoile au moins trois directions importantes pour innover sur la mise en place du paradigme expérimental: 1) étude de l'interaction *réciproque* et *immédiate*, 2) chez des participants *engagés* dans une tâche sociale *naturelle*, 3) par le biais de l'imagerie *hyperscanning* associée à des mesures *physiologiques* et/ou *subjectives*. Nous nous sommes efforcés de respecter ce cahier des charges pour notre étude présentée en section 4.2.1.

Finalement, l'absence d'expérience en hyperscanning portant sur l'empathie a grandement motivé l'orientation exploratoire « affective» de notre paradigme expérimental. Il y a une certaine prise de risque à réaliser une première étude dans un champ expérimental encore vierge et relativement complexe à investiguer. Nous assumons ce choix, qui nous semble cohérent avec la dimension exploratoire et de « défrichage du terrain » de cette thèse.

4.1.2 Pourquoi le toucher ?

Le choix d'une étude portant sur le toucher peut surprendre, et jusqu'à présent ce sujet n'a pas été abordé dans le présent ouvrage. Nous apportons ici quelques éléments d'information, en plus de ce

[1] L'activité du système nerveux autonome n'est pas uniquement le reflet de conséquences fonctionnelles de nos traitements cérébraux (i.e., processus top-down). Au contraire, il semble évident que le corps et son activité physiologique participent activement à nos fonctions "cognitives" de plus haut niveau. Par exemple, les retours du système nerveux autonome (i.e., processus bottom-up) semblent nécessaires à l'émergence de l'expérience émotionnelle (Sequeira et al., 2009; Seth, 2013). Les relations entre le "corps" et "l'esprit" sont bidirectionnelles...

[2] Dans ce cadre, un développement méthodologique prometteur porte sur l'intégration et la fusion de ces données multimodales (neuro+physio), ce qui permettra à terme d'obtenir une image plus complète des mécanismes affectifs en place durant l'interaction sociale.

qui est donné dans l'article en section 4.2.1, afin que le lecteur puisse mieux cerner le contexte ayant motivé l'exploration du toucher social.

Tout commence par notre choix, motivé en section précédente, d'orienter l'étude sur l'exploration des dynamiques interpersonnelles de la communication affective. Comment se transmettent les émotions d'un individu à l'autre ? Il existe chez l'humain quatre média principaux pour communiquer des émotions : la parole, le visage, la gestuelle et le toucher (Buck, 1985). La parole, les expressions faciales et le regard sont les canaux les plus évidents pour la communication affective, et en tant que tels ils ont reçu le plus d'attention dans la littérature. Malheureusement, leur étude en EEG est particulièrement difficile car les signaux cérébraux sont noyés par la forte activité électrique des muscles du visage et des mouvements oculaires (voir section 3.2.3). A l'inverse, le toucher contribue dans une moindre mesure au bruit mesuré en EEG s'il n'implique pas d'activer les muscles proches des électrodes (principalement tête et cou). Ainsi, d'un point de vue pratique, la communication tactile apporte une solution aux limitations techniques de l'EEG. De plus, lors de la communication faciale, on ne peut pas s'empêcher d'imiter les expressions de l'autre, ce qui jouerait même un rôle dans nos facultés d'empathie (sections 1.3.5 et 1.3.6). Ce mimétisme inconscient peut entraîner un couplage de niveau 1 indésirable car difficilement contrôlable. Encore une fois, la communication par le toucher contourne ce désagrément.

Bien qu'importants, ces arguments « par défaut » ne sont pas la raison principale de l'orientation tactile de notre étude. Le toucher interpersonnel connait un intérêt croissant dans la communauté scientifique, qui réalise progressivement son rôle social essentiel (Figure 4.1). Il en découle une littérature en pleine expansion sur les neurosciences sociales du toucher affectif, comme l'illustre le sujet de recherche spécial[1] dans lequel nous avons publié cette étude. Cependant, de façon peu surprenante, ce champ de recherche souffre des mêmes travers que ceux dénoncés par le courant interactionniste, à savoir l'étude systématique de l'individu passif et en isolation (voir section 2.1.1). Cette recherche vise donc à y remédier, en explorant pour la première fois les dynamiques interpersonnelles lors du toucher social.

Pour résumer, plusieurs éléments décisifs ont motivé l'exploration des dynamiques interpersonnelles lors du toucher affectif :

- contraintes techniques et pratiques inhérentes à l'EEG.
- contrôle nécessaire sur d'éventuelles synchronies spontanées.
- littérature sur les neurosciences du toucher affectif en pleine expansion chez l'individu seul mais encore rien au niveau interactif.

[1] Research topic: "The social neuroscience of affective touch", journal: Frontiers in Behavioral Neuroscience, page web: http://miniurl.be/r-bb6.

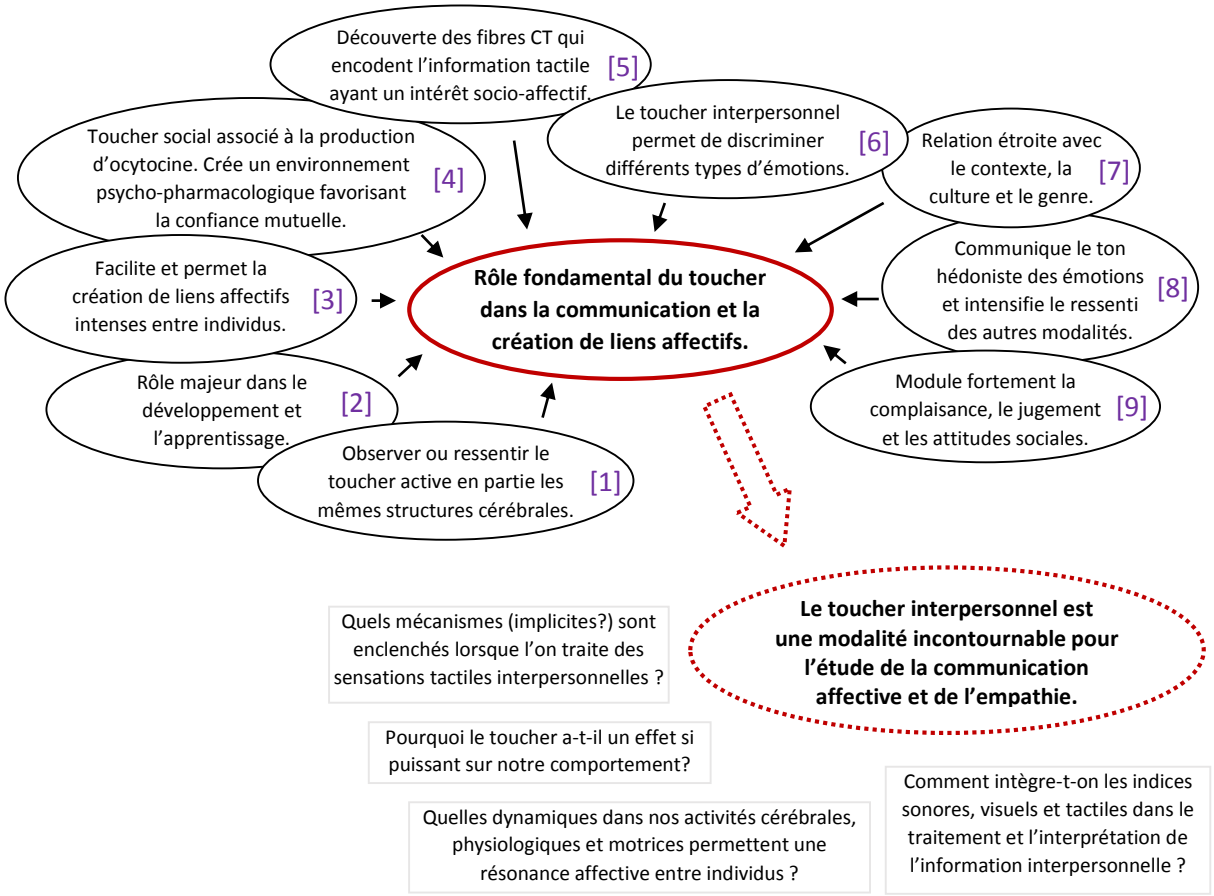


FIGURE 4.1 Le toucher : une modalité sensorielle au rôle social essentiel.
Chez l'humain le sens tactile joue un rôle fondamental dans la communication des émotions et la formation de liens sociaux intenses ("bonding" en anglais). Cette modalité – encore largement inexplorée – est donc incontournable si l'on souhaite dresser un panorama complet des mécanismes en jeu dans l'empathie et le couplage affectif entre individus.
Références bibliographiques : **[1]** Blakemore et al., 2005; Keysers et al., 2010; Banissy and Ward, 2007; Morrison et al., 2011 ; **[2]** Guzzetta et al., 2009; Dolto-Tolitch, 1997; **[3]** Dunbar, 2010; Gallace and Spence, 2010; **[4]** Light et al., 2005; Dunbar, 2010; **[5]** Löken et al., 2009; Morrison et al., 2010; **[6]** Hertenstein et al., 2006; App et al., 2011; **[7]** Morrison et al., 2011; **[8]** Knapp et al., 2012; **[9]** Thayer, 1989; Gallace and Spence, 2010.

4.2 Couplage physiologique lors du toucher social

4.2.1 Présentation de l'étude et de ses résultats

Nous rapportons ici les travaux publiés dans le journal Frontiers in Behavioral Neuroscience (Chatel-Goldman et al., 2014). A notre connaissance, il s'agit de la première étude où sont explorés les effets du toucher affectif sur le couplage des activités physiologiques entre individus en interaction. Nous montrons que, chez des partenaires en couple, le toucher accroit la dépendance des activités physiologiques (en particulier la réponse électrodermale). Ces résultats appuient le rôle particulier du toucher pour la communication et le support affectif au sein des relations intimes.

frontiers in
BEHAVIORAL NEUROSCIENCE

ORIGINAL RESEARCH ARTICLE
published: 27 March 2014
doi: 10.3389/fnbeh.2014.00095

Touch increases autonomic coupling between romantic partners

Jonas Chatel-Goldman *, Marco Congedo, Christian Jutten and Jean-Luc Schwartz

Grenoble Images Parole Signal Automatique (Gipsa-lab), Institut Polytechnique de Grenoble, CNRS, UMR5216, Université Joseph Fourier, Université Pierre-Mendès-France, Université Stendhal - Grenoble, France

Edited by:
India Morrison, University of Gothenburg, Sweden

Reviewed by:
Daniel M. Barros, University of São Paulo, Brazil
Francis McGlone, Liverpool John Moores University, UK

****Correspondence:***
Jonas Chatel-Goldman, Gipsa-lab, UMR 5216 CNRS, Grenoble INP, Université Joseph Fourier, Université Stendhal, 11 rue des Mathématiques, Grenoble Campus BP46, France
e-mail: jonas.chatel.goldman@gmail.com

Interpersonal touch is of paramount importance in human social bonding and close relationships, allowing a unique channel for affect communication. So far the effect of touch on human physiology has been studied at an individual level. The present study aims at extending the study of affective touch from isolated individuals to truly interacting dyads. We have designed an ecological paradigm where romantic partners interact only via touch and we manipulate their empathic states. Simultaneously, we collected their autonomic activity (skin conductance, pulse, respiration). Fourteen couples participated to the experiment. We found that interpersonal touch increased coupling of electrodermal activity between the interacting partners, regardless the intensity and valence of the emotion felt. In addition, physical touch induced strong and reliable changes in physiological states within individuals. These results support an instrumental role of interpersonal touch for affective support in close relationships. Furthermore, they suggest that touch alone allows the emergence of a somatovisceral resonance between interacting individuals, which in turn is likely to form the prerequisites for emotional contagion and empathy.

Keywords: affective touch, empathy, social interaction, interpersonal coupling, electrodermal activity, physiological coupling

INTRODUCTION

A warm touch can convey more than a thousand words. In this era of exacerbate virtual communication we are faced with a shortage of tactile stimulation, which has been referred to as the "touch hunger" (Field, 2001). The critical role of interpersonal touch for human development, health, communication of affect, and intense social bonding is currently attracting an increasing interest in the emerging field of social neuroscience (Morrison et al., 2010).

To date most neuroscience research on affective touch has focused on investigation at the individual level. As it has been argued by Schilbach (2010), considering isolated individuals cannot account for all mechanisms subtending online social interaction. By contrast, bringing natural and reciprocal interaction into experimental paradigms—in addition to simultaneous data collection from multiple subjects—allows the exploration of interpersonal dynamics and coupling (Chatel-Goldman et al., 2013). The latter phenomenon—also referred to as "interactive alignment," "resonance," "linkage," "synchronization," "neurobehavioral coordination," etc.—deals with the association among the activities of interacting individuals. To the best of our knowledge, these non-local mechanisms have never been investigated during interpersonal touch.

There is increasing evidence that during social interaction interpersonal coupling not only occurs at behavioral or even brain level (see e.g., Oullier et al., 2008; Krueger and Michael, 2012), but also at a more general physiological level. This may be especially true when intense affect is experienced by people linked by strong emotional bonds. Such circumstances can lead to high empathy or emotional contagion between individuals (see **Box 1** for operational definitions). These social processes have been shown to rely at least in part on our automatic tendency to mimic the expressions of others (Decety and Jackson, 2006). Ethological observation has supported the view that covert mimicry of a target triggers in the observer the autonomic response associated with that bodily state (Preston and de Waal, 2002). Alignment in the physiological response of two people was first demonstrated more than 50 years ago during psychotherapy (DiMascio et al., 1957; Malmo et al., 1957). Based on a priming study on romantic couples (Levenson and Gottman, 1983), Levenson and Ruef (1992) found increased accuracy in rating negative emotional states when both individuals exhibited higher synchrony in their skin conductance and time of pulse transmission from heart to the fingers. In other words, the closer the physiological states of two individuals, the more accurate they are at perceiving the feeling of each other. More recently, in a field observation carried out during a collective fire-walking ritual, Konvalinka et al. (2011) identified synchrony over time of heart rate dynamics between active participants with their related observers, but not with their unrelated observers. In another ecological study, Müller and Lindenberger (2011) found oscillatory couplings of cardiac and respiratory activity among singers and conductor engaged in choir singing. Taken together, these works provide evidence for a shared physiological substrate of empathy. Although interpersonal touch plays a singular role for emotional support and communication in many respects, the extent to which it relates with autonomic coupling is still completely unknown.

Box 1 | Operational definitions.

- **Emotion contagion/vicarious emotion/emotion transfer:** Low-level, implicit, fast, and automatic affect sharing with no self-other distinction (De Vignemont and Singer, 2006).
- **Empathy:** Capacity to understand and respond to the unique affective experiences of another person (Decety and Jackson, 2006).
- **Splitting with emotions:** Defensive blockage of reflexive affective processes involved in emotion contagion and empathy (Favre et al., 2005).
- **Proximate:** Responses of the individual (and his organs) to immediate factors of the environment (Preston and de Waal, 2002).

Touch is the first sense developed in the womb and as such it can support parent-infant interaction even before birth (Gallace and Spence, 2010). This has been instantiated by the development of pre-post natal approach of haptonomic care, which allows the parents to form affective and concrete ties with their child very early in the pregnancy (Dolto-Tolitch, 1997). In adults, interpersonal tactile stimulation may foster intense bond and strengthen romantic relationships (Gallace and Spence, 2010). Affective dimension of touch was unveiled recently with the key discovery of human C-tactile (CT) afferent, which show a preference for tactile information with socio-affective relevance (Löken et al., 2009; Morrison et al., 2010). Existence of these "labeled-line pathways" (Adolphs, 2010) transmitting affective properties of social touch may explain in part the fact that pleasant touch intensifies the emotional experience conveyed by other modalities (Knapp et al., 2012), conveys hedonic aspects of emotions and is able to communicate distinct emotions (Hertenstein et al., 2006). Interestingly, healthy individuals with high autistic traits exhibit disruptions in the neural system associated with affective touch processing (Voos et al., 2012). Finally, it was demonstrated that the mere observation of touch in another human activates somatosensory cortex in healthy subjects (Blakemore et al., 2005). Recent works (Banissy and Ward, 2007; Keysers and Gazzola, 2007) favor the existence of a tactile mirror system contributing to the somatosensory dimension of simulation processes involved during empathy.

In summary, the emergence of a common physiological substrate may constitute the necessary basis for shared affective representations (and their efficient communication) during social interaction. In this article we study social touch to provide experimental evidence supporting this idea. We believe that interpersonal touch is essential in promoting the formation of an intersubjective state of physiological synchrony. Thus, we hypothesized that during empathy touch would increase coupling of autonomic activity between romantic partners and such attunements would be correlated with social traits of personality. In addition, we expected interpersonal touch to intensify emotional display and feeling in participants, thereby inducing major changes in various measures of autonomic activity. In order to test these hypotheses, we designed an ecological paradigm allowing mutual interaction by touch of romantic partners while simultaneously collecting three different measures of autonomic activity: respiration, heart activity through pulse and electrodermal activity. Social traits of personality were assessed by means of an empathy questionnaire. During the experiment, emotion was induced in a naturalistic fashion by auto-biographic recall of intense affective events.

METHODS

PARTICIPANTS AND ETHICS STATEMENT

Dyads were chosen as romantic couples for the following reasons: (1) it has been suggested that exchange of affective information is stronger between closely attached individuals (De Vignemont and Singer, 2006) and (2) affective touch plays a fundamental role as a means of interpersonal communication in romantic relationships (Gallace and Spence, 2010). 14 different-sex romantic couples (mean age of women 25.4 ± 3.5 years, mean age of men 26.1 ± 3.7 years) participated in the study. They had been engaged in a romantic relation for at least 6 months at the time of the scanning (mean 2.9 years, range 6 months to 5 years). All participants provided written informed consent after receiving a detailed explanation of the experimental procedure, and received a compensation for their participation to the study. Participants were excluded if they had a history of neurological disorder such as seizure, stroke, head injury or epilepsy, or history of psychotropic substance abuse except nicotine and caffeine. Furthermore, they were required to be free of psychotropic substances other than caffeine or nicotine before the experiment. The local ethics committee "Comité d'Ethique pour les Recherches Non Interventionnelles" (University of Grenoble) approved all experimental procedures for this study.

SYSTEM USED FOR DUAL ELECTROPHYSIOLOGICAL DATA RECORDING

We designed a system that allowed for simultaneous collection of electrophysiological data in two individuals. All hardware devices used in this study have been produced by "g.tec" (Graz, Austria). For each subject we recorded:

- *Respiration movement*, using an elastic respiratory belt (g.RESP piezoelectric sensor). The belt was placed around participant's chest just below the axilla for transduction of rib cage circumference.
- *Pulse*, using a photoplethysmographic sensor (g.PULSE). The light sensor was attached to the left index finger, facing volar surface on the distal phalange.
- *Electrodermal activity*, using a galvanic skin conductance sensor (g.GSR). Two electrodes were placed on left middle and ring fingers, facing volar surface on the distal phalange.
- *EEG activity*, using a 24 electrodes EEG setup. We do not give more details on EEG acquisition as these data are not analyzed in the present study.

All these sensors were connected to four amplifiers (g.USBamps) sharing the same clock, thus ensuring the exact synchronization of all samples for all sensors. Signals were analog filtered

between 0.01 and 100 Hz with a 50 Hz Notch rejection filter, amplified and digitalized at 512 Hz with a 24-bit resolution. Additionally, signals from all sensors were acquired using different grounds and references for each subject to avoid artifact contamination across subjects and/or modalities. Finally, subjects wore an antistatic wrist strap connected to identical ground (earth) to reduce environmental electromagnetic contamination in biosignal recordings.

EXPERIMENTAL PROCEDURE

At the beginning of the experiment participants were briefed on the different tasks they had to perform. They were instructed to select four personal life events—preferably experienced together—associated with an intense emotional experience. Among these four life events, the partners had to choose together two events associated with a positive emotion and two events associated with a negative emotion. It was made clear that these information was private and not recorded. Particular care was also taken to ensure that participants took as much time as needed to agree on their recall. The experimenter leaved the room during the discussion of the couple.

Once they had selected life events participants were installed in the experimental room with electrophysiological measurement devices. During the experiment visual contact between subjects was completely prevented using two opaque partitions. Screens and input devices were employed to give unique instructions to each subject and to collect subjective feedbacks throughout the experiment (**Figure 1**). We evaluated the empathy level of each subject through an empathy test (see Behavioral data analysis) and implicitly assigned the role of Empathizer (E) to the subject with the highest score and the role of Transmitter (T) to the subject with the lowest score.

The experiment consisted of 10 runs lasting 2 min each (**Figure 1**). During the first five runs any information exchange was prevented between subjects (No Touch condition). During the last five runs, romantic partners could freely touch each other's hand and up to half of the forearm in a concealed space between opaque partitions (Touch condition). At the start of each run participants received instructions on their personal screen. Participant (T) was asked to recall one event among the four events selected previously, either positive or negative. Participant (E) was notified about the chosen event and was instructed to be as empathic as possible, not focusing on the recalled event itself, but trying to share his/her partner's emotional state. In half or the runs, the Empathizer priming was congruent with instructions given to the Transmitter ("Congruent" condition), that is, we instructed (T) to remember event X, and we informed (E) that (T) was asked to remember event X. However, in another half of the runs, we deceived the Empathizer by providing him with incongruent priming ("Incongruent" condition), that is, we instructed (T) to remember event X, and we informed (E) that (T) was asked to remember event Y. Using such congruent or incongruent priming of the Empathizer subject allowed us to implicitly manipulate empathy and to avoid explicit instruction to communicate and/or decode the emotions. We also introduced two neutral runs to control for the emotional arousal of the participants ("Neutral" condition). In this condition (T) was instructed to recall a neutral event such as walking on a familiar street, while (E) was instructed to make no particular effort in sharing the feeling of the partner. The order of the runs within Touch and No Touch blocks was randomized. At the end of each run participants reported subjective feedbacks (see Behavioral data analysis).

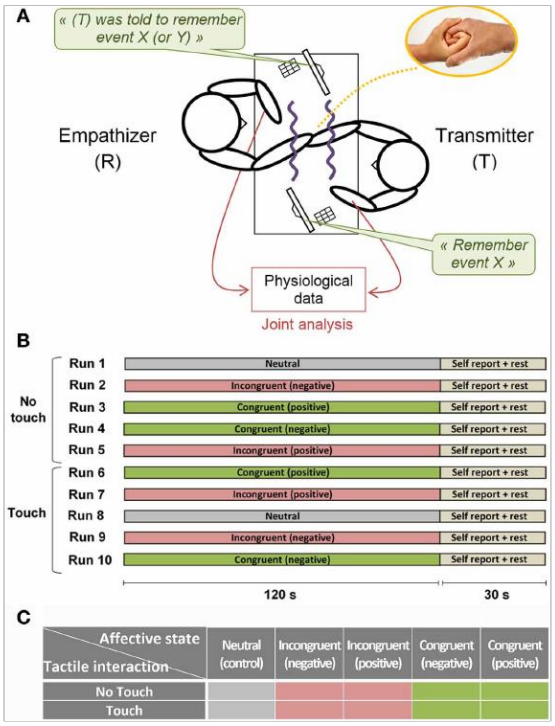


FIGURE 1 | Experimental setup. (A) Schematic view of the experimental apparatus. Visual contact between subjects was completely prevented using two opaque partitions. Screens and input devices allowed giving unique instructions to each subject and collecting subjective feedbacks throughout the experiment **(B)** Experimental design. During the five first runs any information exchange is prevented between subjects. During the five last runs, partners can freely touch each other's hand and forearm in a concealed space between opaque partitions. Within Touch or No Touch blocks the run order is randomized. At the end of each run participants reported subjective feedbacks about emotion intensity and perceived coupling with their partner. **(C)** Factorial design.

BEHAVIORAL DATA ANALYSIS

Testing for empathy

The empathy of participants as a personality trait was evaluated using the CEC (Cut-Empathy-Contagion) scale questionnaire (Favre et al., 2005). We choose CEC scale instead of other tests such as BEES (Mehrabian, 1997) or EQT (Lawrence et al., 2004), because:

1. It is the only scale that distinguishes between three components of empathy, emotional contagion, and splitting with emotions (**Box 1**).

2. It is characterized by high validity, good test-retest reliability and internal consistency (Favre et al., 2009).
3. It was initially designed in French and not translated from another language.
4. It is freely available.

CEC comprises 36 items, i.e., 12 items for each dimension, associated to a five-point Likert scale. In each dimension items are summed after being transposed in the range (0–1) to obtain the final scores. For choice of Empathizer we derived a global empathy score with the following weighting: global = 2× (empathy) + 1 × (contagion) −1× (emotional cut).

Online subjective feedbacks

At the end of each run participants reported subjective feedbacks on (1) how intense was the emotion they felt during the run, and (2) how much they perceived they were on "the same wavelength" with their partner. This was accomplished by filling a questionnaire with two items in a 1–10 monopolar rating scale. This online subjective feedback provides us with a unique window on the introspective experience of the participants.

PHYSIOLOGICAL DATA ANALYSIS

Measure of Pulse Rate Variability

When considering heart beat variations, the gold standard technique consists in estimating Heart Rate Variability (HRV) from the varying length of cardiac cycles in the electrocardiographic signal. It is well established that HRV can be a reliable parameter indicating general psychic and somatic fitness (Schäfer and Vagedes, 2013) and that it plays an important role in emotion regulation (Lane et al., 2009) as well as in social communication (Quintana et al., 2012). In the present study, instead of cardiac cycle interval we use pulse cycle interval as they are determined from photoplethysmographic signal. This option is often referred to as Pulse Rate Variability (PRV). It has been demonstrated that PRV is an accurate estimator of HRV when applied to healthy subjects at rest (Schäfer and Vagedes, 2013), a requirement that is satisfied in our study.

PRV is simply derived from pulse cycle intervals. However, the estimation of such intervals is not straightforward and may require advanced processing steps due to the smooth nature of pulse waveform (Hayano et al., 2005). To obtain PRV from pulse signal we designed a simple and effective method. First we decimate pulse signal from 512 to 32 Hz and remove its mean value. Then we estimate the position of pulse fiducial points by detecting the maxima of its second derivative. Pulse cycle intervals are obtained taking the time differences in successive fiducial points. Finally these intervals are low-pass filtered at 1 Hz and spline-interpolated to get a PRV signal with as many time samples as original data.

From PRV we can get a number of common variables in the time domain and in the frequency domain according to Task Force definitions (Task Force, 1996). In time domain we measure standard deviation (PRV-SD), which gives an index of global power. In frequency domain we compute three variables: mean power in low frequency range 0.04–0.15 Hz (PRV-LF), mean power in high frequency range 0.15–0.4 Hz (PRV-HF), and their ratio (PRV-LF/HF).

Measure of Respiration Volume per Time

Respiratory fluctuations were characterized as the Respiration Volume per Time (RVT) as proposed by Birn et al. (2006). Specifically, we estimated the amount of air inspired as the difference between the maximum and minimum belt position at the peaks of inspiration and expiration, respectively. This difference was further divided by the duration of the respiration, i.e., the time between the peaks of inspiration and expiration, resulting in the RVT. Finally, the RVT time series was spline-interpolated to match the chosen sampling rate.

Measure of Electrodermal Activity

Two main components, tonic and phasic EDA, need to be evaluated separately (Boucsein et al., 2012). Tonic-level EDA relates to the low frequency and background components of the signal. Phasic-level EDA relates to the fast components of EDA. The Skin Conductance Responses (SCR) may be elicited by distinct stimuli—in which case they are referred to as Event-Related SCR (ER-SCR) —or may occur in the absence of obvious external stimuli—in which case they are referred to as Non-Specific SCR (NS-SCR).

Because we hypothesize that short-lasting changes in EDA are better suited for the investigation of dynamical coupling with others, in this study we are mainly interested in the analysis of phasic EDA. Accordingly, signal from galvanic sensor is high-passed at frequency cut 0.02 Hz to ensure that SCR are not affected by slow waves and DC components. Finally, EDA is normalized to have maximal value equal to one in order to facilitate intersubject averaging and comparison.

ANALYSIS PROCEDURE

Two-Way repeated measures analyses of variance (ANOVA) were conducted to compare the effect of *Touch* (two levels: "Touch" and "No Touch"), *Empathy State* (five levels: "Neutral," "Incongruent Positive," "Incongruent Negative," "Congruent Positive," "Congruent Negative"—see **Figure 1**) and their interaction on behavioral and physiological variables. We used Greenhouse-Geisser sphericity correction for repeated measure ANOVA. *Post-hoc* comparisons were conducted using non-parametric approximated permutation tests (random permutations) to contrast two sample means with paired observations (Edgington and Onghena, 2007) and adjusted with Bonferroni procedure.

RESULTS

In this study we aim at investigating the effect of affective touch on the dynamical coupling of physiological activities between romantic partners. With this goal in mind, we also extend previous research quantifying the somatic changes induced by touch during social interaction. Finally, we examine how these effects are modulated by empathy as a personality trait, both at individual and inter-individual level.

ONLINE QUESTIONNAIRES

We compared the effect of *Touch* and *Empathy State* on self-reports of emotion intensity and perceived coupling with romantic partner. We found similar results for both dependent variables (**Figure 2**). Participants felt more intense emotions [$F_{(1,\ 27)} = 29.31$, $p < 0.0001$] and perceived coupling [$F_{(1,\ 27)} = 22.19$, $p < 0.0001$] for the Touch as compared to the No Touch condition. There was also a main effect of the factor *Empathy State* [emotion intensity: $F_{(2.3,\ 61.9)} = 35.78$, $p < 0.0001$; perceived coupling: $F_{(2.7,\ 72.3)} = 20.45$, $p < 0.0001$], but no significant interaction. *Post-hoc* comparisons showed a significant effect for *Emotion* ("Incongruent Positive," "Incongruent Negative," "Congruent Positive," "Congruent Negative") vs. the Neutral condition ($p < 0.001$), indicating that subjects managed to immerse into an affective state. No significant effect was found for Congruent vs. Incongruent conditions, which implies that in general participants did not notice the manipulation of the Empathizer subject. This result is corroborated by the debriefing after the experiment: 12 out of 14 couples did not mention any perceived incongruence. More importantly, it shows that in the context of our study touch did not permit to communicate emotions with distinct valences. On the other hand, the strong effect of the *Touch* factor on emotion intensity supports the role of touch as an intensifier of affective processing.

PHYSIOLOGICAL DATA ANALYSIS AT SINGLE-SUBJECT LEVEL

Pulse Rate Variability

For each PRV variable we conducted a Two-Way ANOVA as described in Analysis procedure. Results were similar for all variables with a main effect of *Touch* [PRV-SD: $F_{(1,\ 27)} = 8.10$, $p < 0.01$; PRV-LF: $F_{(1,\ 27)} = 7.72$, $p < 0.05$; PRV-HF: $F_{(1,\ 27)} = 7.75$, $p < 0.01$], no significant main effect of *Empathy State* and no significant interaction between *Touch* and *Empathy State*. Paired *post-hoc* comparisons for *Touch* are reported in **Figure 3**. During Touch condition we observed a significant increase of PRV-SD ($p < 0.01$), PRV-LF ($p < 0.05$), and PRV-HF ($p < 0.01$) as compared to No Touch condition.

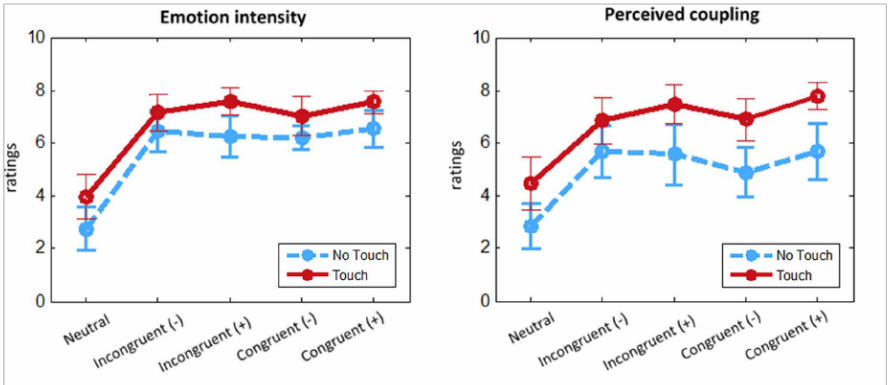
Respiration Volume per Time

The same ANOVA was performed for RVT. No significant main effect nor significant interaction was found.

Electrodermal Activity

Measure of EDA for all participants reveals a systematic pattern in time during the experiment (**Figure 4**). Taking each run separately we can distinguish two main SCR. A first SCR peak appears after the end of each run, at the beginning of rest period (**Figure 4**, dark gray band). It should be noted here that all runs terminated with a soft ring bell indicating that subjects could stop their emotional recall and begin filling the online questionnaires. Therefore, the first SCR peak is presumably ER and marks an attention shift, with the subject switching from a focused and introspective state of mind to a relaxed and extrospective state of mind.

A second, stronger, SCR peak appears at the beginning of the runs. While it tends to attenuate along the five first runs (a No Touch condition), we observe a strong and reliable response for the last five runs (a Touch condition). This is again an ER-SCR peak that, arguably, happens due to a steep increase of arousal. For objective assessment we measured its amplitude by simply taking the difference between maximum EDA within the 20 first seconds and EDA baseline value at the beginning of each run. The Two-Way repeated measure ANOVA revealed a main effect for *Touch* [$F_{(1,\ 27)} = 19.72$, $p < 0.0001$]. There was no significant main effect for *Empathy State* and no significant interaction.



SOURCE	DF	MSQ	F	P
TOUCH	1	73.032	29.314	0
touch error	27	2.491		
EMPATHY STATE	2.293	240.139	35.780	0
empathy state error	61.901	6.712		
INTERACTION	3.729	1.021	0.688	0.592
interaction error	100.693	1.484		

SOURCE	DF	MSQ	F	P
TOUCH	1	219.657	22.019	0
touch error	27	9.976		
EMPATHY STATE	2.677	131.591	20.445	0
empathy state error	72.272	6.436		
INTERACTION	3.029	2.578	0.795	0.501
interaction error	81.779	3.243		

FIGURE 2 | Online self-report ratings: means with 95% CIs and ANOVA tables. Left: Emotion intensity felt during previous run. **Right:** Perceived coupling with romantic partner during previous run. Two-Way ANOVA with repeated measures, departure from sphericity corrected with Greenhouse-Geisser method. $N = 28$.

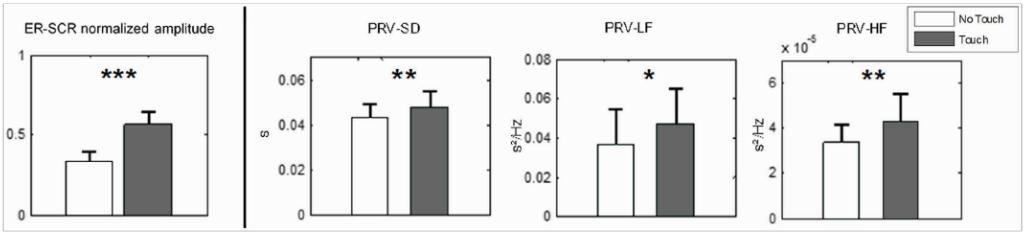


FIGURE 3 | Physiological measures at single-subject level (means with 95% CIs). Left: Electrodermal Activity, normalized amplitude of event-related skin conductance response at run's beginning. **Right:** variables of Pulse Rate Variability SD, LF, and HF. $N = 28$. Paired nonparametric permutation test, *** indicates $p < 0.001$, ** indicates $p < 0.01$ and * indicates $p < 0.05$.

Post-hoc permutation tests for *Touch* ($p < 0.001$) are presented in **Figure 3**, left.

This second ER-SCR peak appears to gather contributions from at least two components. A first component is certainly exogenous: it is a response to tactile stimulation when touch begins. This strong component contributes the most to the ER-SCR, as shown by its amplitude increase only for touch condition, as well as by the visual inspection of EDA time courses averaged over all participants (**Figure 4**, light gray bands). A second component, present in both Touch and No Touch conditions, may be endogenous, arising when subjects begin to immerse into an affective state. This component has a weaker contribution, as indicated by non-significant contrast of Emotion vs. Neutral conditions. The fact that it attenuates along the five first runs may be due to the habituation of subjects to autobiographic recall. These results indicate a strong and reliable response on EDA at touch stimulation onset.

Finally, the electrodermal activity in the white band of **Figure 4** appears to be composed of a mixing of slow waves and non-specific responses (NS-SCR). Interestingly, from 30 to 120 s of each run the EDA exhibits a high similarity between partners, especially in the Touch conditions. In the ensuing part of this section we will focus on this time period with the aim to quantify such patterns of intersubject physiological synchronization.

PHYSIOLOGICAL DATA ANALYSIS AT COUPLE LEVEL

We quantify linear relationships between the physiological signals of romantic partners by computing their cross-correlations. For PRV and RVT we process cross-correlation taking the entire run length, i.e., keeping time interval 0–120 s. For electrodermal activity we remove the first 30 s to avoid that high amplitude touch-related ER-SCR drives most of the correlation. We compute cross-correlation for each run, apply a Fisher z-transform and take the average for interval $(-1, 1\,\text{s})$ around maximum value. This way we obtain a robust estimation of maximum z-scores for each condition. Finally, the scores for EDA are transformed (cubic root) to satisfy the ANOVA assumption of normally distributed data.

Average intersubject cross-correlations for EDA and PRV are given in **Figure 5**. The 2-way repeated-measures ANOVA on EDA displayed a main effect for *Touch* [$F_{(1,\,13)} = 12.34$, $p < 0.005$]. There was no significant effect of *Empathy State* and no significant interaction. This result demonstrates that interpersonal touch intensifies coupling of electrodermal activity across romantic partners. For PRV and RVT no significant main effect nor significant interaction was found.

Does higher cross-correlation during tactile stimulation relate to similarities in our physiological response to touch, or is it an emergent property specific to the dynamical coupling? We introduce surrogate data in order to disentangle what is common to all subjects from what is specific to their interaction. This is realized by measuring cross-correlation between subjects from different couples (condition "Inter"). This is the appropriate condition for controlling whether the increase of physiological coupling is due to subject's contingent tactile interaction, or whether it is due to a phase-locked stereotypical response to touch. For instance, it has been employed as a control condition in several hyperscanning studies (e.g., Astolfi et al., 2010; Jiang et al., 2012; Yun et al., 2012). For each run, considering $Ns = 28$ participants we process all Ns $(Ns - 2)/2 = 364$ different cross-correlations "Inter." Finally, from these experimental and surrogate data we perform a mixed 2×2 ANOVA with *Touch* as repeated measures factor (two levels: "Touch," "No Touch") and *Matching* (two levels: "Intra," "Inter") as independent measures factor. Such analysis (**Figure 6**) for EDA reveals significant main effect for *Touch* [$F_{(1,\,376)} = 15.96$, $p < 0.00001$] and for *Matching* [$F_{(1,\,376)} = 10.29$, $p < 0.002$] on interpersonal coupling. There was no significant interaction. For PRV we found a marginally significant effects for *Touch* [$F_{(1,\,376)} = 3.21$, $p = 0.074$] and for *Matching* conditions [$F_{(1,\,376)} = 2.79$, $p = 0.095$] and no significant interaction. We note that data variance is very high. This may be due to the fact that the coupling measure is drawn from multiple subjects whose response to the emotional task might be very diverse. Considering our results altogether we hypothesize that an effect for Touch on PRV exists, but that our sample size is insufficient to allow its detection.

Results presented here suggest that: (1) touch induces a stereotypical response on all subjects, as implied by increase of inter-couple cross-correlation for Touch vs. No Touch conditions and absence of interaction; (2) beyond these similitudes, during touch EDA displays dynamics that are genuine to the reciprocal interaction of romantic partners, as demonstrated with significant decrease of average maximal cross-correlation when computed across rather than within couples.

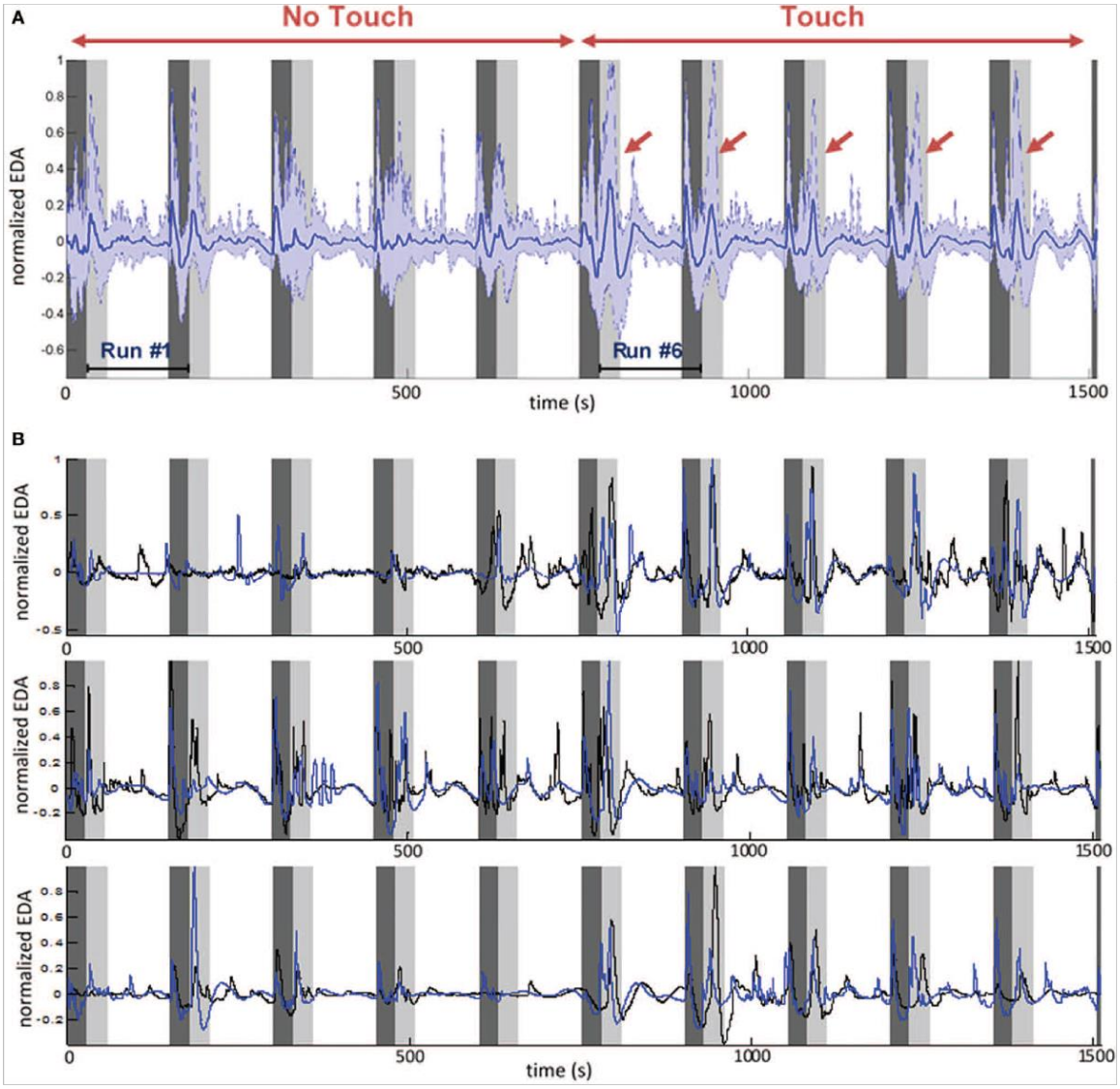
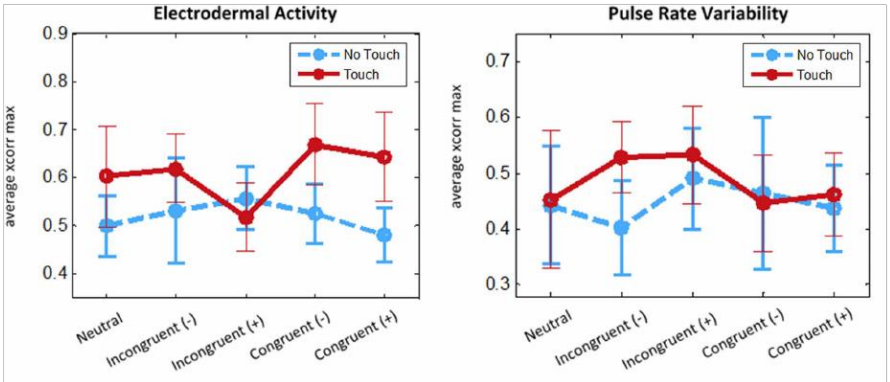


FIGURE 4 | Time course of electrodermal activity (EDA) during the entire experiment. The sequence of 10 runs is shown. Dark gray area: rest periods. Light gray area: first 30 s of each run. Run 1–5: No Touch block. Run 6–10: Touch block. **(A)** EDA averaged for all participants ($N = 28$). Dark blue: mean value. Light blue: 5 and 95th percentiles. Red arrows show touch-related ER-SCR. Note that run sequence may be different for each couple, i.e., different conditions are mixed in this average, but order of Touch/No Touch blocks is always the same. **(B)** Example of EDA individual time courses for three different couples. It is visible here that Touch increases individual physiological dynamics and intensifies patterns of inter-subject synchronization.

CORRELATION BETWEEN EMPATHY SCORES AND PHYSIOLOGICAL MEASURES

Is there a relation between empathy as a personality trait and physiological coupling among romantic partners, and how does it relate with affective touch? We address this by computing correlation between intersubject maximum cross-correlations and the scores obtained from empathy questionnaires (**Figure 7**). Here we use nonparametric Spearman rank correlation because besides being less sensitive to outliers than Pearson's correlation, it is also sensitive to any form of correlation, not just linear, as long as it is monotonic (Rousselet and Pernet, 2012).

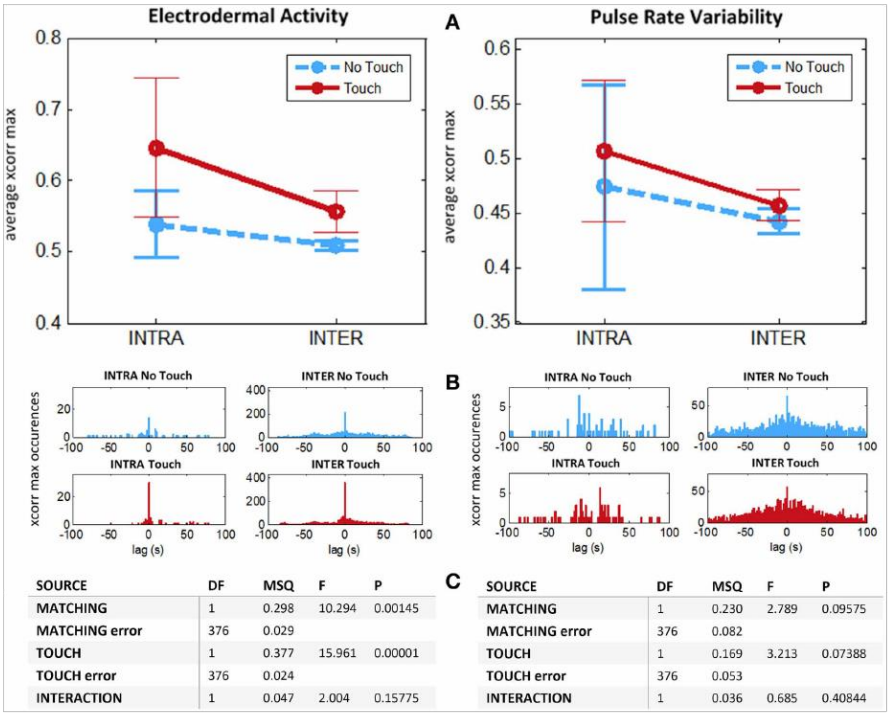
First, we investigated the possible relation between empathy scores and the general level of intersubject cross-correlation, i.e., merging all conditions. For EDA we found a negative correlation between maximum cross-correlation and scores obtained for "splitting with emotions" component [$r_{(26)} = -0.55$, $p < 0.05$].



SOURCE	DF	MSQ	F	P
TOUCH	1	0.293	12.340	0.004
touch error	13	0.024		
EMPATHY STATE	3.208	0.019	0.818	0.498
empathy state error	41.700	0.023		
INTERACTION	2.958	0.059	1.711	0.181
interaction error	38.458	0.035		

SOURCE	DF	MSQ	F	P
TOUCH	1	0.047	1.233	0.287
touch error	13	0.038		
EMPATHY STATE	3.309	0.023	0.827	0.496
empathy state error	43.011	0.028		
INTERACTION	2.738	0.030	0.675	0.560
interaction error	35.597	0.044		

FIGURE 5 | Physiological coupling between romantic partners. $N = 14$ couples. For each run we compute the average cross-correlation after Fisher z-transform for interval (−1, 1 s) around maximum value. **Top:** Means with 95% CIs. **Bottom:** Two-Way ANOVA with repeated measures, departure from sphericity corrected with Greenhouse-Geisser method. **Left:** Electrodermal Activity. **Right:** Pulse Rate Variability.



SOURCE	DF	MSQ	F	P
MATCHING	1	0.298	10.294	0.00145
MATCHING error	376	0.029		
TOUCH	1	0.377	15.961	0.00001
TOUCH error	376	0.024		
INTERACTION	1	0.047	2.004	0.15775

SOURCE	DF	MSQ	F	P
MATCHING	1	0.230	2.789	0.09575
MATCHING error	376	0.082		
TOUCH	1	0.169	3.213	0.07388
TOUCH error	376	0.053		
INTERACTION	1	0.036	0.685	0.40844

FIGURE 6 | Average intersubject maximum cross-correlations for experimental (INTRA) and surrogate (INTER) data. $N = 14$ couples. For each run we compute the average cross-correlation after z-transform for interval (−1, 1 s) around maximum value. Left: Electrodermal Activity. Right: Pulse Rate Variability. **(A)** Means with 95% CIs. **(B)** Histograms of time lags for maximum cross-correlations. **(C)** ANOVA table for mixed design, *Touch*: repeated measures factor (Touch vs. No Touch), *Matching*: independent measures factor. (Intra vs. Inter).

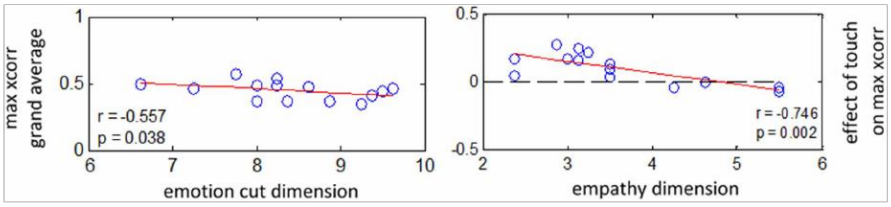


FIGURE 7 | EDA: correlations between effect of touch on interpersonal coupling and scores at empathy questionnaire. $N = 14$ couples. **Left:** Spearman correlation between grand average of maximum cross-correlation and score obtained for "splitting with emotions" component. **Right:** Spearman correlation between effect size for touch on intersubject maximum cross-correlation (averaged from lag −1 to +1 s for all conditions) and score obtained for "empathy" component.

This shows a trend for partners to be more coupled when they are more empathic, i.e., scoring lower at "splitting with emotions." Secondly, we inquired whether the effect of touch on physiological coupling is related to the empathy level of participants. Results reveal a negative correlation between the effect size of touch on maximal intersubject cross-correlation and scores obtained for "empathy" dimension [$r_{(26)} = -0.74$, $p < 0.002$]. We did not find any significant relation between empathy scores and cross-correlation for RVT and PRV.

In short, these results indicate a tendency for partners to be more coupled when they are more empathic. In addition, they show that affective touch had a stronger impact on coupling of electrodermal activity with their partners among less empathic subjects.

DISCUSSION

To the best of our knowledge this study is the first exploration of both interpersonal and reciprocal aspects of human physiology during affective touch and empathy. Analysis at an inter-individual level revealed that during online interaction interpersonal touch increases coupling of electrodermal activity across interactants. We found a similar trend for PRV. Physiological activities displayed dynamics that are genuine to each couple's interaction, as demonstrated by the lower coupling across as compared to within dyads. In addition, analysis at an intra-individual level showed that affective touch induces strong and reliable changes in our physiological states, both for PRV and electrodermal activity.

INTERPERSONAL PHYSIOLOGICAL COUPLING DURING TOUCH IS EMOTION-UNSPECIFIC

We did not find any significant effect for the manipulation of empathy states on interpersonal physiological coupling. Instead, we found a comparable level of coupling during Neutral (control) condition and conditions when subjects were required to immerse into an emotional state. The validity of the control condition can be verified with subjective reports showing a significant decrease of emotion intensity felt during Neutral condition as compared to the other emotional conditions. This result indicates that touch alone may suffice to enhance interpersonal coupling, regardless the intensity and valence of the emotion felt.

The effects found here for social touch must be considered in light of the context in which touch occurred, i.e., among romantic partners. From an evolutionary viewpoint, dynamic touch in close relationships essentially has a supportive function and it is thought to create a psycho-pharmacological environment in which mutual trust can develop (Dunbar, 2010). It is plausible that interpersonal touch acts more as a facilitator than as a medium for communication of affect. This may be especially true for distant (less intimate) relationships, where individuals usually rely on more explicit channels for emotion display, such as vision and audition. This could explain the fact that the effect of interpersonal touch on physiological coupling is not dependent of whether subjects are actually immersed or not into an emotional state.

INTIMATE TOUCH DID NOT ALLOW TO COMMUNICATE DISTINCT EMOTION

Previous behavioral studies on tactile communication of affect have put forward that touch can communicate distinct emotions (Hertenstein et al., 2006, 2009; Thompson and Hampton, 2011). However, in these works, subjects were not asked to immerse themselves into emotional states, but were rather meant to pose emotional expressions. In their experimental paradigm "encoders" were explicitly prompted to transmit specific stereotypical emotions, and "decoders" were administrated a force-choice response sheet with a list of emotions to retrieve. As a consequence, the exact nature of transmitted information was not clear, i.e., one could not distinguish whether subjects were communicating intentions rather than emotions.

In our study, communication of emotions was assessed implicitly and the task was focused on emotion feeling rather than emotion transmission. On one hand, we found that in this context touch did not permit to communicate distinct emotions, as shown by unnoticed manipulation of Empathizer subjects. This was observed despite the fact that being romantic partners the participants within dyads knew each other very well, and that for incongruent conditions they were submerged into emotions with completely opposed valence. On the other hand we revealed a predominant increase of physiological coupling during touch when measured within rather than across interacting dyads. This provides evidence that touch alone can convey covert information. This haptic social communication, in turn, is sufficient for the dynamical coupling of bodily states between interactants.

Overall, the observations from our study and those from previous literature are not mutually exclusive. Let us advance an

integrative interpretation. When people are explicitly asked to encode and decode a tactile message, they can effectively communicate distinct affective intents, as shown in Hertenstein et al. (2006). However, we argue that such overt interpretation of meaningful gestures does not involve emotional processes, but instead rely on more high-level cognitive mentalizing skills in a similar fashion as would necessitate a social game of charades. Here we show that haptic communication is not about stereotypical emotions. We argue rather that physical touch carries covert and partly unconscious information at a very low, implicit level, leaving the door open for our bodies to resonate.

WHICH MECHANISMS ALLOW FOR INTERPERSONAL VISCERAL RESONANCE?

Recent investigations revealed that dynamic social touch is subserved by specific neural pathways, both on peripheral neurophysiology with the CT afferent, and on the cortical level, where these afferent pathways target brain structures associated with affective and homeostatic processing (Morrison et al., 2010). Functionally, CT afferents select a range of velocities likely to have social-affective relevance, preferring speeds within the range of a gentle caress (Löken et al., 2009). Anatomically, CT fibers have more in common with interoceptive and visceral systems than to exteroceptive afferent from sensory discriminative pathways (Morrison et al., 2010). At an individual level, socially relevant tactile stimulations—or even their mere observation (Morrison et al., 2011)—activate these social-affective pathways, which in turn modulate the homeostatic state of the organism through processing of CT information in the insular cortex (Olausson et al., 2010).

Therefore, the physiological state of one individual can be influenced by tactile inputs from another individual. At an interindividual level, we presume that touch mediates (un)conscious coadaptation of autonomic activities during reciprocal interaction. In our experiment we provided evidence that touch alone conveys sufficient information for allowing a somatovisceral resonance between interacting individuals. We note that for most couples maximal interindividual cross-correlations occurred at lag 0 s, i.e., they were instantaneous, as can be seen on the histogram of their occurrences per time lag (**Figure 6**). This absence of delay indicates that autonomic synchronies could not be explained by intentional imitation, but rather as an instantaneous, unconscious phenomenon.

In this study, due to the social and dynamic nature of touch between the romantic partners, it is reasonable to assume that CT fibers were recruited when the two partners touched each other. During interpersonal reciprocal touch, these low-level dedicated pathways may play a decisive role for the emergence of a physiological coupling at an interindividual level. According to Olausson et al. (2002), CT fibers can be found on the forearm skin and dorsum of the hand, but not on the glabrous skin of the palm. Using our experimental apparatus (a concealed space between two opaque partitions, see **Figure 1**) the participants could touch each other's hand and no further than half of their forearm. We did not instructed the subjects to apply specific strokes or movements, but instead they were asked to touch each other freely. Doing so, our aim was to evoke a tactile stimulation similar to their natural touch. The shortcoming of this choice is that in this study we are not able to disentangle the precise type and/or location of interpersonal touch and that we cannot verify the actual recruitment of the CT fibers in this experiment, leaving the question open for further research.

A SUPPORTING HAND WHEN EMPATHY LACKS

In this experiment we were also interested in exploring how empathy as a personality trait relates with intersubject physiological coupling. Empathy trait scores were evaluated using the CEC scale (Favre et al., 2005), which distinguishes three components: "empathy," "emotional contagion," and "splitting with emotions" (**Box 1**). Favre defines the "splitting with emotions" dimension as an index of our mostly unconscious propensity to distancing from affect when it usually induces suffering and/or loss of control. This dimension implies a partial blockage of processes involved in emotion contagion and empathy. In a validation study on 761 pupils from 8 to 17 years old, it was shown to be more developed in male subjects and to constitute an indirect index of the risks of developing violent behaviors (Favre et al., 2009).

We obtained several correlations between empathy trait scores and interpersonal physiological coupling. First, we found a significant tendency for partners to be more coupled in average when they scored less at the "splitting with emotions" component. This result supports the notion that personal developmental trajectories, in terms of emotion processing, empathy, and affective defensiveness, may be reflected by related abilities to form a visceral connection with others. This observation can be seen as a comforting argument for coupling of autonomic activities to form the prerequisites for empathy. Besides, it is very likely that individuals with pathological social impairments in general present a higher splitting with emotions (albeit this affirmation requires controlled validation). Extrapolating from the tendency we exposed, it is possible that population with pathological social impairments suffers from an impaired ability to create and maintain an interpersonal physiological ground during online social interaction. Likewise, if touch is an essential channel for creating bonds at a physiological level, then disruption in its processing should be associated with disruption in processing and regulation of emotion and in a social context. This conjecture is supported by recent findings that individuals having high autistic traits exhibit disruptions in the neural systems associated with processing of affective touch (Voos et al., 2012). Putative relation between autistic traits and interpersonal physiological coupling during affective touch should be the subject of future investigations.

We observed that touch had a greater effect on physiological coupling among couples who scored lower at empathy items. This may indicate that less empathic romantic partners were also less familiar with the kind of warm and comforting touch that was solicited during experiment, hence they exhibited an increased contrast in their physiological resonance. More importantly, this last result shows that affective touch can bring romantic partners "viscerally" closer, thereby increasing intimacy and providing a remarkable medium for partner support. This gives additional support for the beneficial effects of warm touch on couple's well-being. Whereas touch is part of the oldest treatment modalities, only very recently we have begun to assess its biochemical,

physiological, cognitive, and emotional effects in controlled studies (Field, 1998). An increasing body of evidence demonstrates that non-massage warm touch among couples has a beneficial influence on multiple stress-sensitive systems: lower cardiovascular reactivity to stressful life events (Grewen et al., 2003), lower blood pressure (Light et al., 2005), enhanced oxytocin activity, and lower stress hormone levels for both husbands and wives (Holt-Lunstad et al., 2008), decreased symptoms of subclinical depression (Holt-Lunstad et al., 2011). Mere contact pressure of holding a husband's hand has been shown to reduce activation in the neural systems supporting response to an impending threat (Coan et al., 2006). Not to mention that positive effects of warm touch are already widely recognized by therapists in osteopathy, haptonomy, and palliative care. By extending the focus to multiple interacting individuals, in this study we have revealed a physiological coupling across partners during affective touch. This intersubjective mechanism may play an indirect role for stress alleviation during affiliative behaviors by allowing spouses for increased support and reciprocal openness. The findings provided here may help us better understand the protective influence of warm touch in the prevention and care of stress-related diseases in close relationships.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Anna Tcherkassof and Edouard Gentaz for help on design of experimental paradigm. Michael Acquadro's technical assistance during data acquisition is greatly appreciated. This work was partially supported by the Grenoble Institute of Technology (Grenoble-INP), "Bonus Qualité Recherche" 8-2010 and by the European project ERC-2012-AdG-320684-CHESS.

REFERENCES

Adolphs, R. (2010). Conceptual challenges and directions for social neuroscience. *Neuron* 65, 752–767. doi: 10.1016/j.neuron.2010.03.006

Astolfi, L., Toppi, J., De Vico Fallani, F., Vecchiato, G., Salinari, S., Mattia, D., et al. (2010). Neuroelectrical hyperscanning measures simultaneous brain activity in humans. *Brain Topogr.* 23, 243–256. doi: 10.1007/s10548-010-0147-9

Banissy, M. J., and Ward, J. (2007). Mirror-touch synesthesia is linked with empathy. *Nat. Neurosci.* 10, 815–816. doi: 10.1038/nn1926

Birn, R. M., Diamond, J. B., Smith, M. A., and Bandettini, P. A. (2006). Separating respiratory-variation-related fluctuations from neuronal-activity-related fluctuations in fMRI. *Neuroimage* 31, 1536–1548. doi: 10.1016/j.neuroimage.2006.02.048

Blakemore, S.-J., Bristow, D., Bird, G., Frith, C., and Ward, J. (2005). Somatosensory activations during the observation of touch and a case of vision-touch synaesthesia. *Brain* 128, 1571–1583. doi: 10.1093/brain/awh500

Boucsein, W., Fowles, D. C., Grimnes, S., Ben-Shakhar, G., Roth, W. T., Dawson, M. E., et al. (2012). Publication recommendations for electrodermal measurements. *Psychophysiology* 49, 1017–1034. doi: 10.1111/j.1469-8986.2012.01384.x

Chatel-Goldman, J., Schwartz, J.-L., Jutten, C., and Congedo, M. (2013). Nonlocal mind from the perspective of social cognition. *Front. Hum. Neurosci.* 7:117. doi: 10.3389/fnhum.2013.00107

Coan, J. A., Schaefer, H. S., and Davidson, R. J. (2006). Lending a hand: social regulation of the neural response to threat. *Psychol. Sci.* 17, 1032–1039. doi: 10.1111/j.1467-9280.2006.01832.x

Decety, J., and Jackson, P. (2006). A social-neuroscience perspective on empathy. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 15, 54–58. doi: 10.1111/j.0963-7214.2006.00406.x

De Vignemont, F., and Singer, T. (2006). The empathic brain: how, when and why? *Trends Cogn. Sci.* 10, 435–441. doi: 10.1016/j.tics.2006.08.008

DiMascio, A., Boyd, R. W., and Greenblatt, M. (1957). Physiological correlates of tension and antagonism during psychotherapy; a study of interpersonal physiology. *Psychosom. Med.* 19, 99–104.

Dolto-Tolitch, C. (1997). Pre- and postnatal haptonomic communication, affective security and development. *Int. J. Prenat. Perinat. Psychol. Med.* 9, 165–180.

Dunbar, R. I. M. (2010). The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34, 260–268. doi: 10.1016/j.neubiorev.2008.07.001

Edgington, E., and Onghena, P. (2007). *Randomization Tests.* 4th Edn. Boca Raton, FL: Chapman & Hall/CRC.

Favre, D., Joly, J., Reynaud, C., and Salvador, L. L. (2005). Empathie, contagion émotionnelle et coupure par rapport aux émotions. *Enfance* 57, 363. doi: 10.3917/enf.574.0363

Favre, D., Joly, J., Reynaud, C., and Salvador, L.-L. (2009). Empathy, emotional contagion and splitting with emotions: validation of a test to locate and help pupils at risk. *Eur. Rev. Appl. Psychol.* 59, 211–227. doi: 10.1016/j.erap.2009.03.004

Field, T. (2001). *Touch.* Cambridge: The MIT Press.

Field, T. M. (1998). Massage therapy effects. *Am. Psychol.* 53, 1270–1281.

Gallace, A., and Spence, C. (2010). The science of interpersonal touch: an overview. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34, 246–259. doi: 10.1016/j.neubiorev.2008.10.004

Grewen, K. M., Anderson, B. J., Girdler, S. S., and Light, K. C. (2003). Warm partner contact is related to lower cardiovascular reactivity. *Behav. Med.* 29, 123–130. doi: 10.1080/08964280309596065

Hayano, J., Barros, A. K., Kamiya, A., Ohte, N., and Yasuma, F. (2005). Assessment of pulse rate variability by the method of pulse frequency demodulation. *Biomed. Eng. Online* 4, 62. doi: 10.1186/1475-925X-4-62

Hertenstein, M. J., Holmes, R., McCullough, M., and Keltner, D. (2009). The communication of emotion via touch. *Emotion* 9, 566–573. doi: 10.1037/a0016108

Hertenstein, M. J., Keltner, D., App, B., Bulleit, B. A., and Jaskolka, A. R. (2006). Touch communicates distinct emotions. *Emotion* 6, 528–533. doi: 10.1037/1528-3542.6.3.528

Holt-Lunstad, J., Birmingham, W. A., and Light, K. C. (2008). Influence of a "warm touch" support enhancement intervention among married couples on ambulatory blood pressure, oxytocin, alpha amylase, and cortisol. *Psychosom. Med.* 70, 976–985. doi: 10.1097/PSY.0b013e318187aef7

Holt-Lunstad, J., Birmingham, W., and Light, K. C. (2011). The influence of depressive symptomatology and perceived stress on plasma and salivary oxytocin before, during and after a support enhancement intervention. *Psychoneuroendocrinology* 36, 1249–1256. doi: 10.1016/j.psyneuen.2011.03.007

Jiang, J., Dai, B., Peng, D., Zhu, C., Liu, L., and Lu, C. (2012). Neural synchronization during face-to-face communication. *J. Neurosci.* 32, 16064–16069. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2926-12.2012

Keysers, C., and Gazzola, V. (2007). Integrating simulation and theory of mind: from self to social cognition. *Trends Cogn. Sci.* 11, 194–196. doi: 10.1016/j.tics.2007.02.002

Knapp, M. L., Hall, J. A., and Horgan, T. G. (2012). *Nonverbal Communication in Human Interaction*. Boston, MA: Cengage Learning.

Konvalinka, I., Xygalatas, D., Bulbulia, J., Schjødt, U., Jegindø, E.-M., Wallot, S., et al. (2011). Synchronized arousal between performers and related spectators in a fire-walking ritual. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 8514–8519. doi: 10.1073/pnas.1016955108

Krueger, J., and Michael, J. (2012). Gestural coupling and social cognition: Möbius Syndrome as a case study. *Front. Hum. Neurosci.* 6:81. doi: 10.3389/fnhum.2012.00081

Lane, R. D., McRae, K., Reiman, E. M., Chen, K., Ahern, G. L., and Thayer, J. F. (2009). Neural correlates of heart rate variability during emotion. *Neuroimage* 44, 213–222. doi: 10.1016/j.neuroimage.2008.07.056

Lawrence, E. J., Shaw, P., Baker, D., Baron-Cohen, S., and David, A. S. (2004). Measuring empathy: reliability and validity of the empathy quotient. *Psychol. Med.* 34, 911–924. doi: 10.1017/S0033291703001624

Levenson, R., and Ruef, A. (1992). Empathy: a physiological substrate. *J. Pers. Soc. Psychol.* 63, 234–246.

Levenson, R. W., and Gottman, J. M. (1983). Marital interaction: physiological linkage and affective exchange. *J. Pers. Soc. Psychol.* 45, 587–597.

Light, K. C., Grewen, K. M., and Amico, J. A. (2005). More frequent partner hugs and higher oxytocin levels are linked to lower blood pressure and heart rate in premenopausal women. *Biol. Psychol.* 69, 5–21. doi: 10.1016/j.biopsycho.2004.11.002

Löken, L. S., Wessberg, J., Morrison, I., McGlone, F., and Olausson, H. (2009). Coding of pleasant touch by unmyelinated afferents in humans. *Nat. Neurosci.* 12, 547–548. doi: 10.1038/nn.2312

Malmo, R. B., Boag, T. J., and Smith, A. A. (1957). Physiological study of personal interaction. *Psychosom. Med*. 19, 105–119.

Mehrabian, A. (1997). Relations among personality scales of aggression, violence, and empathy: validational evidence bearing on the risk of eruptive violence scale. *Aggress. Behav*. 23, 433–445. doi: 10.1002/(SICI)1098-2337(1997)23:6<433::AID-AB3>3.0.CO;2-H

Morrison, I., Björnsdotter, M., and Olausson, H. (2011). Vicarious responses to social touch in posterior insular cortex are tuned to pleasant caressing speeds. *J. Neurosci*. 31, 9554–9562. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0397-11.2011

Morrison, I., Löken, L. S., and Olausson, H. (2010). The skin as a social organ. *Exp. Brain Res*. 204, 305–314. doi: 10.1007/s00221-009-2007-y

Müller, V., and Lindenberger, U. (2011). Cardiac and respiratory patterns synchronize between persons during choir singing. *PLoS ONE* 6:e24893. doi: 10.1371/journal.pone.0024893

Olausson, H., Lamarre, Y., Backlund, H., Morin, C., Wallin, B. G., Starck, G., et al. (2002). Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex. *Nat. Neurosci*. 5, 900–904. doi: 10.1038/nn896

Olausson, H., Wessberg, J., Morrison, I., McGlone, F., and Vallbo, A. (2010). The neurophysiology of unmyelinated tactile afferents. *Neurosci. Biobehav. Rev*. 34, 185–191. doi: 10.1016/j.neubiorev.2008.09.011

Oullier, O., de Guzman, G. C., Jantzen, K. J., Lagarde, J., and Kelso, J. A. S. (2008). Social coordination dynamics: measuring human bonding. *Soc. Neurosci*. 3, 178–192. doi: 10.1080/17470910701563392

Preston, S. D., and de Waal, F. B. M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behav. Brain Sci*. 25, 1–20; discussion 20–71. doi: 10.1017/S0140525X02000018

Quintana, D. S., Guastella, A. J., Outhred, T., Hickie, I. B., and Kemp, A. H. (2012). Heart rate variability is associated with emotion recognition: direct evidence for a relationship between the autonomic nervous system and social cognition. *Int. J. Psychophysiol*. 86, 168–172. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2012.08.012

Rousselet, G. A., and Pernet, C. R. (2012). Improving standards in brain-behavior correlation analyses. *Front. Hum. Neurosci*. 6:119. doi: 10.3389/fnhum.2012.00119

Schäfer, A., and Vagedes, J. (2013). How accurate is pulse rate variability as an estimate of heart rate variability? A review on studies comparing photoplethysmographic technology with an electrocardiogram. *Int. J. Cardiol*. 166, 15–29. doi: 10.1016/j.ijcard.2012.03.119

Schilbach, L. (2010). A second-person approach to other minds. *Nat. Rev. Neurosci*. 11, 449. doi: 10.1038/nrn2805-c1

Task Force. (1996). Heart rate variability. Standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use. *Eur. Heart J*. 17, 354–381.

Thompson, E. H., and Hampton, J. A. (2011). The effect of relationship status on communicating emotions through touch. *Cogn. Emot*. 25, 295–306. doi: 10.1080/02699931.2010.492957

Voos, A. C., Pelphrey, K. A., and Kaiser, M. D. (2012). Autistic traits are associated with diminished neural response to affective touch. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci*. 8, 378–386. doi: 10.1093/scan/nss009

Yun, K., Watanabe, K., and Shimojo, S. (2012). Interpersonal body and neural synchronization as a marker of implicit social interaction. *Sci. Rep*. 2, 959. doi: 10.1038/srep00959

Conflict of Interest Statement: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Received: 31 August 2013; accepted: 07 March 2014; published online: 27 March 2014.
Citation: Chatel-Goldman J, Congedo M, Jutten C and Schwartz J-L (2014) Touch increases autonomic coupling between romantic partners. Front. Behav. Neurosci. 8:95. doi: 10.3389/fnbeh.2014.00095
This article was submitted to the journal Frontiers in Behavioral Neuroscience.
Copyright © 2014 Chatel-Goldman, Congedo, Jutten and Schwartz. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) or licensor are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

4.2.2 Addendum

Peu après avoir soumis la version définitive de l'article, nous avons découvert plusieurs publications antérieures qui présentent un intérêt majeur pour notre étude. Ces recherches portent sur la corégulation affective entre partenaires proches, le couplage physiologique que cela peut entraîner, et les outils permettant de mesurer ce couplage. Il serait peu rigoureux de passer sous silence cette partie de la littérature, centrale pour notre sujet, et qui de surcroit étaye nos résultats et les éclaire sous un jour nouveau. Nous la présentons donc brièvement ici.

4.2.2.1 Complément théorique et expérimental: notion de corégulation affective

De façon générale, cette littérature est issue d'une communauté hors neurosciences sociales et plutôt orientée sur la psychologie du couple et des émotions. Il est à noter que, de façon similaire, les auteurs marquent le pas en insistant sur la nécessité d'étudier les dynamiques interpersonnelles plutôt que l'activité des sujets seuls. Cet élan interactif est appuyé par le développement d'un cadre théorique riche autour de la notion de *corégulation affective* (Sbarra and Hazan, 2008), dont voici la définition opérationnelle, proposée par Butler and Randall (2013) :

- coregulation : "*bidirectional linkage of oscillating emotional channels (subjective experience, expressive behavior, and autonomic physiology), which contributes to emotional and physiological stability for both partners in a close relationship*"[1].

La notion de « voies affectives oscillatoires » est à comprendre comme la fluctuation de nos expériences émotionnelles et de leurs manifestations subjectives, expressives et physiologiques. Ces oscillations sont le résultat d'ajustements ayant pour but d'assurer un équilibre homéostatique tout en s'adaptant aux demandes internes et externes de la situation[2]. En d'autres termes, la corégulation est le processus par lequel les membres d'un couple s'ajustent émotionnellement l'un à l'autre afin de maintenir, de façon dynamique, une certaine balance affective.

D'un point de vue évolutif, ici l'idée centrale est que cet ajustement réciproque contribue à la santé et au bien-être de chacun en distribuant le risque de menace sur tous les individus, ce qui en retour diminue le stress (modèle de la *social baseline*; Coan, 2008). S'il peut mettre en jeu des étrangers, cet effet de partage du risque et de la charge affective s'accentue encore dans les relations d'attachement affectif entre partenaires intimes. Ces « régulateurs cachés » ne deviennent apparents que lorsqu'ils disparaissent, comme lors d'une perte, d'une séparation ou d'une indisponibilité affective (dépression, trouble social, déficience clinique, etc.), ce qui entraine alors toute une variété de dérégulations

[1] En français, traduction approchée: *Couplage interpersonnel et bidirectionnel d'activités affectives (expérience subjective, comportement expressif, activité physiologique) qui oscillent autour d'un certain équilibre. Contribue à la stabilité émotionnelle et physiologique pour les deux membres d'une relation d'attachement.*

[2] A un niveau individuel, on parle d'allostasie et d'homéostasie, l'ensemble des processus par lesquels l'organisme maintient son équilibre physiologique en fonction des contraintes internes et externes, pour optimiser ses performances en minimisant les coûts métaboliques. Par exemple, le rythme cardiaque fluctue en permanence autour d'un niveau moyen qui lui-même varie suivant les demandes énergétiques.

comportementales et psychologiques[1]. Les auteurs apportent un nombre conséquent d'arguments empiriques qui soutiennent l'existence et l'importance de la corégulation dans les relations parents-enfants et dans les relations intimes, d'attachement et de sécurité.

De façon critique, cette définition opérationnelle permet à Butler and Randall (2013) de distinguer deux types d'ajustements réciproques entre individus. Les processus *morphostatiques*, d'une part, correspondent à une corégulation affective telle que vue jusqu'à présent: des rétroactions négatives entre partenaires permettent d'atténuer les déviations et font revenir le système dyadique dans un état affectif stable. A l'inverse, les processus *morphogéniques* correspondent à une *dé*régulation affective: des rétroactions positives entre partenaires entraînent une déviation accrue vers un état affectif altéré. Cette clarification a son importance, car elle distingue la corégulation affective (morphostatique) de processus tels que l'empathie, la transmission et la contagion émotionnelle (morphogéniques, car en transmettant effectivement une émotion, on fait dévier son partenaire de son état affectif initial).

Qu'est-ce que cette approche théorique apporte de nouveau à notre étude? Pour commencer, en se basant sur une littérature largement dissociée de la nôtre, la notion de corégulation met en avant des éléments complémentaires pour expliquer le contexte d'apparition et le rôle possible du couplage physiologique. En particulier, les idées développées ici appuient l'importance du couplage dans les relations intimes et son rôle probablement déterminant pour la santé et le bien-être, ce que nous avions souligné à la fin de la discussion.

Plus loin encore: ce cadre permet de mieux comprendre le phénomène que nous avons observé. Un aspect déconcertant dans nos résultats est d'avoir retrouvé un couplage physiologique plus intense lors du toucher *quelle que soit la condition affective* des partenaires. Initialement, nous cherchions à mettre en évidence les dynamiques interpersonnelles de la transmission émotionnelle et de l'empathie. Cependant, au vu de la distinction opérée ici entre processus morphogéniques et morphostatiques, il est possible que nous ayons en fait observé la manifestation d'une corégulation affective plutôt que d'une transmission des émotions. En effet, dans notre expérience, toutes les conditions pour la corégulation sont remplies : 1) les dyades choisies sont des partenaires en couple, 2) la tâche d'évocation d'un évènement intense s'apparente plus à une prise de recul et régulation *a posteri* (comme lors d'un debriefing par exemple) qu'à une réelle immersion et contagion/transmission émotionnelle (ce qui aurait pu être le cas sur le moment), et 3) si les expressions faciales et la voix sont adaptées pour transmettre rapidement des émotions «vitales», le toucher quant à lui est plutôt un canal de prédilection pour l'apaisement et le support affectif.

Ce dernier point soulève la question importante de l'échelle temporelle des corégulations affectives, encore méconnue à ce jour (Butler and Randall, 2013). En effet, les résultats empiriques actuels sur la corégulation au sein du couple font état d'un phénomène qui semble se produire aussi bien sur du

[1] Troxel (2013), dans son commentaire de l'article de Butler and Randall (2013), pointe vers des similarités frappantes dans la définition et le rôle fonctionnel de la corégulation, et du système circadien humain. Ce dernier réfère lui aussi à des fluctuations de processus biologiques dont la périodicité est à la fois régulée et perturbée par l'environnement. De façon similaire, les symptômes d'un individu « free-running » (seul, sans influence extérieure) sont identiques dans ces deux cas (perte de repère au niveau circadien / perte d'un objet d'attachement) : malaise, perturbation du sommeil, perte d'appétit, dépression, etc.

court terme (secondes, minutes) que sur du plus long terme (heures, journées)[1]. Ce large horizon temporel n'est pas surprenant, au vu de la nature dynamique et multi-échelle du développement affectif (Table 1.2). Dans le cas de notre étude, il semble plausible que nous ayons observé la manifestation physiologique d'une corégulation affective dont l'échelle temporelle, si elle semble se retrouver déjà au niveau de la minute, s'inscrit (surtout ?) sur du plus long terme. On « touche » ici aux liens d'attachement qui unissent des partenaires proches, et qui se tissent lentement et patiemment.

Pour finir sur l'aspect théorique, cette littérature récente ouvre sur plusieurs questions et directions de recherche qui nous semblent pertinentes :

- La seule présence de n'importe quel étranger, ou de son partenaire, suffit-elle à induire un couplage, à déclencher un processus de corégulation affective ?
- A quelle(s) échelle(s) temporelle(s) se déroule la corégulation ?
- Quels sont les mécanismes biologiques sur lesquels elle repose ?
- Pourquoi et comment certains couples parviennent à trouver un point d'équilibre au niveau affectif ? Comment définir cet équilibre ?
- Est-ce que les dysfonctionnements et troubles sociaux tels que l'autisme affectent les capacités à se coréguler ? Si oui, en quoi, et comment y remédier ?

4.2.2.2 Complément méthodologique : modèles de couplage physiologique

Un second volet de ce pan oublié de la littérature concerne des aspects plus méthodologiques. Dans ce domaine issu plutôt des sciences humaines et sociales, la théorie a devancé les méthodes d'analyse, un écart que certains auteurs commencent à dénoncer. En particulier, plusieurs travaux récents visent à fournir de nouveaux outils pour l'analyse du couplage physiologique.

Ce cadre d'analyse est relativement simple en comparaison de l'hyperscanning-EEG, avec des signaux peu bruités et univariés (en général un seul capteur par sujet pour la mesure de l'EDA, rythme cardiaque, pression sanguine ou respiration). Jusqu'à présent, pour quantifier la covariation des activités physiologiques entre individus, la plupart des études se sont contentées de mesures élémentaires telles que l'intercorrélation. Cependant, comme relevé par Ferrer and Helm (2013), ce type de mesure pose un problème car il ne permet pas de distinguer le couplage interpersonnel dû à l'autorégulation (dépendance observée entre les sujets qui s'explique uniquement par des trajectoires similaires) de la corégulation («vraie» dépendance, causée par nos influences réciproques) [2]. A ce

[1] Sur du long terme, plusieurs études (e.g., Butner et al., 2007; Schoebi, 2008) ont dévoilé une covariation des expériences émotionnelles rapportées par les partenaires en couple avec un cycle moyen qui s'étend sur plusieurs jours. Cette corégulation est d'autant plus importante que les partenaires sont satisfaits de leur mariage et passent du temps ensemble. Saxbe and Repetti (2010) montrent, de plus, que ces expériences affectives couplées sont associées à une covariation des niveaux de cortisol, une hormone qui contribue à la régulation du cycle circadien et au maintien des fonctions vitales durant les périodes de stress. Sur du court terme, un nombre croissant d'études font état d'un couplage des activités physiologiques (principalement : EDA, rythme cardiaque, pression sanguine) à une échelle de temps inférieure à la minute (e.g., Levenson and Ruef, 1992; Guastello et al., 2006; Marci et al., 2007; Reed et al., 2013; Chatel-Goldman et al., 2014).

[2] Le lecteur l'aura peut-être remarqué: notre propre étude n'y échappe pas! Cependant, dans notre cas, nous avons contourné ces inconvénients de l'intercorrélation en contrôlant que le couplage entre sujets issus de dyades différentes soit bien systématiquement plus faible que celui mesuré entre partenaires en interaction.

niveau, pour dissocier les influences intra et inter-sujets, il serait intéressant d'employer des mesures de connectivité effective, telle que la causalité de Granger. Dans deux travaux récents, Helm et al. (2012) puis Ferrer and Helm (2013) proposent une autre approche qui consiste à introduire des éléments de l'analyse de systèmes dynamiques à l'étude de l'interaction dyadique.

Helm et al. (2012) représentent les activités cardiaques et respiratoires de chaque sujet par un modèle linéaire d'oscillateurs couplés, qui estime la première et la seconde dérivée de la série temporelle (respectivement la vitesse, i.e., fréquence, et l'accélération, i.e., variation de fréquence). Ils étendent ce modèle simple au cas bivarié pour modéliser le couplage entre deux oscillateurs (modèle CLO, pour « Coupled Linear Oscillator »):

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}^2\boldsymbol{x}(t)}{\mathrm{d}t^2} = \dfrac{\zeta_{11}\mathrm{d}\boldsymbol{x}(t)}{\mathrm{d}t} + \eta_{11}\boldsymbol{x}(t) + \dfrac{\zeta_{12}\mathrm{d}\boldsymbol{y}(t)}{\mathrm{d}t} + \eta_{12}\boldsymbol{y}(t) + \boldsymbol{\varepsilon_x}(t) \\ \dfrac{\mathrm{d}^2\boldsymbol{y}(t)}{\mathrm{d}t^2} = \dfrac{\zeta_{22}\mathrm{d}\boldsymbol{y}(t)}{\mathrm{d}t} + \eta_{22}\boldsymbol{y}(t) + \dfrac{\zeta_{21}\mathrm{d}\boldsymbol{x}(t)}{\mathrm{d}t} + \eta_{21}\boldsymbol{x}(t) + \boldsymbol{\varepsilon_y}(t)\,, \end{cases} \tag{4.1}$$

où $\boldsymbol{x}(t)$ et $\boldsymbol{y}(t)$ sont les signaux physiologiques de chaque individu, les termes ζ_{11}, η_{11}, ζ_{22} et η_{22} caractérisent les trajectoires propres à chaque série temporelle, les termes ζ_{12}, η_{12}, ζ_{21} et η_{21} quantifient les associations entre $\boldsymbol{x}(t)$ et $\boldsymbol{y}(t)$, et $\boldsymbol{\varepsilon_x}$, $\boldsymbol{\varepsilon_y}$ sont les termes d'erreur dans le modèle.
Ce modèle nous semble intéressant pour les raisons suivantes : 1) il prend en compte directement la nature oscillatoire des données, ce qui est pertinent pour la respiration et le rythme cardiaque[1], 2) il permet de caractériser avec peu de paramètres les trajectoires individuelles et leurs associations, et 3) malgré cette simplicité, des couplages relativement complexes peuvent être pris en compte (e.g., accélération/fréquence plus grande chez l'un associée à une décélération/fréquence plus faible chez l'autre : une telle relation ne peut pas être capturée par des mesures de corrélation linéaire).

Dans la partie expérimentale de leur article, Helm et al. (2012) appliquent le modèle CLO à l'étude du couplage des activités cardiaques et respiratoires entre partenaires amoureux, en comparant une condition contrôle (baseline sans interaction) à une tâche d'interaction (regard conjoint). Ce que ce modèle leur a permis de mettre en évidence : un couplage, pas forcément synchrone, du rythme cardiaque et de la respiration pour toutes les tâches (incluant la baseline). De façon intéressante, comme le discutent les auteurs, le couplage apparent quelle que soit la condition suggère que la simple présence du partenaire amoureux peut être suffisante pour entrainer cet effet[2].

Finalement, dans un article plus récent, ce modèle est simplifié et généralisé en considérant seulement quatre paramètres, comme suit (Ferrer and Helm, 2013):

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}\boldsymbol{x}(t)}{\mathrm{d}t} = a_1[x^* - \boldsymbol{x}(t)] + a_2[\boldsymbol{y}(t) - \boldsymbol{x}(t)] \\ \dfrac{\mathrm{d}\boldsymbol{y}(t)}{\mathrm{d}t} = b_1[y^* - \boldsymbol{y}(t)] + b_2[\boldsymbol{x}(t) - \boldsymbol{y}(t)]\,, \end{cases} \tag{4.2}$$

[1] A l'inverse, un tel *a priori* rend le modèle moins adapté à des mesures d'activité non oscillatoire comme l'EDA.

[2] A notre sens, une explication alternative, et non exclusive, est qu'au moment de l'expérience les partenaires étaient déjà engagés dans un processus de corégulation affective sur du plus long terme. A noter: les auteurs ont vérifié qu'il ne s'agit pas d'un artefact expérimental en appliquant le même modèle entre sujets issus de dyades différentes, ce qui montre un couplage systématiquement plus faible dans ce cas.

où x^* et y^* sont des objectifs à atteindre[1], les paramètres individuels a_1 et b_1 quantifient la distance entre l'état courant et l'objectif idéal de chacun, et a_2 et b_2 quantifient le couplage entre l'état de chaque individu et celui de son partenaire. Ainsi, ce modèle simple rend directement explicite les contributions propres (autorégulation) et partagées (corégulation) sur les activités physiologiques.

En se basant sur le même jeu de données physiologiques, Ferrer and Helm (2013) ont utilisé leur méthode avec succès en montrant que le paramètre de corégulation dans le modèle est nécessaire et significativement non nul. De plus, des résultats similaires ressortent lorsqu'ils appliquent à nouveau ce modèle chez les mêmes couples, mais cette fois en considérant des reports quotidiens d'émotions ressenties. De façon intéressante, la corrélation entre les paramètres obtenus dans ces deux cas est significative, ce qui suggère qu'il s'agit bien de deux facettes du même phénomène de corégulation.

En résumé, cette littérature récente vient étayer et compléter nos résultats en les éclairant à la lumière du principe de la corégulation affective entre partenaires intimes. Il semble, dans le cas de notre étude, que cette notion soit plus pertinente que l'idée d'une transmission affective. Nous avons également introduit deux modèles simples qui semblent particulièrement adaptés à la mesure du couplage physiologique. Par manque de temps, nous n'avons malheureusement pas pu tester ces méthodes sur nos propres données. A suivre donc…

[1] En pratique, les auteurs obtiennent ces valeurs en estimant la moyenne empirique de $\boldsymbol{x}(t)$ et $\boldsymbol{y}$(t) sur toute l'expérience. Cela revient à faire une hypothèse (peut-être abusive ?) de stationnarité, i.e., les états affectifs et physiologiques des sujets sont supposés ne pas fluctuer en suivant une tendance sur du plus long terme.

4.3 Analyses sur les données hyperscanning-EEG

Nous avons tenté de nombreuses approches, plus ou moins conventionnelles, pour l'analyse des données hyperscanning-EEG issues de l'expérience sur le toucher affectif entre partenaires en couple. Bien que ces analyses n'aient pas donné de résultats concluants, la démarche en soi présente un intérêt si elle raisonnablement motivée.

Au cours de cette section, dans un premier temps nous rappelons brièvement les hypothèses ayant orienté l'analyse de ces données dual-EEG et nous détaillons leurs modalités d'acquisition. Par la suite, nous tentons d'en extraire « la moelle substantifique » en les abordant suivant quatre angles d'attaque bien distincts. Finalement, les approches expérimentales et méthodologiques sont discutées afin d'éclaircir quels éléments ont pu conduire à ces résultats.

4.3.1 Hypothèses sur l'activité cérébrale et le couplage intercérébral

S'agissant de travaux très exploratoires (à notre connaissance, les tout premiers sur l'empathie et sur le toucher en hyperscanning-EEG), les hypothèses formulées sont minimales. La tâche des participants[1] comporte une composante affective (**CA**, rappel autobiographique et empathie) et une composante tactile (**CT**, toucher interpersonnel). En se basant sur la littérature proche, voici quelques propriétés supposées des activités cérébrales ainsi que du couplage intercérébral possiblement impliqués :

- <u>Où ? --> hypothèses en termes de localisation cérébrale.</u>
  Selon la composante de la tâche, on rapporte des régions d'intérêts distinctes ou partagées :
  - **CA** : au niveau intra-sujet[2], une tâche d'empathie dans un contexte d'interaction sociale (Babiloni et al., 2012) a montré l'implication des régions ventromédiales préfrontales et gyrus inférieur préfrontal (Figure 4.2A) ; au niveau inter-sujets, l'étude IRMf d'Anders et al. (2011) sur l'empathie entre partenaires amoureux a dévoilé un couplage prédominant au niveau du cortex frontopariétal, en particulier sur le gyrus post-central et médial-frontal (Figure 4.2B).
  - **CT** : manifestement, le type de toucher impliqué dans notre étude active au moins les aires somatosensorielles et motrices de la main (Figure 4.2D).
  - **CA et CT** : pour les deux composantes, on note l'implication vraisemblable du cortex insulaire[3] et du cortex orbitofrontal (Figure 4.2C), observés au niveau intra-sujet pour le toucher affectif (Olausson et al., 2010) et intra+inter-sujets pour une tâche d'empathie (Anders et al., 2011).

[1] Voir l'article en section 4.2.1 pour le protocole expérimental détaillé.

[2] Voir en sections 1.3.4 et 1.3.6 pour un détail des bases neurophysiologiques de la conscience de soi, des autres, et de l'empathie.

[3] Cette région corticale est associée à de nombreuses fonctions qui présentent un intérêt certain dans notre étude, telles que le contrôle moteur, l'homéostasie, les émotions (notamment sociales) et la conscience de soi. Cependant, en raison de son emplacement relativement profond, son activité ne se retrouve pas facilement sur l'EEG de surface.

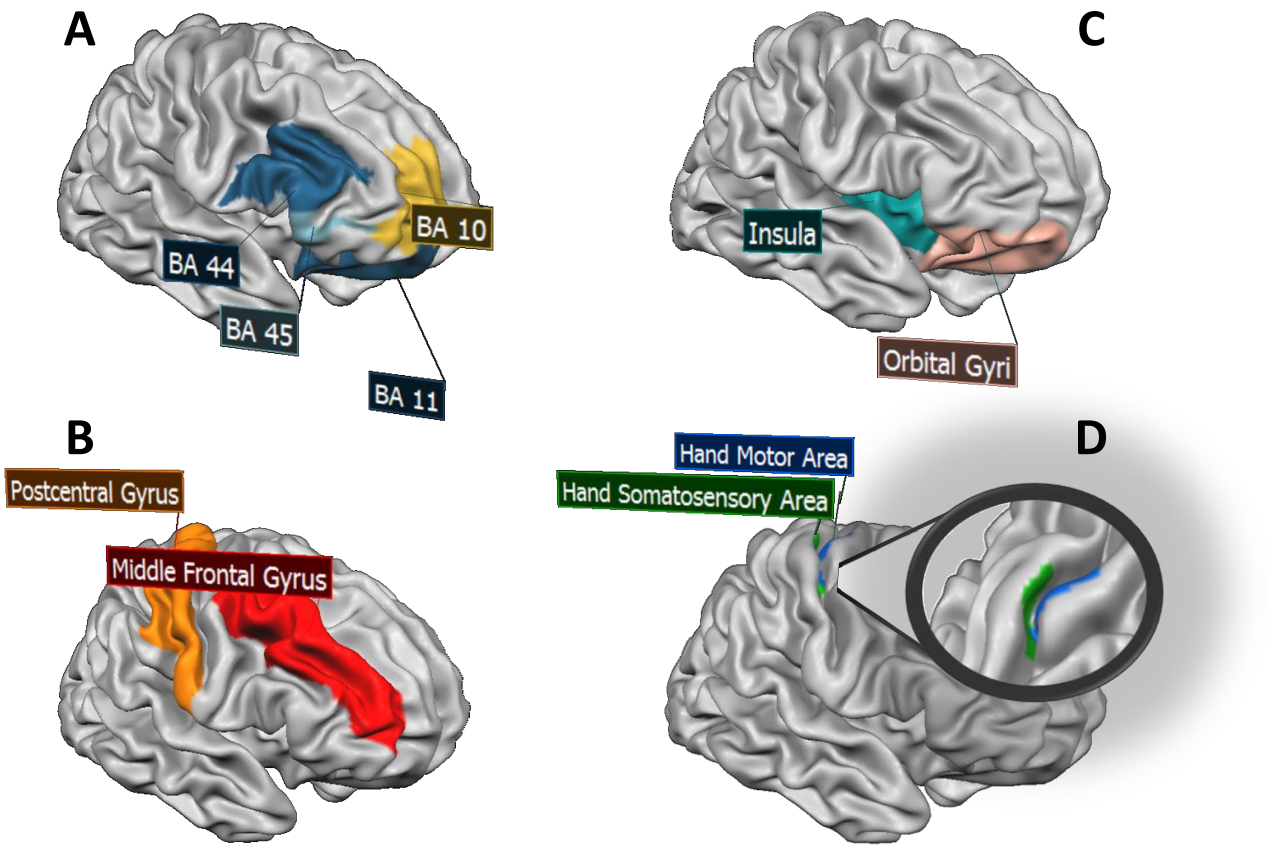


FIGURE 4.2 Hypothèses sur la localisation spatiale des activités cérébrales et du couplage intercérébral
Ces aires cérébrales sont simplement données à titre indicatif, les analyses ayant été appliquées sur tous les signaux sans se restreindre à certaines régions d'intérêt. **(A, B)** Régions possiblement impliquées dans la composante affective de la tâche. **(C)** Régions possiblement impliquées à la fois dans la composante affective et tactiles de la tâche. **(D)** Aires de bas niveau impliquées dans la perception tactile et la production motrice de la main. Acronyme utilisé : BA= Aire de Brodmann. Visuels réalisés avec le logiciel BrainVoyager Brain Tutor.

- <u>Quoi ? --> hypothèses en termes de bandes de fréquence EEG.</u>
  - **CA** : l'empathie a plutôt été étudiée sous IRMf, ce qui limite les résultats en termes d'activité oscillatoire telle qu'observable en EEG. Les travaux récents de Babiloni et al. (2012) suggèrent néanmoins qu'une tâche d'empathie émotionnelle en interaction s'accompagne d'une désynchronisation dans la bande alpha basse (6-10Hz) au niveau du cortex fronto-pariétal (BA 44/45, Figure 4.2A).
  - **CT** : un phénomène bien connu dans le domaine des interfaces cerveau-machine correspond à la désynchronisation des rythmes mu (8-12Hz) et beta (18-25Hz) au niveau du cortex sensorimoteur lors des mouvements de la main, réels ou imaginaires (McFarland et al., 2000).
  - De façon générale, pour simplifier les analyses, dans un premier temps on cherchera un couplage uniquement dans les mêmes bandes de fréquence entre les sujets (i.e., on ne considère pas d'éventuels couplages inter-fréquence).

- Quand ? --> hypothèses en termes de périodes d'intérêt.
  Le protocole expérimental est conçu dans le but d'effectuer une analyse des données en continu sur la base de chaque essai[1] (et non une analyse par potentiels évoqués sur des données moyennées). Pour cette raison, nous avons choisi de faire durer chaque séquence relativement longtemps (deux minutes) pour avoir suffisamment de données à analyser dans chaque condition. Dans ce cadre, le couplage peut être mis en évidence en contrastant des conditions qui correspondent à différentes situations et tâches socioaffectives (Table 4.1).

Congruence entre l'état affectif induit au sujet émetteur et l'amorçage du sujet récepteur	Neutre (control)	Incongruent (négatif)	Incongruent (positif)	Congruent (négatif)	Congruent (positif)
NO TOUCH	0	0	0	+	+
TOUCH	++	++	++	+++	+++

Table 4.1 Plan factoriel et hypothèses initiales sur l'état affectif et le couplage interpersonnel.
Ce tableau montre les différentes conditions du plan factoriel 2x5. Pour chaque condition, on indique également nos hypothèses sur les états affectifs des participants (couleur grise, rouge ou verte) et sur leur couplage neurophysiologique (de 0 à +++ par intensité croissante). En l'absence d'induction affective chez l'émetteur et d'amorçage chez le récepteur (condition contrôle), on s'attend à ce que les participants ne ressentent pas d'émotion particulière (en gris) et qu'il n'y ait pas ou peu de couplage interpersonnel. Lorsque l'on induit affectivement le sujet « émetteur », deux cas se présentent suivant l'amorçage du sujet « récepteur »: 1) amorçage cohérent avec l'émotion induite, ou 2) amorçage en conflit avec l'émotion induite. Dans le premier cas, on s'attend à ce que le récepteur soit empathique (en vert), une situation potentiellement associée à un couplage interpersonnel. Dans le second cas, le récepteur trompé ne devrait pas pouvoir ressentir la même émotion que son partenaire (en rouge), on s'attend donc à ne pas observer de couplage entre ces individus. De façon générale, on fait l'hypothèse que le toucher en soi facilite le couplage en rapprochant les individus et en leur permettant d'interagir.

4.3.2 Jeu de données dual-EEG

Nous utilisons du matériel de la marque « g.tec » (gUSBamp, gGAMMAcap, gEEGelectrodes). Le montage utilisé correspond à un système 10-20 modifié pour couvrir plus finement les lobes frontaux (Figure 4.3). Le nombre d'électrodes a été fixé suivant des impératifs matériels, ce qui nous a donné un nombre maximal de 20 électrodes par sujet (masse et référence électriques non comprises), soit 44 électrodes en tout. Pour ce système, on utilise des masses et références électriques séparées, propres à chaque participant, afin d'assurer une absence de contamination des sources d'activité cérébrale et/ou de bruit d'un sujet à l'autre. On utilise un total de quatre amplificateurs dont les horloges internes sont reliées de façon à garantir un échantillonnage parfaitement synchrone de tous les signaux (EEG + physiologique). Les données brutes sont échantillonnées à 512Hz et filtrées par des circuits analogiques au niveau des amplificateurs de la façon suivante (on donne le type de filtre associé à sa fréquence de coupure entre parenthèses, tous sont d'ordre 6): passe-haut (0.01Hz), passe-bas (100Hz) et réjecteur (50Hz).

[1] Cela afin, d'une part, de garantir une tâche écologique (période suffisamment longue pour avoir le temps de se plonger dans l'émotion, et pas trop de répétitions car la tâche est relativement difficile pour les sujets), et d'autre part, car il nous semble que les dynamiques d'activité propres à chaque rappel et toucher affectif peuvent être uniques, et donc difficilement moyennées.

Par la suite, ces données dual-EEG sont sous-échantillonnées de 512 à 128Hz. Enfin, elles sont inspectées visuellement avec le logiciel Cartool. Les périodes d'artefact (mouvements oculaires, activité EMG, bruit instrumental) sont annotées manuellement et ne seront pas considérées pour les analyses suivantes[1].

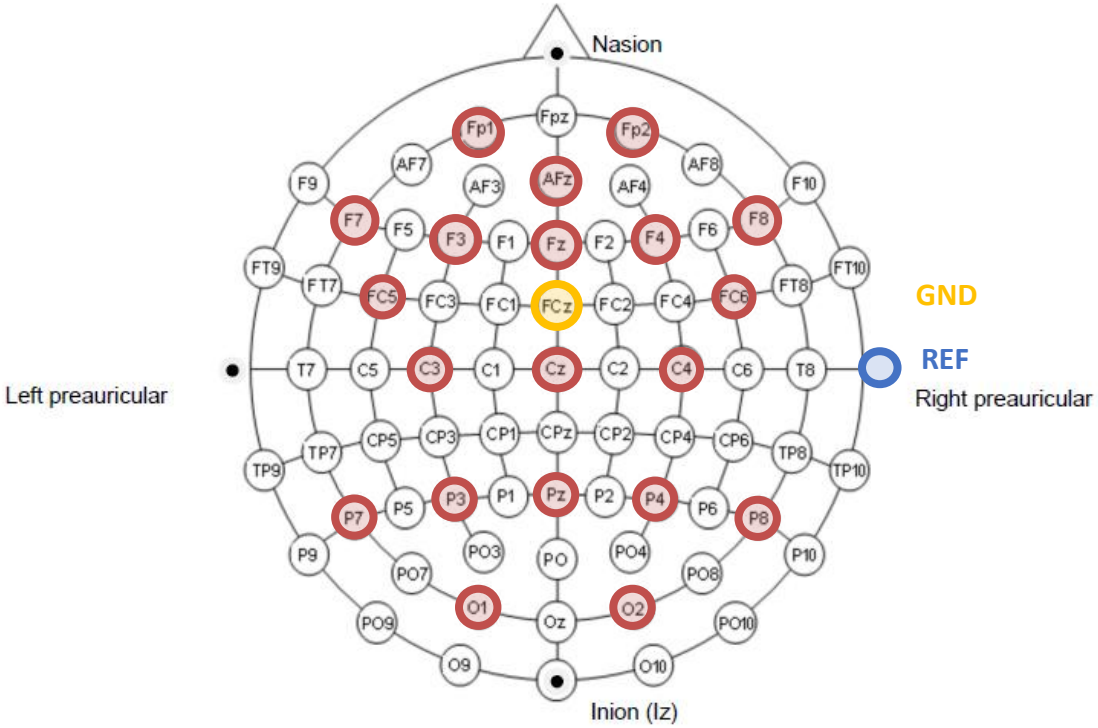


FIGURE 4.3 Montage EEG utilisé au cours de cette expérience
Ce montage est un système 10-20 modifié pour couvrir plus finement les lobes frontaux. On utilise un total de 20 électrodes (masse et référence électriques non-compris).

[1] Pour faciliter la visualisation au moment de l'inspection des données, on leur applique à nouveau un filtrage passe-bande entre 3 et 30Hz avec un filtre numérique de type FIR (Finite Impulse Response) et d'ordre 130. Ces données ainsi filtrées ne sont utilisées que pour la visualisation, l'analyse se faisant sur les données brutes. De façon à ce qu'il n'y ait pas de décalage temporel entre les données brutes et filtrées (ce qui poserait problème dans l'annotation des périodes d'artefacts), on applique le filtre en sens direct puis inverse afin d'obtenir un déphasage nul dans sa bande passante.

4.3.3 Analyses individuelles au niveau des sources: approche group-BSS

4.3.3.1 Méthode

Avant de se lancer sur l'analyse conjointe des données hyperscanning-EEG, nous cherchons à caractériser l'influence de la tâche sur l'activité cérébrale à un niveau individuel uniquement. Pour cela, on utilise une approche de séparation de sources de groupe (gBSS) qui vise à estimer un filtrage spatial global sur l'ensemble des sujets (Congedo et al., 2010). Cette approche permet d'extraire des caractéristiques communes à tous les sujets (localisation, contenu spectral et forme d'onde des SE globales). Bien que cette approche par moyennage ait tendance à lisser les spécificités individuelles, elle présente l'avantage d'offrir une estimation robuste des sources globales, qui sont calculées sur la base d'un grand jeu de données[1].

Ci-dessous nous résumons l'approche d'analyse employée:

1. Réjection manuelle des artefacts. Normalisation des signaux EEG par leur puissance moyenne totale pour donner la même importance à tous les sujets.
2. Pour chaque sujet, estimation des matrices interspectrales dans les différentes conditions expérimentales (paramètre : résolution en fréquence Δf).
3. Moyennage des interspectres entre les participants pour chaque condition d'intérêt.
4. gBSS par diagonalisation conjointe (algorithme U-WEDGE ; Tichavsky and Yeredor, 2009) des interspectres moyennés (paramètres pour la gBSS: choix des conditions et de la bande de fréquence utilisés).
5. Calcul des cartes topographiques et de la localisation des SE sous sLoreta (Pascual-Marqui, 2002b).
6. Estimation des spectres des SE globales dans les différentes conditions expérimentales.
7. Tests statistiques pour évaluer l'effet des conditions expérimentales sur les SE globales.
   a. Données réelles : pour chaque SE et à chaque fréquence on applique un t-test (pairé) sur les coefficients spectraux entre les deux conditions testées (N_{SUB} observations). On obtient ainsi les valeurs de référence t-ref.
   b. Test T-max: pour chaque SE et à chaque fréquence, on réitère ces t-test N_{PERM}=2048 fois en permutant les spectres des SE entre conditions contrastes au sein des mêmes sujets. A chaque fois, pour chaque SE on ne garde que les valeurs maximales t-max des tests entre toutes les fréquences. On obtient donc une matrice de (N_{SE} x N_{PERM}) valeurs t-max.
   c. Finalement, on calcule la significativité en comparant les valeurs t-ref (observations) aux distributions des valeurs t-max obtenues par permutation. On applique une correction de Bonferroni pour contrôler sur le nombre de SE testées.
   Significativité du test: nb(t-max > t-ref) / $N_{PERM.}$

[1] De façon intuitive, cette approche est d'autant plus fiable que le nombre de sujets sur lesquels on extrait des caractéristiques communes est important, avec à la clé une meilleure généralisation des sources obtenues. Cependant, il est à noter que l'on fait ici une hypothèse forte, à savoir que la variabilité inter-sujet est suffisamment faible pour que la moyenne d'ensemble soit représentative de chaque individu.

4.3.3.2 Résultats

L'analyse présentée maintenant utilise les paramètres suivants :

- résolution en fréquence : Δf=0.5Hz.
- conditions expérimentales: on applique la BSS en utilisant uniquement les essais de toucher (Touch).
- bande de fréquence retenue: 1-45Hz.

De façon générale, les sources estimées affichent des distributions spatiales cohérentes avec une génération par un dipôle équivalent au niveau du cortex (Figure 4.4). Les tests statistiques font ressortir quatre sources globales qui affichent une densité spectrale de puissance significativement différente entre la condition Touch et No Touch. Au niveau du cortex sensorimoteur, on retrouve deux sources probablement impliquées dans le contrôle des mouvements de la main pour les sujets gauchers et droitiers (Figure 4.5). Dans les deux cas, le toucher s'accompagne d'une désynchronisation dans la bande beta (12-20Hz), ce qui est un résultat attendu en termes d'imagerie motrice. Les deux sources restantes se situent au niveau du cortex frontal et préfrontal (Figure 4.6). La première source semble également impliquée dans le contrôle moteur, au vu de sa localisation (aire BA6) et de la désynchronisation dans la bande beta et gamma qui accompagne le toucher (12-30Hz). La seconde source du cortex préfrontal est localisée dans l'aire BA9 et affiche une désynchronisation dans la bande alpha (8-12Hz) pendant le toucher. Cette dernière composante est particulièrement intéressante, car sa distribution spatiale et sa gamme de fréquence correspondent avec les hypothèses d'une source impliquée dans les processus d'empathie (section 4.3.1). Aucune autre source n'a révélé de changements significatifs d'une condition à l'autre. Il est intéressant de noter que ces résultats sont robustes à des réglages différents des paramètres (définition et bande de fréquence).

Dans l'ensemble, à l'échelle de tous les sujets disponibles, ces résultats préliminaires font ressortir des sources cohérentes vis-à-vis du contexte expérimental (activité sensori-motrice) et dévoilent l'activation modulée d'une source dans le cortex préfrontal, possiblement impliquée dans les processus d'empathie.

Un des avantages de cette approche gBSS, en plus de sa robustesse, tient à l'estimation de la forme d'onde des SE globales pour chaque sujet. Partant des sources sélectionnées ici, un développement intéressant serait d'appliquer des mesures de couplage sur ces formes d'onde estimées entre différents sujets (en contrastant, par exemple, ceux qui appartiennent au même couple ou non). En allant plus loin, on peut envisager également de raffiner l'analyse en réalisant à nouveau une BSS pour chaque sujet, tirant profit du filtrage global pour initialiser l'algorithme. Les sources obtenues pour chaque participant sont facilement comparables avec la moyenne qui correspond à une norme donnée (correspondance aisée des SE individuelles et globales par simple corrélation). Cette approche permet de bénéficier de la tendance générale à tous les sujets, tout en préservant les particularités individuelles. Ces pistes sont laissées ouvertes pour une recherche future.

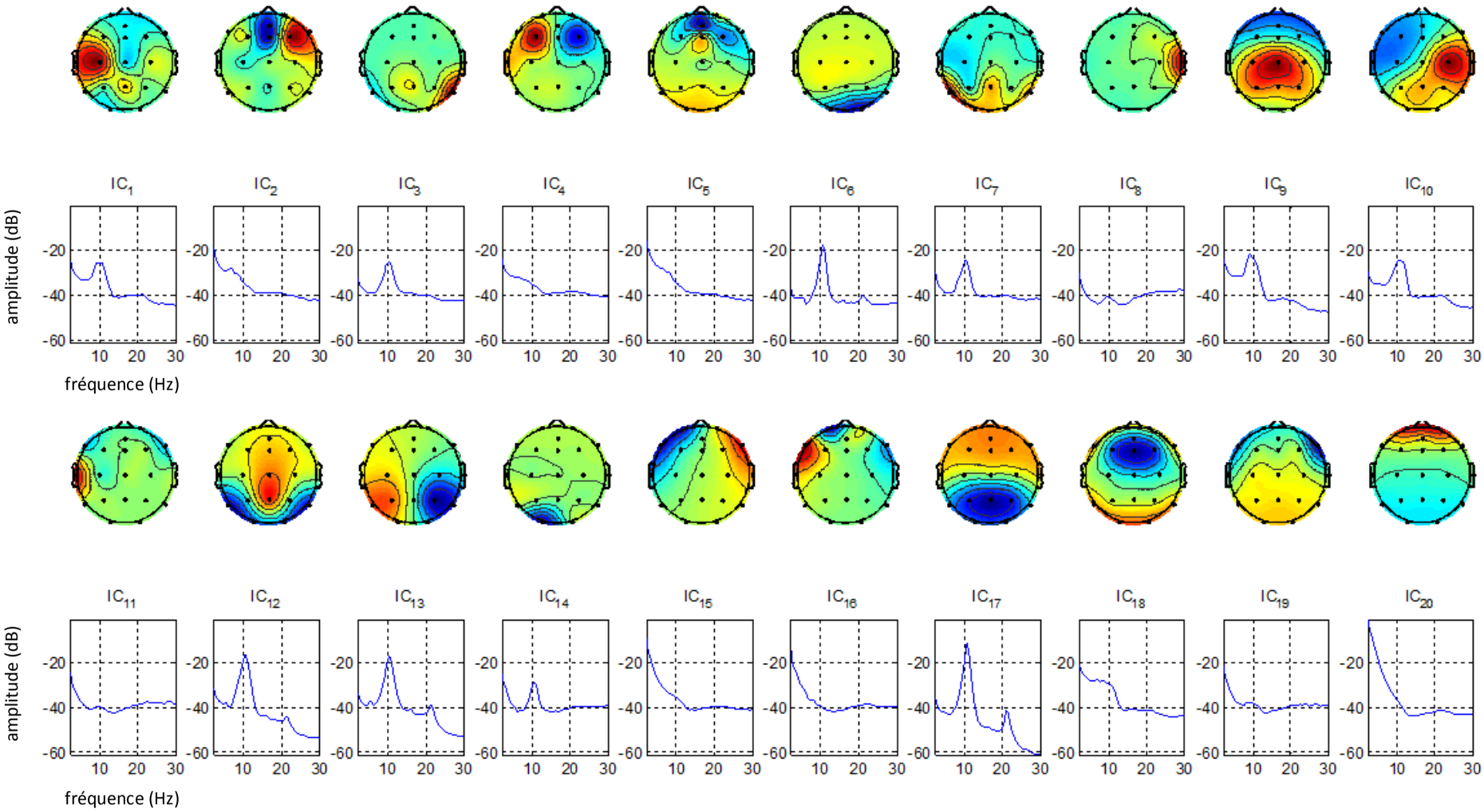


FIGURE 4.4 Cartes topographiques et spectres des sources globales estimées par gBSS
On peut distinguer les sources de bruit des sources cérébrales d'intérêt en regardant leur distribution spatiale et leur densité spectrale de puissance. Les SE #15, 16, 19 et 20 ne sont pas des sources corticale plausibles (localisation très frontale, de type non dipolaire, très basses fréquences prédominantes).

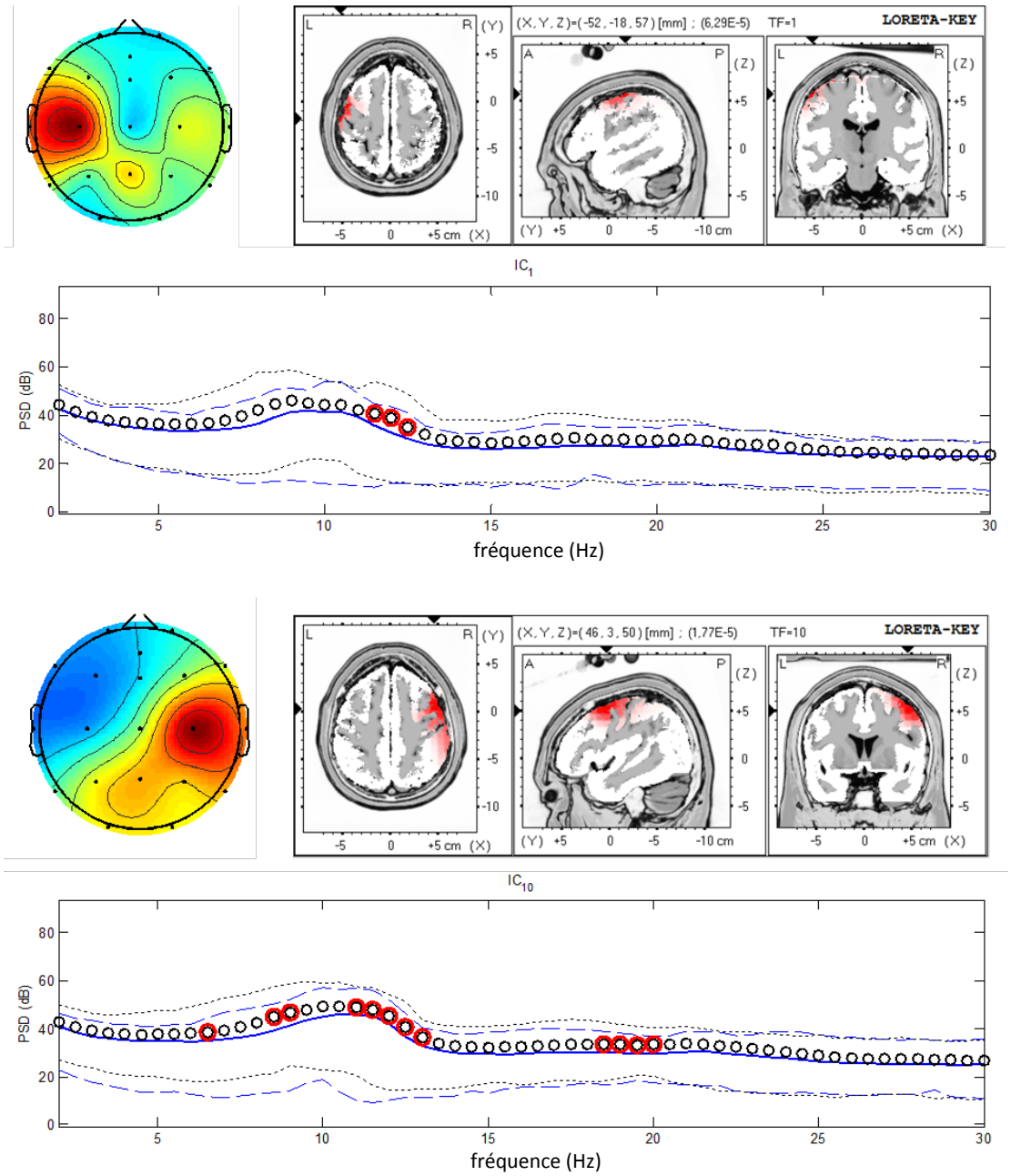


FIGURE 4.5 Cortex sensorimoteur, sources globales dont l'activité est modulée par la condition Touch / No Touch

On représente ici les SE globales obtenues par gBSS qui ont une densité spectrale de puissance (DSP) significativement différente entre la condition Touch et No Touch. Significativité évaluée par tests de permutation T-max pour chaque fréquence. **Pour chaque cadran : (Haut)** Carte topographique et projection sLoreta. **(Bas)** DSP de la source estimée dans la condition Touch (ligne continue) et dans la condition No Touch (cercles). Les pointillés correspondent aux percentiles à 5 et 95% sur N_{SUB}=28 sujets. Les cercles rouges sont les fréquences pour lesquels la puissance est suffisamment différente pour que le test T-max se révèle significatif (significativité à 1% après correction de Bonferroni : alpha = 0.01/N_{SE}=0.005). Visuellement, les différences ne semblent pas évidentes en raison de l'échelle log et de la dynamique choisie pour représenter aussi les percentiles.

La source #1 (cadran du haut) est localisée au niveau de BA6, une partie du cortex prémoteur impliqué dans le contrôle du mouvement. Latéralisée à gauche, elle correspond vraisemblablement à la production de mouvements de la main chez les sujets droitiers. Mêmes observations pour la source #10 (cadran du bas), mais avec une latéralisation à droite pour les sujets gauchers. Dans les deux cas, le toucher s'accompagne d'une désynchronisation dans la bande beta (12-20Hz), ce qui est un résultat attendu en termes d'imagerie motrice.

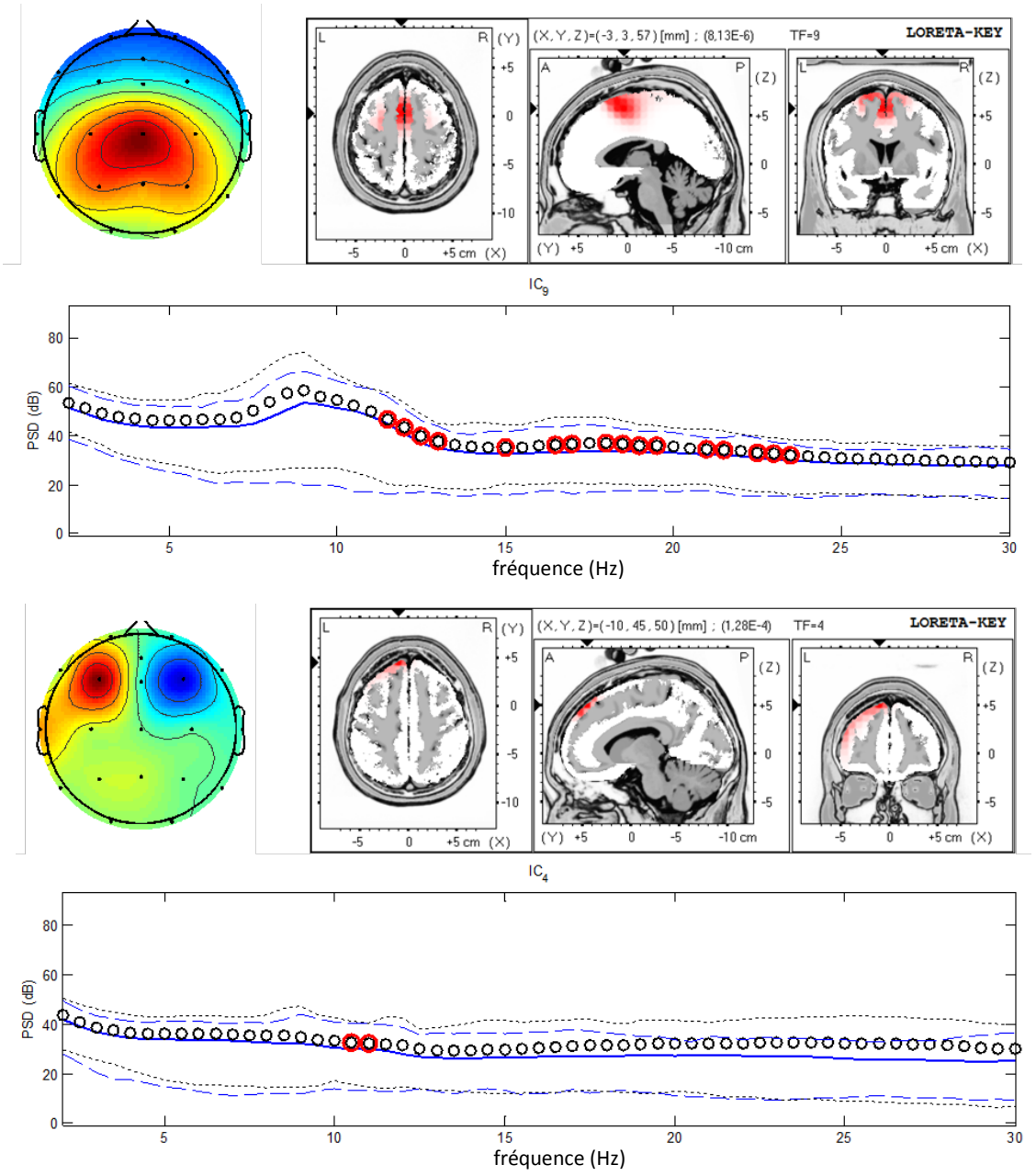


FIGURE 4.6 Cortex préfrontal, sources globales dont l'activité est modulée par la condition Touch / No Touch
On représente ici les SE globales obtenues par gBSS qui ont une densité spectrale de puissance (DSP) significativement différente entre la condition Touch et No Touch. Significativité évaluée par tests de permutation T-max pour chaque fréquence. **Pour chaque cadran : (Haut)** Carte topographique et projection sLoreta. **(Bas)** DSP de la source estimée dans la condition Touch (ligne continue) et dans la condition No Touch (cercles). Les pointillés correspondent aux percentiles à 5 et 95% sur N_{SUB}=28 sujets. Les cercles rouges sont les fréquences pour lesquels la puissance est suffisamment différente pour que le test T-max se révèle significatif (significativité à 1% après correction de Bonferroni : alpha = 0.01/N_{SE}=0.005). Visuellement, les différences ne semblent pas évidentes en raison de l'échelle log et de la dynamique choisie pour représenter aussi les percentiles.
La source #9 (cadran du haut) est localisée au niveau de BA6, une aire du cortex frontal impliquée dans le contrôle du mouvement.Ici, le toucher s'accompagne d'une désynchronisation dans la bande beta et gamma (12-30Hz), ce qui est un résultat attendu en termes d'imagerie motrice. La source #4 (cadran du bas) est localisée au niveau de BA9, une aire qui forme le cortex préfrontal avec BA10/11, et qui est impliquée dans des fonctions cognitives de haut niveau. Il s'agit vraisemblablement de la même source que celle observée avec l'analyse par JBSS (FIGURE 4.10). Pour cette source globale, le toucher s'accompagne d'une désynchronisation dans la bande alpha (8-12Hz).

4.3.4 Analyses inter-sujets au niveau des sources: approche par JBSS

4.3.4.1 Méthode

L'approche choisie consiste à exploiter les outils de séparation de sources conjointe (JBSS) afin de tirer profit de l'éventuelle structure de dépendance des données inter-sujets. Une fois la JBSS appliquée, on dérive une mesure de couplage entre les sources correspondantes d'un jeu de données à l'autre, normalement alignées si les hypothèses formulées pour la JBSS sont bien vérifiées. Enfin, on contraste les mesures de couplage obtenues entre les différentes conditions expérimentales afin de tester les hypothèses formulées initialement (Table 4.1).

Ci-dessous, nous résumons l'approche d'analyse employée:

1. Réjection manuelle des artefacts sur les données EEG.
2. Pour chaque essai, standardisation des signaux EEG par la puissance moyenne de chaque sujet.
3. Estimation des statistiques du second ordre dans le domaine de Fourier (matrices inter-spectrales).
4. Estimation des sources (*sources estimées, SE*) par JBBS à partir des matrices inter-spectrales.
5. Estimation des matrices inter-spectrales des SE, normalisation (variance unitaire pour chaque SE), puis tri des SE par puissance moyenne décroissante dans les statistiques INTER (inter-spectres).
6. Filtrage passe-bande sélectif des SE dans les gammes de fréquence testées.
7. Pour chaque bande de fréquence considérée, estimation de la Phase Locking Value (PLV) entre paires de SE correspondantes (valeurs *réelles*).
8. Même chose que l'étape précédente, mais en mesurant la PLV sur des données mélangées temporellement (valeurs *surrogate*) pour fournir un test statistique des valeurs réelles.
9. 3-WAY ANOVA sur les valeurs moyennes de PLV *réelles* et *surrogate*.
10. Tests de permutation pour évaluer la significativité des résultats de l'ANOVA.
11. Visualisation des spectres, des cartes topographiques, et de la localisation des SE sous sLoreta.

On détaille maintenant chacune de ces étapes. **(1)** En premier lieu, on effectue une réjection manuelle des artefacts présents sur l'EEG par inspection visuelle comme décrit précédemment. **(2)** Il est nécessaire ensuite de standardiser les données par la puissance moyenne de chaque jeu de données. En effet, dans le cas contraire, les statistiques INTER estimées par la suite sont biaisées par la contribution plus importante du sujet ayant les signaux de plus forte puissance. C'est pourquoi on pondère l'ensemble des signaux de chaque jeu de donnée par leur puissance moyenne, mesurée pour chaque essai. **(3)** Le choix du type de statistiques utilisé pour réaliser la séparation de sources est guidé par nos hypothèses sur les propriétés de ces sources (statistiques intra) et de leur dépendance entre les jeux de données (statistiques inter), c.f. section 3.4.2. En raison des hypothèses fortes sur la coloration des sources, on choisit d'appliquer la JBSS sur les statistiques du second ordre (Congedo et al., 2008). Pour cela, on estime les matrices inter-spectrales conjointement pour chaque couple de sujets suivant la méthode décrite en Fig. 3.7. Un paramètre important est le choix de la définition en fréquence, conditionné par la largeur des fenêtres temporelles sur lesquelles les matrices inter-spectrales sont estimées. Le choix de ce paramètre se fait sur la base d'un compromis entre une bonne estimation de ces statistiques et une bonne prise en compte des caractéristiques fréquentielles des sources. En pratique, on choisit un Δf entre 0.5 et 2 Hz. **(4)** On applique alors la JBSS à partir des matrices inter-spectrales estimées, que l'on sélectionne dans la gamme 2-35Hz (choix arbitraire étayé par les résultats présentés en section 4.3.3, on considère que les matrices inter-spectrales en dehors

de cette gamme ne portent pas d'information utile pour la séparation). L'algorithme choisi pour la séparation est notre implémentation Matlab de NOJoB (Non-Orthogonal Joint BSS) proposé par Congedo et al. (2012). **(5)** Une fois les matrices de séparation $\boldsymbol{B}$ estimées, on obtient les matrices inter-spectrales des sources par simple multiplication : $\boldsymbol{C}_{SE,k}=\boldsymbol{B}^T\boldsymbol{C}_{EEG,k}\boldsymbol{B}$. Par la suite, on applique deux traitements simples jouant sur l'échelle et sur l'ordre des SE. Concernant l'échelle, pour faciliter leur interprétation, les matrices inter-spectrales des sources sont normalisées afin d'obtenir: $\mathrm{diag}(\sum_k \mathbf{C}_{SE,k})=\mathbf{I}$, i.e., une puissance moyenne unitaire pour chaque SE. Concernant l'ordre, on applique un tri aux SE par puissance moyenne décroissante dans les statistiques INTER (inter-spectres). Suivant ce critère, le même tri est appliqué aux SE des deux sujets, ce qui ne change donc pas leur alignement. Ainsi, on fait en sorte que la première paire de SE soit celle qui présente la plus forte cohérence moyenne, et ainsi de suite. **(6)** Les SE sont filtrées sélectivement dans les bandes de fréquence delta (1-4Hz), theta (4-7Hz), alpha (8-12Hz), beta (13-30Hz), gamma (31-48Hz) avec un filtre numérique de type FIR, appliqué en sens direct puis inverse de façon à obtenir un déphasage nul dans sa bande passante. **(7)** Cette étape correspond à la mesure du couplage entre SE correspondantes. Ici, le choix de la mesure s'est porté sur la PLV (Phase Locking Value), qui estime les périodes de synchronie de phase entre deux signaux sans prendre en compte l'information d'amplitude (section 3.3.2). Pour chaque bande de fréquence et chaque condition expérimentale, on estime la PLV en mesurant la phase instantanée par transformée de Hilbert sur des fenêtres glissantes de 1 seconde (128 échantillons) avec un chevauchement de 50%. La taille des fenêtres sur lesquelles sont estimées chaque valeur de PLV est un paramètre important. Son choix se base sur un compromis entre une bonne estimation de la PLV et le respect de nos hypothèses sur la durée des périodes de synchronie (i.e., phénomène transitoire de l'ordre de la seconde). **(8)** Nous avons maintenant besoin d'un test statistique permettant d'évaluer la significativité des valeurs de PLV *réelles*. En particulier, il est nécessaire d'écarter les synchronies mesurées ne s'expliquant que par la chance. Pour cela, on estime à nouveau la PLV entre SE correspondantes, mais cette fois en mélangeant au préalable leurs échantillons temporels (i.e., permutations aléatoires des fenêtres sur lesquelles la PLV est estimée). On obtient le jeu de mesure *surrogate* en répétant cette opération 2500 fois pour chaque condition et chaque bande de fréquence. **(9)** On réalise une analyse de la variance à trois voies (3-WAY ANOVA) pour comparer les effets du toucher (2 niveaux : « Touch » et « No Touch »), de l'état d'empathie (2 niveaux : « Congruent » et « Incongruent ») et de la valence affective (2 niveaux : « Positive » et « Negative ») sur les valeurs de la PLV mesurées pour chaque paire de SE correspondante et dans chaque bande de fréquence. Cette ANOVA est appliquée aux valeurs de PLV *réelles* d'une part, et *surrogate* d'autre part ($N=N_{WIN}\approx240$, selon la part de données bruitées rejetées). Pour chaque paire de SE et chaque bande de fréquence, on obtient ainsi une série de 7 valeurs-F_{REAL} (3 effets principaux, 3 interactions à 2 facteurs et 1 interaction à trois facteurs) pour les données *réelles*, et 2500 valeurs-F_{SURR} pour les données *surrogate*. Au total, on calcule donc $N_{PERM} \times N_{SE} \times N_{BANDES}=2500 \times 20 \times 5=250.000$ ANOVA pour chaque couple de sujet. **(10)** Il s'agit sans doute de l'étape la moins orthodoxe de cette analyse. Nous cherchons ici à contourner le problème du nombre important de tests statistiques réalisés ($N_{SE}xN_{BANDES}=20x5=100$) qui risquent de réduire d'autant la significativité des résultats de l'ANOVA. Pour cela, on évalue cette significativité au moyen de tests de permutations (« randomization tests »). Ce type de test présente l'avantage d'être valide pour n'importe quelle distribution de données et de ne pas être paramétrique (Edgington and Onghena, 2007). Dans notre cas, le principe consiste à appliquer les tests de permutation en comparant chacune des 7 valeurs-F_{REAL} obtenues sur les données *réelles* aux 2500 valeurs-F_{SURR} obtenues sur les données *surrogate*. Lorsque les valeurs-F_{REAL} se démarquent clairement des valeurs-F_{SURR} obtenues après permutations aléatoires, on peut en conclure qu'elles ne s'expliquent pas simplement par de la chance. Cette opération est répétée pour chaque bande de fréquence et chaque paire de SE, ce qui requiert une correction. On ajuste ces tests par une procédure de Bonferroni, ce qui nous amène à considérer un seuil de significativité à 5% de

$0.05/(N_{SE}xN_{BANDES})=0.0005$. La significativité du test est donnée par: $p=nb(F_{REAL}>F_{SURR})/N_{PERM}$, et dépend donc inversement du nombre de permutation effectuées. Dans notre cas, le seuil de significativité minimum correspond à $p_{min}=1/N_{PERM}=0.0004$, ce qui est suffisamment petit pour atteindre le seuil défini après correction. **(11)** Enfin, on visualise les résultats des tests, c'est à dire les valeurs-p obtenues en (10), ainsi que les SE obtenues par JBSS, qui sont interprétées à la lumière de leur spectres, cartes topographiques et localisation en 3D sous sLoreta.

4.3.4.2 Résultats

Nous présentons maintenant les résultats principaux.

- Résultats au niveau de la séparation des sources conjointe (étapes 1 à 5)

On s'intéresse ici aux propriétés des sources estimées par les algorithmes de JBSS à partir des informations contenues dans les inter-spectres. Pour commencer, on vérifie que les SE ont un profil spatial physiologiquement plausible, c'est-à-dire compatible avec leur génération par une petite surface de cortex bien localisée. Pour cela, il est nécessaire que leur topographie en surface corresponde au mieux à la projection d'un dipôle (Delorme et al., 2012). A cet égard, l'inspection qualitative des cartes topographiques montre que l'algorithme utilisé (NOJoB) donne de bons résultats pour la plupart des couples[1] (exemple en Figure 4.8).

On s'intéresse ensuite à l'alignement des SE entre les deux membres de chaque dyade. De façon surprenante, nous observons que l'algorithme de JBSS parvient non seulement à faire correspondre des sources qui affichent un profil spectral similaire, mais en plus ces sources se retrouvent souvent localisées dans les mêmes aires corticales (ce phénomène est flagrant sur la Figure 4.8). Ce résultat est d'autant plus remarquable qu'aucun critère d'alignement spatial n'est spécifié dans le modèle, ce qui suggère que maximiser la cohérence des sources est raisonnable d'un point de vue physiologique. On peut noter qu'un tel alignement implicite est loin d'être trivial et requiert normalement des procédures lourdes de comparaison et regroupement des SE, ce que l'on évite ici[2].

Enfin, nous cherchons à savoir si les sources estimées sont consistantes d'un couple à l'autre, et si certaines d'entre elles répondent aux hypothèses formulées en section 4.3.1. Pour cela, pour chaque couple de sujets, nous inspectons toutes les paires de SE et nous sélectionnons celle qui répondent aux critères suivants : SE bien alignées entre les partenaires (spectre et localisation spatiale similaires), de type dipolaires, et localisées au sein des aires décrites en Figure 4.2. De façon consistante, pour quasiment toutes les dyades, on retrouve des paires de sources qui répondent à ces critères et sont localisées au niveau du cortex sensorimoteur (Figure 4.9) et du cortex préfrontal (Figure 4.10). Ces sources sont vraisemblablement impliquées dans les composantes tactiles et affectives de la tâche, et semblent correspondre aux sources globales qui ressortent de l'analyse préalable par gBSS.

[1] C'est le cas également pour U-WEDGE, mais pas pour OJOB et JBSS-SOS (ces algorithmes sont présentés en section 3.5.2). En termes de robustesse des résultats par rapport aux paramètres, on peut noter l'influence déterminante de la résolution en fréquence des matrices inter-spectrales estimées. Si on la choisit trop grossière ($\Delta f>1Hz$) alors on ne sépare plus correctement les sources (cartes spatiales aberrantes). A l'inverse, si on la choisit trop fine ($\Delta f <0.25Hz$), alors les sources se retrouvent mal alignées. Ce dernier effet s'explique peut-être par la variabilité interindividuelle : avec une définition en fréquence trop fine, des sources corticales qui n'oscillent pas exactement à la même fréquence chez les deux membres du couple se distinguent spectralement et ne sont plus alignées par l'algorithme.

[2] Observe-t-on la même chose pour des algorithmes de BSS classique (non conjoints)? Pour le vérifier, on applique U-WEDGE sur les mêmes données. Comme prévu par l'indétermination de permutation des techniques de BSS, on observe alors que les SE correspondantes entre les partenaires (i.e., ayant le même indice) affichent des spectres distincts et ne sont quasiment jamais localisées dans les mêmes régions cérébrales.

- Résultats des tests statistiques sur la mesure de couplage entre sources estimées (étapes 6 à 10)

Ces derniers résultats sont beaucoup moins concluants que les précédents. Leur visualisation est présentée succinctement en Figure 4.7. Dans l'ensemble, ces tests statistiques renvoient des résultats peu cohérents : le couplage donné significatif renvoie à des SE non alignées, et à la localisation et au contenu spectral sans lien évident avec l'effet testé. De plus, ces tests présentent une très forte sensibilité à de nombreux paramètres, tels que de la taille des fenêtres temporelles sur lesquelles sont estimées chaque valeur de PLV et l'algorithme de JBSS utilisé. Finalement, pour chaque couple de sujets, on observe des résultats radicalement différents, voire contradictoires. Le résultat des ANOVA 3-WAY sur données réelles (étape 9) ne révèle aucun effet significatif (à $p<0.0005$ après correction) des facteurs testés sur les mesures de PLV.

Pour résumer, cette procédure complexe et peu conventionnelle retourne des résultats incohérents, peu robustes et difficilement interprétables. De plus, en raison du nombre importants de tests réalisés, aucun résultat des ANOVA classiques ne se révèle significatif. Pour ces raisons, nous décidons ne pas poursuivre plus loin ces analyses.

En somme, les algorithmes de JBSS semblent pouvoir être appliqués avec succès sur nos données hyperscanning-EEG. En particulier, ils permettent un alignement implicite et efficace des SE pour la plupart des couples. Cependant, bien que l'on retrouve des sources cohérentes avec l'analyse gBSS, la méthode JBSS s'avère peu robuste sur ce jeu de données (trop de variabilité et de sensibilité aux paramétres). A un niveau interpersonnel, les résultats s'avèrent peu concluants : les méthodes utilisées nous ne permettent pas de mettre en évidence un effet des conditions expérimentales sur le couplage entre SE correspondantes.

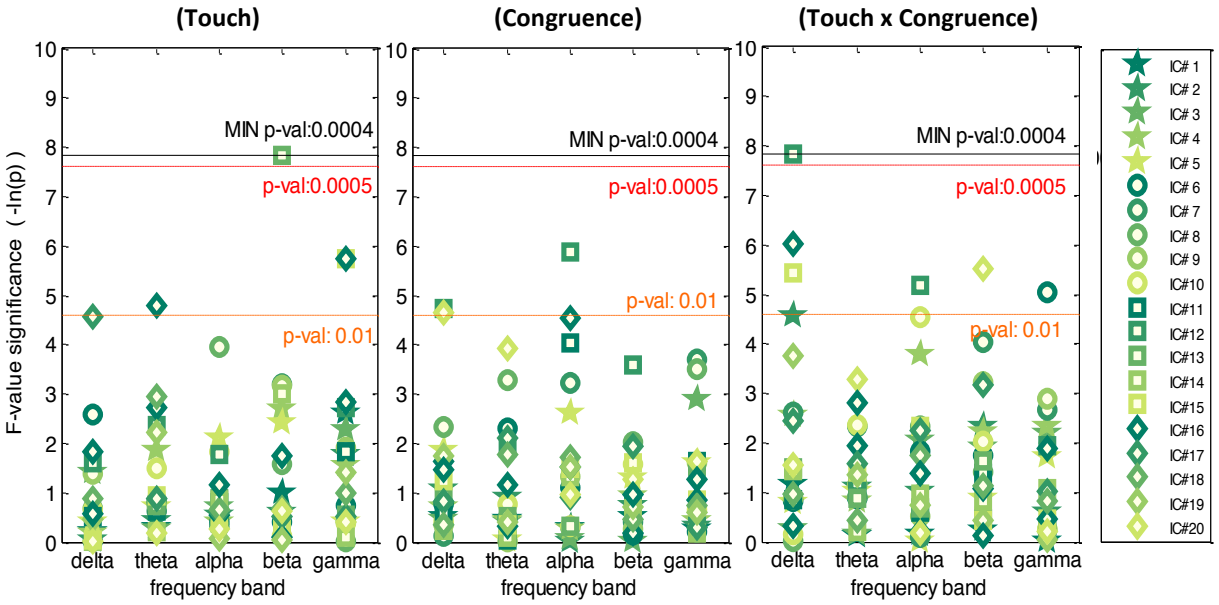


FIGURE 4.7 Exemple de visualisation de la significativité des mesures de couplage entre SE
Cette figure illustre comment nous visualisons les résultats des tests statistiques basés sur la permutation des valeurs-F. Chaque graphe correspond à la significativité d'un effet sur la mesure de PLV entre SE correspondantes au sein d'un couple de sujets (effets non représentés : Valence, Touch x Valence, Congruence x Valence, Touch x Congruence x Valence). Les points du graphe représentent la significativité, en –ln(p), des valeurs de PLV calculées pour une paire de SE donnée (20 paires en tout) dans une bande de fréquence particulière. La procédure d'analyse consiste à vérifier, pour chaque résultat donné significatif, la plausibilité des SE indiquées (alignement, localisation, densité spectrale).

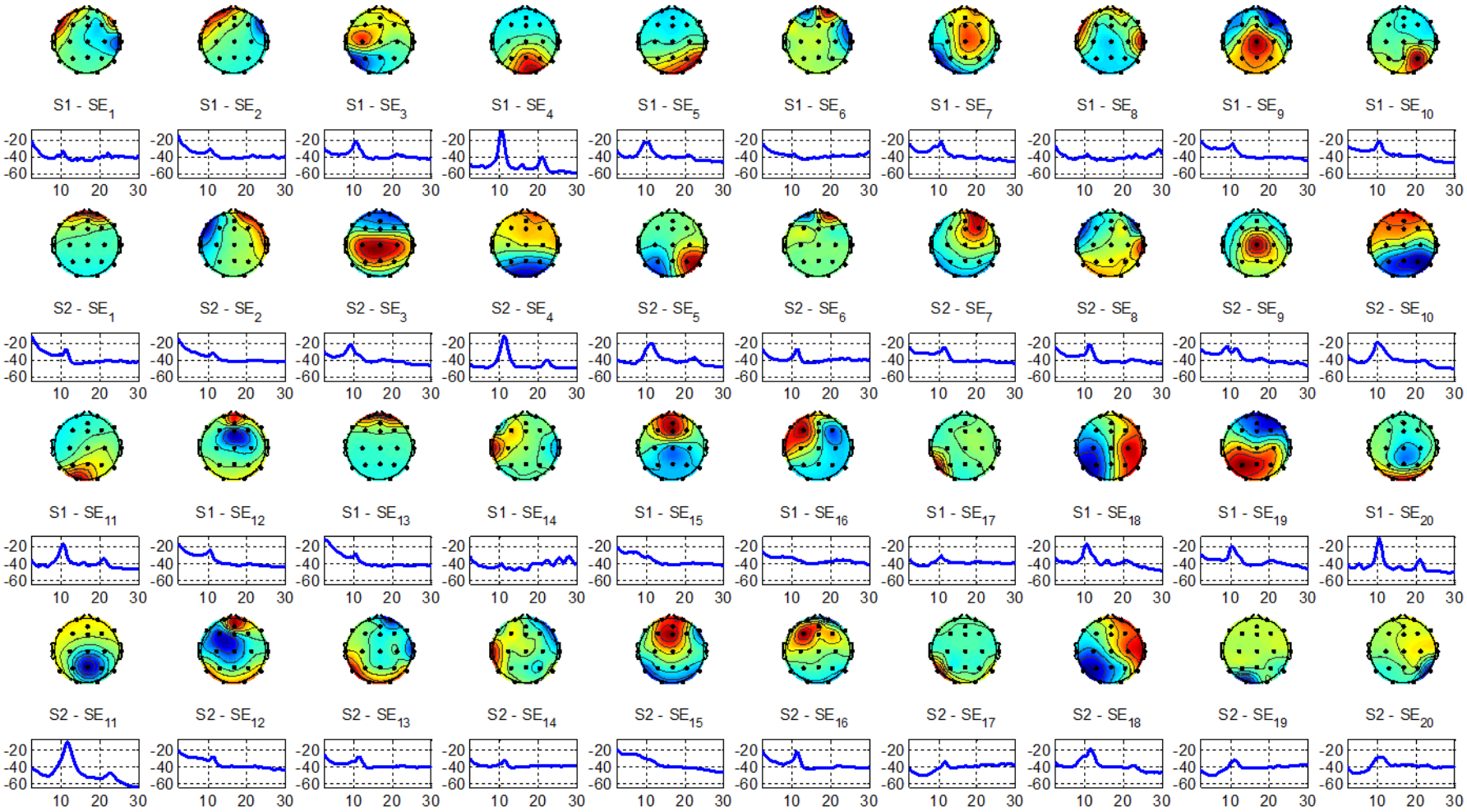


FIGURE 4.8 Cartes topographiques et spectres des sources estimées pour le couple #9
Pour une comparaison aisée, on affiche les SE correspondantes deux à deux (S1 : sujet 1, S2 : sujet 2) avec leur spectre en dessous (unités : abscisses=Hz, ordonnées=dB). Les sources sont estimées conjointement pour les deux sujets par NOJoB, un algorithme de JBSS. Il apparaît clairement que les sources correspondantes entre les deux participants affichent des profils spectraux similaires, mais aussi une topographie semblable, ce qui est loin d'être trivial.

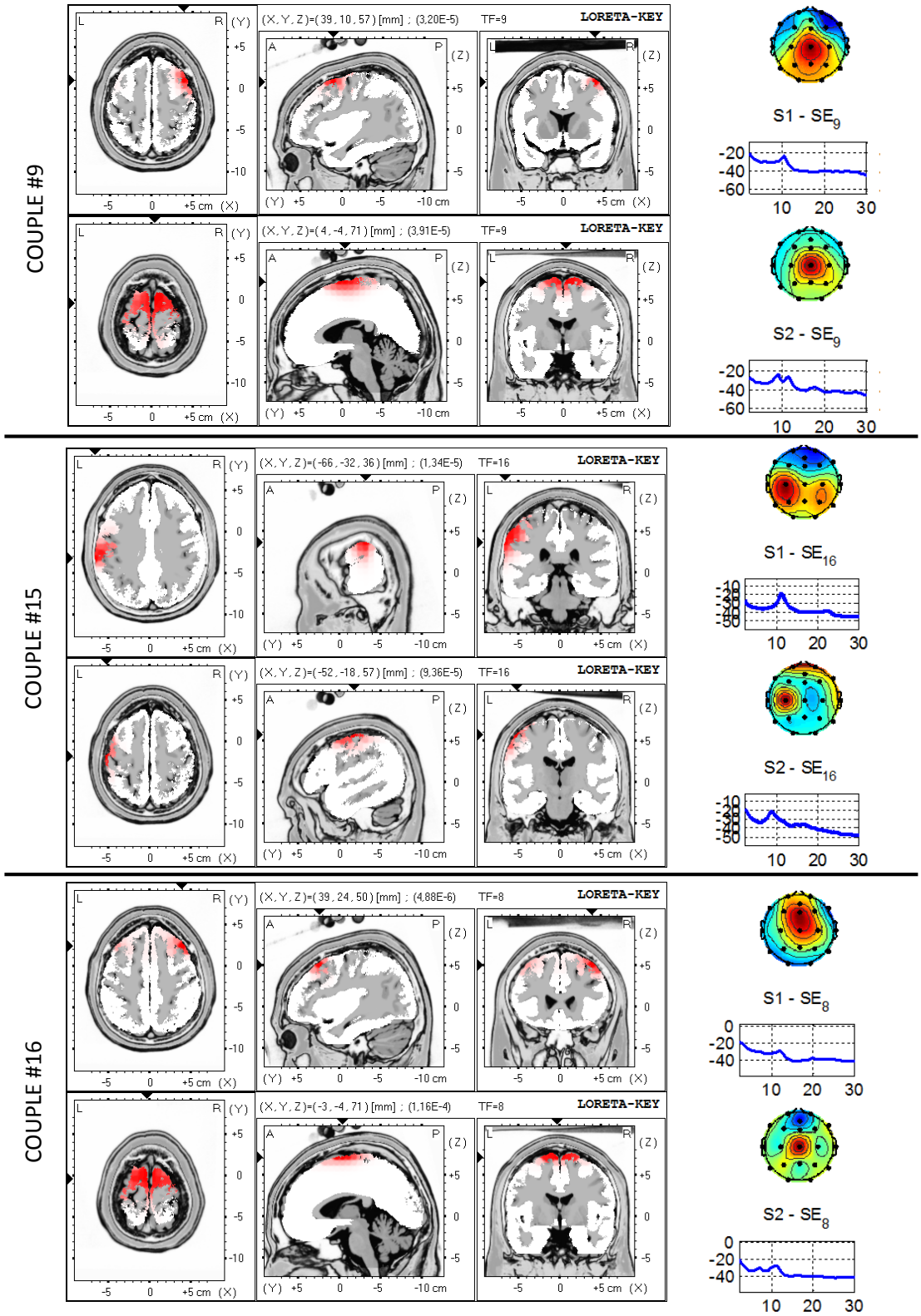


FIGURE 4.9 Exemple de sources alignées, localisées au niveau du cortex sensorimoteur.
Carte topographique, spectre (unités: abscisses=Hz, ordonnées=dB) et projection sLoreta de sources estimées avec l'algorithme de JBSS NOJoB. Pour trois couples (six sujets), nous avons sélectionné ce qui semble correspondre à la même source corticale, localisée au niveau du cortex sensorimoteur (BA2, BA6 ou BA8 selon les sujets). On peut noter l'alignement de cette source pour chaque couple (même indice pour les deux sujets). Une source similaire a été trouvée pour la majorité des couples, la plupart du temps correctement alignée.

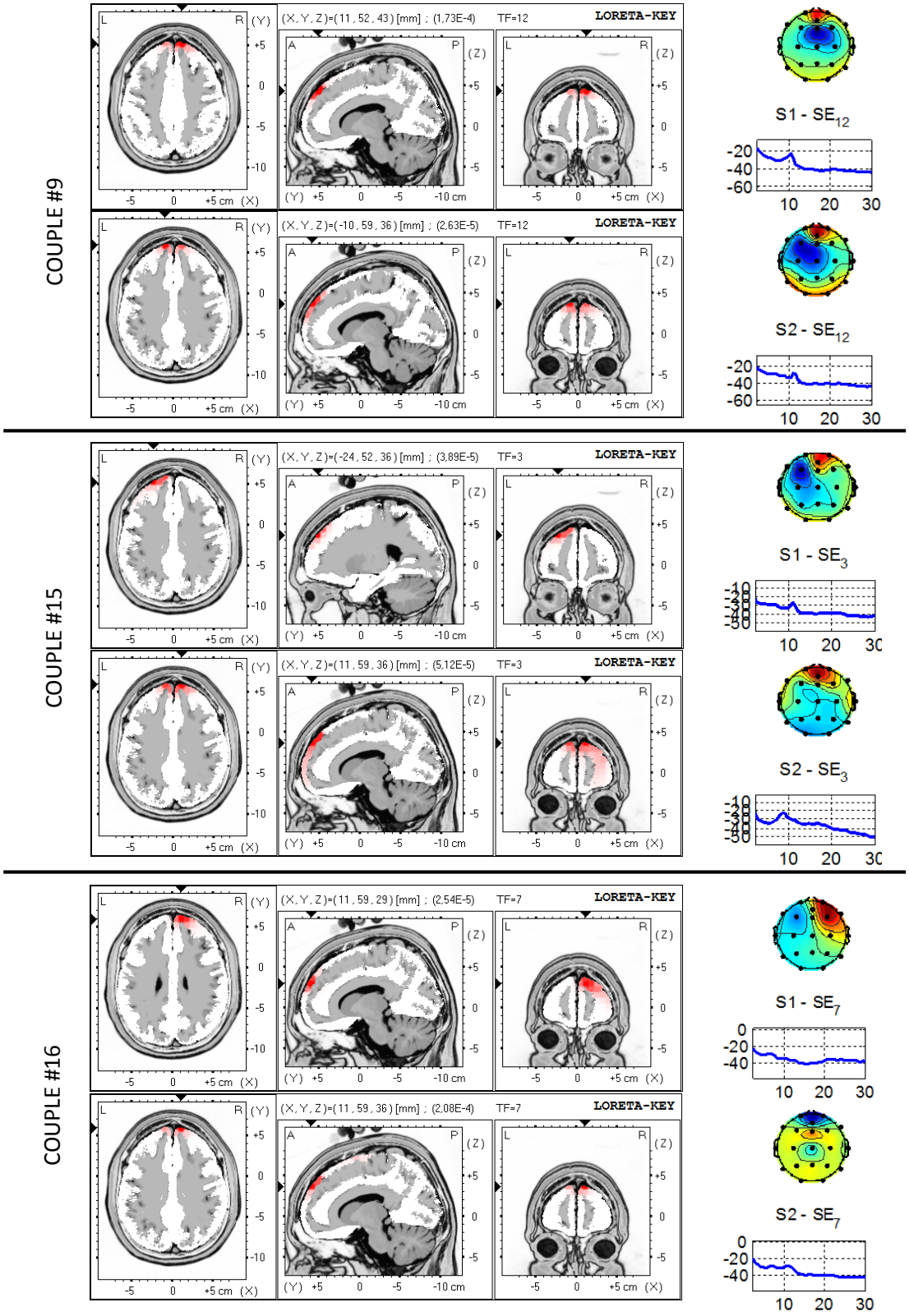


FIGURE 4.10 Exemple de sources alignées, localisées au niveau du cortex préfrontal
Carte topographique, spectre (unités: abscisses=Hz, ordonnées=dB) et projection sLoreta de sources estimées avec l'algorithme de JBSS NOJoB. Pour trois couples (six sujets), nous avons sélectionné ce qui semble correspondre à la même source corticale, localisée au niveau du cortex préfrontal (BA9 pour tous les sujets). On peut noter l'alignement de cette source pour chaque couple (même indice pour les deux sujets). Une source similaire a été trouvée pour la majorité des couples, la plupart du temps correctement alignée.

4.3.5 Analyses inter-sujets en surface : synchronie de phase multivariée

4.3.5.1 Méthode

Au cours de la section précédente, nous avons abordé l'analyse en suivant une approche plutôt *locale*. En effet, nous avons appliqué une mesure de couplage bivariée (PLV) entre des paires de sources obtenues par filtrage spatial des données de surface (JBSS). La contrepartie de ce niveau fin d'analyse est que l'on risque facilement de passer à côté du phénomène de couplage recherché. A l'inverse, on tente maintenant une approche plus *globale,* qui consiste à appliquer une mesure de dépendance multivariée entre les signaux EEG observés en surface pour les deux sujets. On souhaite ainsi identifier des périodes de synchronie à un niveau global, ce qui permettrait en retour de guider ou d'affiner une analyse plus précise à un niveau local.

Pour cela, nous proposons d'étendre la méthode d'estimation de la synchronie de phase multivariée de Pascual-Marqui (2007) au cas temps-fréquence afin de prendre en compte d'éventuelles variations temporelles et/ou spectrales de la mesure de dépendance. Dans le cas univarié, la mesure de base est donnée Eq. (3.9). Sa version multivariée s'exprime comme suit (Pascual-Marqui, 2007):

$$\varphi^2_{\boldsymbol{X},\boldsymbol{Y}}(\omega) = 1 - \frac{\left|\begin{pmatrix} \boldsymbol{S}_{\breve{Y}\breve{Y}}(\omega) & \boldsymbol{S}_{\breve{X}\breve{Y}}(\omega) \\ \boldsymbol{S}_{\breve{Y}\breve{X}}() & \boldsymbol{S}_{\breve{X}\breve{X}}(\omega) \end{pmatrix}\right|}{\left|\begin{pmatrix} \boldsymbol{S}_{\breve{Y}\breve{Y}}(\omega) & \boldsymbol{0} \\ \boldsymbol{0} & \boldsymbol{S}_{\breve{X}\breve{X}}(\omega) \end{pmatrix}\right|}, \tag{4.3}$$

où $|\boldsymbol{A}|$ est le déterminant de la matrice $\boldsymbol{A}$, et $\boldsymbol{S}_{\breve{X}\breve{X}}(\omega)$, $\boldsymbol{S}_{\breve{Y}\breve{Y}}(\omega)$, $\boldsymbol{S}_{\breve{X}\breve{Y}}(\omega)$, $\boldsymbol{S}_{\breve{Y}\breve{X}}(\omega)$ sont les intra- et interspectres normalisés qui ne portent que l'information de phase. Nous incorporons la dimension temporelle à cette mesure en l'appliquant simplement sur des fenêtres glissantes (à la manière de la méthode de Welch). Nous obtenons ainsi un terme $\varphi^2_{\boldsymbol{X},\boldsymbol{Y}}(t,\omega)$ par fenêtre temporelle et par fréquence considérées, ce qui permet d'effectuer une analyse temps-fréquence du couplage de phase. Par la suite, on se réfère à cette mesure avec l'acronyme SPMTF (synchronie de phase multivariée et temps-fréquence).

Après avoir implémenté cette mesure de SPMTF, nous l'avons d'abord testée sur des données simulées (voir détail des tests en annexes). Ces tests font apparaître une forte sensibilité de la mesure aux paramètres de durée d'observation et de nombre de signaux par groupe. La raison tient vraisemblablement à un problème de mauvaise estimation des inter-spectres pour des tailles de fenêtres trop réduites et/ou un nombre de signaux trop important[1]. Pour pallier à ce problème, nous avons tenté de régulariser les matrices inter-spectrales estimées, ce qui a pour effet de « remonter » artificiellement leur déterminant. Spécifiquement, nous avons appliqué une régularisation par *shrinkage* proposée par Blankertz et al. (2011). Cela n'a pas donné de résultats concluants. De plus, on ne connait pas l'effet de la régularisation sur les mesures de dépendance, ni la validité mathématique de leur expression après régularisation. Ces éléments devront être étudiés lors de recherches futures.

[1] Estimer les inter-spectres directement est très imprécis, ce qui rend nécessaire en général de moyenner les estimations sur de nombreuses fenêtres temporelles afin de diminuer la variance dans l'estimation. Dans notre cas, nous cherchons au contraire à connaitre les variations temporelles de la mesure de dépendance multivariée. C'est pourquoi on ne peut plus moyenner les d'inter-spectres sur l'ensemble des fenêtres temporelles, mais seulement sur quelques fenêtres successives. Le choix du nombre de fenêtres *Nt* sur lequel moyenner se fait sur la base d'un compromis entre variance dans l'estimation et résolution temporelle de la mesure de dépendance. Dans le cas extrême d'une absence totale de moyennage, les matrices interspectrales obtenues sont souvent mal conditionnées et elles affichent des déterminants très faibles voire nuls. Cet effet est d'autant plus important pour des matrices interspectrales auxquelles on a enlevé la partie *inter*, comme au dénominateur de l'éq. (4.3). Il est alors impossible de calculer les mesures de dépendances qui reposent sur des ratios de ces déterminants.

4.3.5.2 *Résultats*

Les résultats obtenus sur données simulées nous conduisent à appliquer la SPMTF sur des fenêtres temporelles d'au moins 0.25s et sur un jeu de maximum 2x4 électrodes. Cette contrainte oblige à définir des sous-groupes d'électrodes pour chaque sujet, entre lesquels on estimera la synchronie de phase multivariée. Nous effectuons donc une découpe arbitraire de l'espace des capteurs en huit groupes formés chacun de une à quatre électrodes (Figure 4.11). Par la suite, on applique la SPMTF pour chaque couple de sujet et pour différentes combinaisons de groupes d'électrodes, correspondantes ou non entre les sujets. L'analyse est réalisée sur les données continues de l'ensemble de l'expérience.

Groupe	Electrodes
1- Frontal gauche	Fp1
2- Frontal droit	Fp2
3- Frontal centre	Afz, Fz
4- Temporal gauche	F3, F7, FC5, C3
5- Temporal droit	F4, F8, FC6, C4
6- Pariétal centre	Cz, Pz
7- Occipital gauche	P3, P7, 01
8- Occipital droit	P4, P8, 02

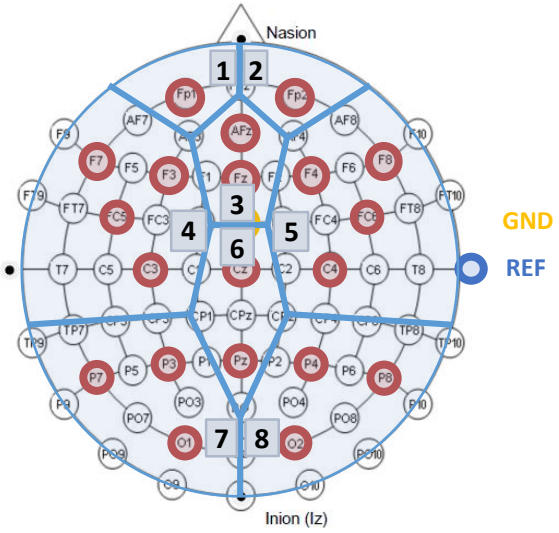


FIGURE 4.11 Table et vue schématique des groupes d'électrodes définis

Une première analyse qualitative se fait en interprétant visuellement les résultats de la SPMTF. La Figure 4.12 montre un aperçu typique de ce que nous retourne la SPMTF sur les données dual-EEG de cette expérience. Une seule tendance générale ressort pour tous les couples de sujets et quasiment toutes les combinaisons d'électrodes : une plus forte synchronie dans la bande alpha pendant l'ensemble des essais, plutôt que pendant les périodes de repos. Cet effet, qui ne semble pas dépendre de la condition expérimentale, s'explique vraisemblablement par le fait que les sujets avaient les yeux fermés pendant les périodes d'essai (d'où une forte activité alpha occipitale), et les yeux ouverts pendant les périodes de repos. Si le choix expérimental de demander aux participants de fermer les yeux était bien motivé[1], sa contrepartie est que les analyses sont biaisées par une forte activité alpha occipitale qui se diffuse à l'ensemble des électrodes. Il est probable que l'énergie plus importante dans cette bande de fréquence ait contribué à accroitre artificiellement la synchronie de phase dans la bande alpha, ce qui expliquerait le phénomène observé.

Au regard de ces résultats préliminaires peu concluants, nous avons décidé d'arrêter ici cette analyse. Néanmoins, cette approche d'analyse globale nous semble intéressante vis-à-vis de son potentiel exploratoire. Par la suite, il pourrait être judicieux d'essayer des mesures de couplage multivariées et temps-fréquence plus conventionnelles et déjà testées dans la littérature, telles que la Frequency Flows Analysis proposée par Rudrauf et al. (2006), que nous avons malheureusement découverte trop tard.

[1] Les expériences pilotes sur cette étude ont montré que les participants sont plus à l'aise s'ils ferment les yeux pendant les tâches de toucher, rappel autobiographique et empathie. De plus, au niveau du signal EEG, fermer les yeux réduit grandement l'intensité et le nombre d'artefacts dus aux mouvements oculaires.

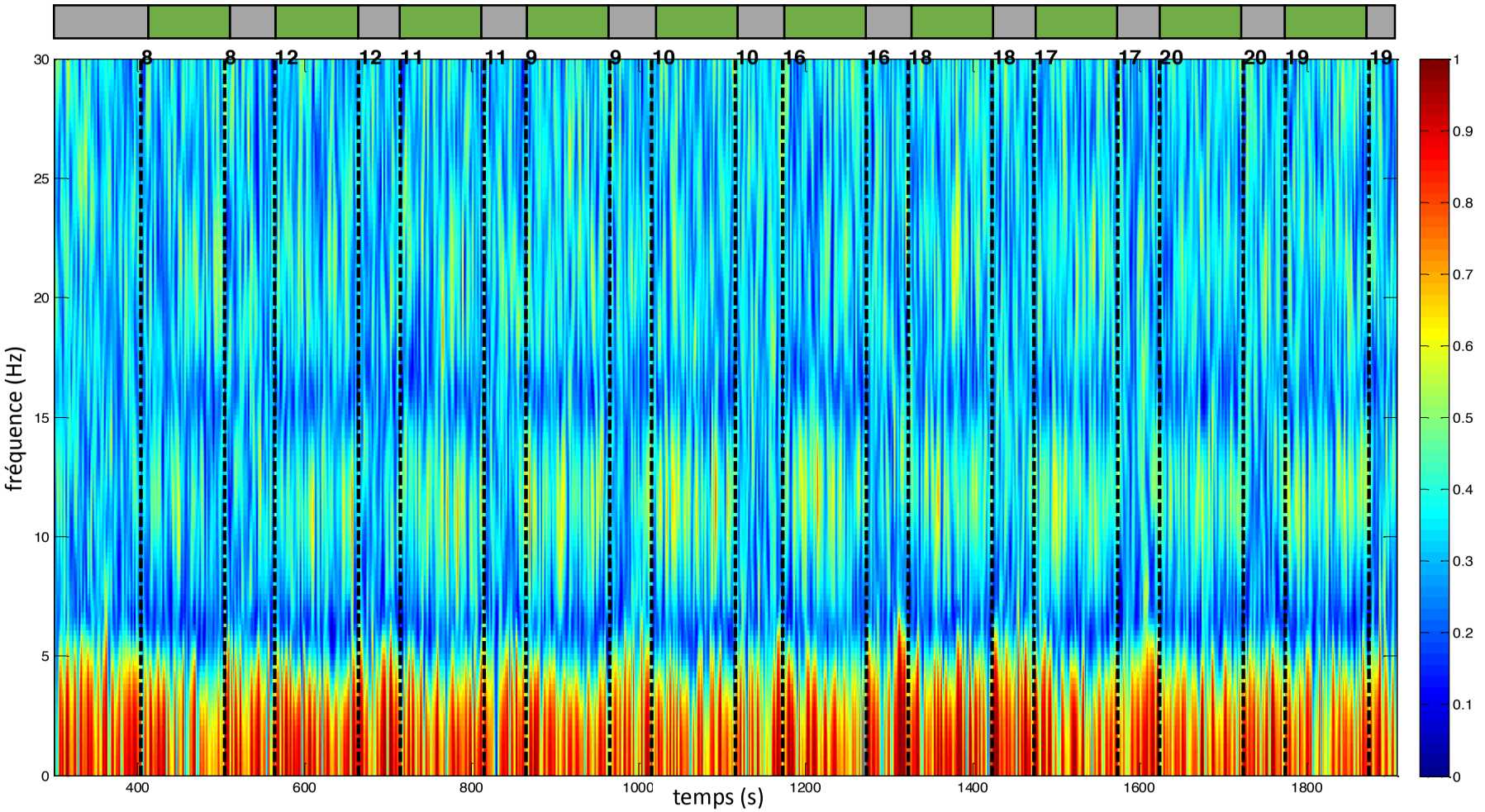


FIGURE 4.12 Exemple de carte temps-fréquence obtenue en appliquant la mesure de synchronie de phase multivariée sur toute l'expérience.
Mesure appliquée sur le couple de sujets #9, groupe d'électrodes 3-5 (frontal centre - temporal droit), sur des moyennes de 8 fenêtres temporelles de 0.25s. Les lignes pointillées indiquent les transitions entre les essais (en vert, 2min) et les périodes de repos (en gris, 30s). Les chiffres en haut sont les codes des différentes conditions expérimentales : de 8 à 10 = NoTouch, de 16 à 20 = Touch. On voit clairement apparaître des périodes de plus forte synchronie dans la bande alpha pendant tous les essais. Cet effet, qui ne dépend pas de la condition expérimentale, s'explique vraisemblablement par le fait que les sujets avaient les yeux fermés pendant les périodes d'essai (d'où une forte activité alpha), et les yeux ouverts pendant les périodes de repos.

4.3.6 Analyses inter-sujets dans l'espace tangent: approche ANODI

4.3.6.1 Méthode

Au cours de l'analyse précédente, nous avons adopté une approche globale en jouant sur la mesure du couplage, choisie à la fois multivariée et temps-fréquence. Cependant, cette mesure étant ensuite appliquée au niveau des capteurs, l'analyse a été entravée par la corrélation importante des signaux en surface de la tête, qui n'a pas été prise en compte.

C'est pourquoi nous tentons maintenant de quantifier les effets expérimentaux sur les motifs EEG et leur structure de dépendance, à la fois au niveau intra- et interpersonnel. Pour cela, nous employons une approche qui consiste à tester statistiquement la distance entre plusieurs matrices de covariances (Anderson, 2001), estimées dans différentes conditions expérimentales (ANODI signifie « analyse de la distance »). Si l'effet recherché est au moins en partie capturé par la structure de covariance des données, il est alors possible d'en évaluer la significativité, d'autant plus forte que la distance entre les matrices de covariance est importante.

Pour mesurer cette distance, le choix de la métrique est important. En particulier, il convient de prendre en compte la structure particulière des matrices de covariance, toujours symétriques et semi-définies positives[1]. C'est ce que permet la méthode proposée, qui repose sur la géométrie riemannienne, et qui a déjà été employée avec succès pour la classification de matrices de covariance dans des applications d'interfaces cerveau-machine (Barachant et al., 2013). En bref, le principe consiste à projeter chaque matrice de covariance dans l'espace tangent, au sein duquel la distance riemannienne (qui prend en compte la structure des matrices de covariance) peut être correctement approximée par une simple distance euclidienne (Figure 4.13). De façon intéressante, cette distance est invariante à toute transformation congruente sur les données[2]. Autrement dit, calculer la distance riemannienne entre des matrices de covariance estimées dans l'espace des capteurs est équivalent à travailler dans un espace de sources estimées de façon optimale avec le meilleur filtre spatial possible.

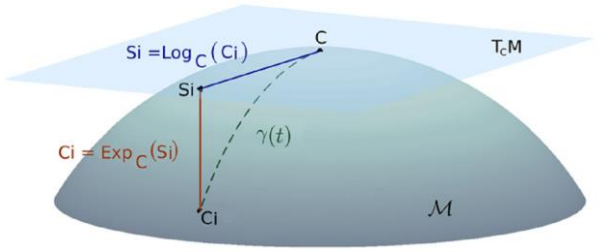


FIGURE 4.13 Illustration de la mesure de distance riemannienne dans l'espace tangent
La demi-sphère représente une variété $\mathcal{M}$ à la géométrie particulière. Chaque matrice de covariance correspond à un point dans la variété et dans l'espace tangent. Une mesure simple de distance euclidienne entre C et Ci ne serait pas pertinente dans cet espace (par analogie, c'est comme si l'on mesurait la distance entre deux villes sur le globe en passant par son centre). A l'inverse, la projection dans l'espace tangent $T_C\mathcal{M}$ permet de « déplier » cette variété, et ainsi d'approximer la géodésique $\gamma(t)$ (distance vraie) par une ligne droite (en bleu). Adapté de Barachant et al. (2013).

[1] L'ensemble des matrices symétriques semi-définies positives est un cône convexe fermé (Chafaï, 2012). A noter : pour que la condition positive-semi-définie soit remplie, il est nécessaire que la matrice soit correctement estimée en prenant suffisamment de données et qu'elle soit de rang plein.

[2] En algèbre linéaire, une transformation congruente désigne une transformation de la forme $\boldsymbol{A} \rightarrow \boldsymbol{P}^T\boldsymbol{A}\boldsymbol{P}$, où $\boldsymbol{A}$ et $\boldsymbol{P}$ sont des matrices carrées, avec $\boldsymbol{P}$ inversible. Pour un modèle de mélange linéaire instantané, la séparation de sources opère une transformation congruente sur les données (à condition de ne pas faire de réduction).

Ainsi cette méthode globale, basée sur la géométrie riemannienne, permet en théorie de s'affranchir des problèmes soulevés par l'approche précédente (section 4.3.5) en tirant profit de la structure de dépendance propre à chaque sujet.

Dans notre cas, nous cherchons en particulier à savoir si les différentes conditions expérimentales influent sur l'intercovariance $\boldsymbol{C}_{12,k}$ estimée entre les signaux EEG de chaque membre du couple. Contrairement aux matrices totales $\boldsymbol{C}_k$ et aux matrices *intra* $\boldsymbol{C}_{11,k}$ et $\boldsymbol{C}_{22,k}$, les matrices $\boldsymbol{C}_{12,k}$ ne sont pas symétriques et ne permettent pas d'utiliser de façon valable la métrique riemannienne pour les mesures de distance. Cependant, en utilisant un opérateur de soustraction dans l'espace tangent, il est possible d'extraire spécifiquement les matrices $\boldsymbol{C}_{12,k}$ dans cet espace, puis de les rétroprojeter dans la variété riemannienne initiale (par exemple à travers une matrice unité) afin de retrouver les propriétés de symétrie (Figure 4.14). Cette astuce permet ainsi de calculer des distances entre les matrices d'intercovariance $\boldsymbol{C}_{12,k}$, ce qui nous fournit une mesure globale de l'influence de la condition expérimentale sur les statistiques inter-sujets.

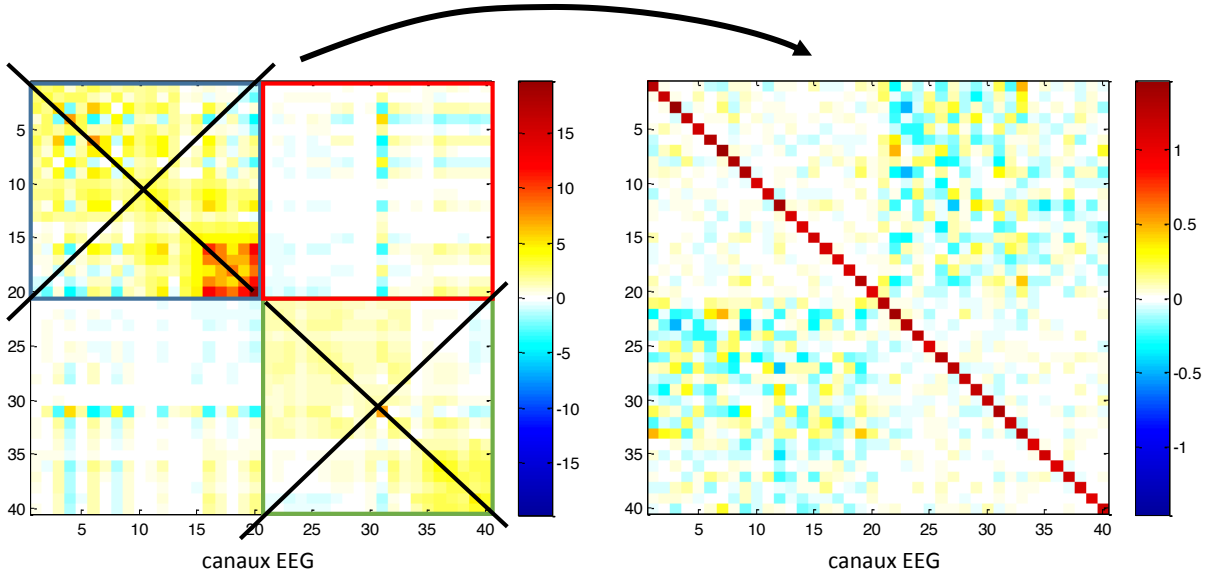


FIGURE 4.14 Matrice de covariance complète et intercovariance extraite dans l'espace tangent
(Gauche) Exemple de matrice de covariance complète, avec les parties *intra* $\boldsymbol{C}_{11}$ (en bleu), $\boldsymbol{C}_{22}$ (en vert) et *inter* $\boldsymbol{C}_{12}$ (en rouge). Pour extraire l'intercovariance, on projette la covariance complète dans l'espace tangent, puis on met les éléments *intra* à zéro, et on rétroprojette enfin dans l'espace initial en utilisant la matrice unité. **(Droite)** Matrice d'intercovariance sans information *intra*, obtenue en suivant ce procédé à partir de la matrice de covariance donnée à gauche. On peut noter que les deux matrices sont symétriques.

4.3.6.2 Résultats

Nous souhaitons déterminer si le toucher et la congruence affective ont une influence au niveau de chaque sujet (parties *intra* des matrices de covariance) et sur la covariance de leurs activités (parties *inter* des matrices de covariance). Pour des raisons d'implémentation pratique, on simplifie le design factoriel 3x2 initial (Table 4.1) en supprimant le facteur Valence pour obtenir le design ANODI 2x2 donné en Table 4.2. On réalise les mêmes analyses en considérant d'une part les parties *intra* des matrices de covariance (obtenues directement en annulant leurs parties *inter*), et d'autre part les parties *inter* des matrices de covariance (obtenues par la méthode décrite précédemment). Ici un paramètre important est la durée des fenêtres T_{win} sur lesquelles sont estimées ces matrices de covariance, et dont on teste les valeurs suivantes: T_{win} = 1, 2 et 4 secondes. Ces analyses sont appliquées couple par couple (N=14) sur données non filtrées et nettoyées manuellement.

	NO CONGRUENT	CONGRUENT
NO TOUCH		
TOUCH		

Table 4.2 Design factoriel 2x2 utilisé pour l'ANODI

Finalement, la significativité des mesures de distance est évaluée au moyen de tests de permutation à l'aide d'un logiciel *ad hoc* développé par Marco Congedo. Les tests sont réalisés sur N_{obs} matrices de covariance estimées au sein de chaque condition expérimentale. Le nombre d'observations N_{obs} est unique à chaque couple, car il dépend non seulement de la longueur des segments considérée, mais aussi de la part de donnée rejetée au moment de la réjection manuelle des artefacts (pour T_{win} = 1, 2 et 4 secondes, en moyenne on a respectivement $N_{obs} \approx$ 70, 30 et 15 observations).

Voici les résultats obtenus :

- Au niveau *intra*
  Pour tous les couples, quelle que soit la durée des segments considérée, on obtient un effet très significatif du facteur ligne (toucher, $p<0.001$ pour tous les couples) et un effet un peu moins significatif du facteur colonne (congruence, $p<0.01$ pour tous les couples sauf un pour lequel $p<0.05$).

- Au niveau *inter*
  Ici, pour la plupart des couples on n'obtient aucun effet significatif, quelle que soit la durée des segments temporels considérés, à l'exception notable d'un seul couple, pour lequel on retrouve un effet significatif du toucher ($p<0.01$), de la congruence ($p<0.05$) et de leur interaction ($p<0.01$) pour des durées longues de segments seulement (T_{win} = 4 secondes).

Dans l'ensemble, à un niveau intrapersonnel, ces résultats appuient un effet important du toucher social et de la congruence affective sur les activités EEG de chacun des sujets. A ce titre, ils sont cohérents avec ceux obtenus par gBSS et JBSS. A l'inverse, à un niveau interpersonnel, nous n'obtenons des résultats significatifs que sur un couple seulement, ce qui suggère que : 1) seul un couple a montré des activités cérébrales qui covarient différemment selon le toucher et l'empathie *et/ou* 2) les statistiques utilisées pour cette analyse ne permettent pas de capturer correctement la synchronie interindividuelle. Le premier point est plausible au regard de nombreuses considérations expérimentales telles que la difficulté de la tâche, l'âge/maturité des partenaires ou encore simplement la variabilité interindividuelle[1]. Concernant le second point, à chaque fréquence les matrices de covariance ne capturent maximallement que les synchronies en phase (zero-lagged) et sont insensibles à toute forme de couplage non-linéaire. Il est donc tout à fait possible que le phénomène de couplage recherché soit encore hors de portée.

[1] On note, que le couple ayant affiché des résultats significatifs fait partie de ceux ayant le mieux réussit la tâche au vu des retours subjectifs et du debriefing en fin d'expérience. De façon intéressante, ce couple correspond aussi aux partenaires les plus âgés, et étant ensemble depuis le plus longtemps de tout notre pool de sujets.

4.3.7 Discussion

Si les résultats de cette expérience s'avèrent concluants au niveau individuel, pourquoi, dans l'ensemble, l'étude du couplage interpersonnel à partir des données hyperscanning-EEG a-t-elle été infructueuse? Nous pouvons envisager plusieurs éléments de réponse :

- Au niveau des méthodes et procédures d'analyse

Dans toutes nos analyses, nous avons utilisé exclusivement des statistiques du second ordre[1] (matrices inter-spectrales), que ce soit pour les étudier directement, ou pour servir d'entrée aux algorithmes de séparation de sources. Dans un cas comme dans l'autre, il est possible que ces statistiques ne capturent pas toute l'information d'intérêt, ni sur les activités cérébrales propres à chaque sujet, ni sur le couplage interpersonnel. C'est pourquoi il serait judicieux, d'une part, de tester des algorithmes de séparation de source conjointe qui reposent sur des statistiques d'ordre élevé, et d'autre part, d'essayer d'autres mesures de couplage qui puisse notamment quantifier des relations non-linéaires, ce que l'utilisation de matrices inter-spectrales ne permet pas.

Certaines de nos procédures d'analyse sont nouvelles, assez complexes et peu conventionnelles, ce qui rend leur réplication difficile et limite leur interprétation. A l'inverse, et paradoxalement, nous n'avons pas abordé le problème en suivant les approches plus classiquement employées dans la littérature en hyperscanning-EEG (e.g., définition de régions d'intérêt et calcul de mesures de synchronie pour chaque paire de capteurs). Bien que de telles approches soient moins attrayantes car elles ne permettent pas de travailler directement dans l'espace des sources, à titre comparatif il serait intéressant de les essayer sur nos données.

Finalement, nous n'avons pas du tout appliqué certaines classes d'outils issus de la théorie des graphes ou du champ des systèmes complexes dynamiques. Ils présentent pourtant un intérêt certain, en permettant d'analyser les topographies fonctionnelles ou encore de modéliser les dynamiques intra- et interpersonnelles. Leur utilisation permettrait peut-être de dévoiler des phénomènes qui nous sont restés hors de portée jusqu'à présent.

- Au niveau du paradigme expérimental

Entre naturel et contrôle, il est toujours délicat de trouver un bon compromis dans la mise en place d'une expérience sur l'humain. Dans notre cas, nous avons pris plusieurs précautions pour éviter une synchronie interpersonnelle due à des imitations non conscientes entre partenaires (couplage de niveau 1 et 2 qui peut être causé, par exemple, par un ajustement des mimiques faciales, des changements de posture, des clignements d'yeux, de la respiration, etc.). Pour cela, nous avons choisi de séparer les partenaires par une cloison opaque et d'empêcher tout contact visuel. Au niveau sonore, bien que l'expérience n'ait pas inclue d'isolation phonique, les participants étaient instruits explicitement de ne pas parler pendant l'expérience et dans les faits celle-ci s'est déroulée de façon vraiment silencieuse. De plus, l'absence de synchronie relevée au niveau de l'activité respiratoire suggère que le couplage observé au niveau EDA (et la tendance au niveau cardiaque) ne sont pas dus à l'écoute de la respiration du partenaire.

Cependant, l'empathie est une tâche subtile, difficile et hautement dépendante du contexte. Elle nécessite et résulte d'informations obtenues en même temps à travers de multiples voies de communication: parole, regard, expressions, posture et gestuelle, odeur, etc. Ainsi, notre tâche d'empathie, à la base complexe et naturelle, est sans doute rendue peu écologique par le contexte et

[1] Pour rappel, ce choix reposait sur des hypothèses de sources colorées et affichant des variations temporelles suivant les différentes conditions expérimentales.

les contraintes expérimentales. Cette limitation expérimentale pourrait expliquer pourquoi on n'observe pas d'effet des conditions affectives dans l'analyse des données cérébrales et physiologiques.

Concernant le toucher, on pourrait imaginer que le couplage physiologique observé ne s'explique que par une réaction physique au fait de bouger ou de serrer la main au même moment. Cette explication nous semble peu plausible au regard des hypothèses sur la corégulation et de l'échelle temporelle lente des phénomènes observés. Néanmoins, il aurait été judicieux d'inclure une condition contrôle pour le vérifier (par exemple : toucher non-social sur un objet inerte).

On peut aussi se demander si des phénomènes d'intérêt n'ont pas été noyés, et donc rendus inobservables, par la forte « contamination » de l'activité alpha occipitale sur toutes les électrodes. A cet égard, il n'était peut-être pas judicieux de permettre aux sujets de fermer les yeux pendant l'expérience.

Enfin, le nombre de sujets sur lesquels sont menées les analyses (N=14 couples) est clairement insuffisant. Ce point est particulièrement critique au vu de la grande variabilité inter-couples en termes de relation affective, réponse à la tâche, etc. Il est possible que les effets recherchés ne ressortent pas significativement du fait de cet échantillon réduit de participants.

- <u>Au niveau des hypothèses sur le phénomène recherché</u>

Devant l'absence d'expériences préalables sur le couplage interpersonnel pendant le toucher affectif et l'empathie, il est difficile de savoir quelle tâche et quelle modalité d'imagerie sont les mieux adaptées pour mettre ce phénomène en évidence. Au vu de l'échelle temporelle relativement lente des variations de nos états affectifs et de leur corégulation, il est finalement possible que ces couplages puissent mieux s'étudier sous IRMf qu'en hyperscanning-EEG[1].

Enfin, le cadre théorique autour du concept de corégulation affective au sein du couple semble expliquer élégamment les résultats que nous avons obtenus sur le couplage physiologique. Pour en vérifier la pertinence, il serait intéressant de réitérer l'expérience en contrastant des couples de partenaires intimes et des couples de parfaits inconnus.

[1] Ce qui serait propre à l'étude des corégulations à un niveau affectif. A l'inverse, l'hyperscanning-EEG semble une modalité de prédilection pour explorer les mécanismes interpersonnels de l'action conjointe, qui nécessite des ajustements temporellement fins (de l'ordre de la milliseconde).

4.4 Conclusion

Ce chapitre fait part de notre contribution au niveau expérimental. A notre connaissance, nous avons mené la première étude où sont explorés les effets du toucher affectif sur le couplage des activités physiologiques entre individus en interaction. Nous avons explicité, dans un premier temps, quels éléments et contraintes multiples ont motivé cette orientation de recherche. Par la suite, nous avons présenté en détails le paradigme expérimental et l'analyse des signaux physiologiques. Nous avons alors montré que, chez des partenaires en couple, le toucher peut accroitre la dépendance des activités physiologiques, ce qui appuie son rôle particulier pour la communication et le support affectif dans les relations intimes. Nous avons aussi détaillé plusieurs approches d'analyse menées sur les données hyperscanning-EEG acquises lors de cette expérience. Ces analyses ont été l'occasion d'utiliser les outils de séparation de sources conjointe et certaines mesures de couplage introduites dans le chapitre 3. L'étude des sources corticales estimées à partir de l'activité EEG s'est montrée concluante, en révélant un effet du toucher à un niveau individuel. Cependant, à un niveau inter-individuel, nos différentes approches pour l'analyse du couplage n'ont pas mis en évidence de synchronies significatives entre cerveaux. Nous avons émis plusieurs hypothèses pour tenter d'expliquer ces résultats, ce qui nous a amené à proposer de nouvelles directions de recherche envisageables pour des travaux futurs.

Conclusion générale et directions futures

Conclusion et directions futures

5.1 Synthèse des résultats principaux

Avant d'ouvrir sur une discussion générale, nous souhaitons rappeler les éléments saillants de notre contribution. Comme indiqué en introduction, nous considérons qu'elle doit être jugée à la fois : (1) au niveau théorique et méthodologique, sous la forme d'une analyse ordonnée de la littérature débouchant autant que possible sur des taxonomies opérationnelles, et donc des outils de pensée permettant d'organiser les différents champs de connaissance; (2) au niveau expérimental, sur des initiatives pouvant éclore sur l'élaboration de nouveaux paradigmes et de nouvelles questions.

Au cours de cette thèse, nous avons (i) condensé et ordonné une vaste littérature en sciences du vivant autour d'un premier cadre conceptuel qui permet d'appréhender les principes qui prédisposent au couplage interpersonnel ; (ii) présenté une revue de questions exhaustive de la littérature en neuroscience de l'interaction sociale en s'appuyant sur une taxonomie des processus sociocognitifs explorés (Chatel-Goldman et al., 2013b) ; (iii) démontré l'avantage des approches par séparation de sources conjointe (JBSS) sur les méthodes classiques à travers une étude comparative de leurs performances sur données hyperscanning-EEG (Chatel-Goldman et al., 2013a) ; (iv) observé que le toucher peut accroitre le couplage des activités physiologiques chez des partenaires en couple (Chatel-Goldman et al., 2014). Ces résultats théoriques, méthodologiques et expérimentaux contribuent à l'étude et à la compréhension des mécanismes neurophysiologiques qui sous-tendent nos interactions sociales.

5.2 Discussion générale

"A successful tango connection […] is one in which information flows back and forth, replacing the perception of two with the awareness of one. Dancers speak of shared balance and even a shared mind."
Daniel Trenner (pionnier américain du tango argentin)

Célébré patrimoine culturel immatériel de l'humanité par l'UNESCO en 2009, le tango incarne la quintessence de l'alignement fin de soi à l'autre, de corps et esprits sur la même longueur d'onde. Pourtant, cette danse – comme de nombreuses autres activités humaines – ne fait que sublimer des facultés sociales partagées de tous, et non moins exceptionnelles. Dès le plus jeune âge, l'humain a une propension remarquable et une facilité déconcertante à interagir avec le monde qui l'entoure, et ses congénères en particulier. Sur quoi reposent nos capacités à créer du lien et à interagir avec autrui ?

Nos interactions sociales impliquent de nombreux mécanismes biologiques. Nous avons tenté d'en brosser le vaste paysage au cours du premier chapitre de cette thèse. Au vu des connaissances actuelles, il apparaît clairement que l'étude de l'esprit humain ne peut pas être dissociée de celle du

corps et de son environnement sans en réduire la portée. Au contraire, nos corps et cerveaux ont évolué conjointement et se développent en interaction continue avec leur milieu. Ils forment ainsi les sous-parties d'un système dynamique complexe esprit-corps-environnement, indissociables car couplées à de nombreux niveaux et suivant des échelles étendues de temps et d'espace. Tous ces niveaux se fondent et s'intriquent dans la continuité de notre monde physique. Bien que la démarche de recherche scientifique bénéficie clairement d'une approche réductionniste, ultimement celle-ci montre ses limites lorsqu'elle ne permet plus de prendre en compte des éléments, relations et échelles indispensables à la compréhension du phénomène exploré. Il est alors nécessaire d'envisager de nouvelles approches pour repousser ces barrières, qu'elles soient d'ordre théorique, pratique, méthodologique, ou expérimental.

C'est le cas pour l'interaction sociale, avec la prise de conscience progressive que son étude est restreinte, voire faussée, si l'on se limite aux frontières de chaque cerveau. Changer de référentiel afin de tenir compte des couplages et influences interpersonnelles est donc indispensable pour comprendre les phénomènes qui y sont liés ou qui en découlent. Le mouvement des neurosciences de l'interaction sociale, présenté dans le second chapitre, s'inscrit dans cette démarche vers une approche plus globale et naturelle de l'étude de l'humain plongé dans son environnement social. Ces principes de recherche constituent un fil rouge de l'ensemble des travaux présentés dans cette thèse. Ils orientent nécessairement l'angle suivant lequel nous avons présenté la littérature, le choix fondamental des outils d'analyse et de leur développement, et celui tout aussi important de l'approche expérimentale adoptée.

L'extension des neurosciences à la sphère interpersonnelle resterait une douce utopie de recherche si elle n'était appuyée et rendue possible par les progrès techniques récents. La mise au point progressive de nouveaux systèmes d'imagerie hyperscanning, mais aussi la démocratisation des solutions portatives et de l'internet de masse offrent des possibilités expérimentales excitantes et encore insoupçonnées. Il est à notre portée, dorénavant, d'introduire des situations de la vie courante dans le laboratoire, ou inversement d'intégrer des outils de collecte et d'analyse de données dans notre quotidien[1]. Le temps est donc venu d'explorer la « Terra Incognita » des neurosciences sociales, qui est celle de l'étude des influences entre individus en interaction, plongés dans un contexte social plus naturel. Pour cela, on a d'abord besoin d'une carte et de bons outils, afin de cerner le contexte et les directions de recherches privilégiées, et de pouvoir en cueillir les fruits une fois que l'on s'y est engagé. C'est pourquoi l'essentiel de cette thèse, la première portant sur l'hyperscanning au sein de notre laboratoire, est consacré à ce travail de préparation.

Notre carte ? Deux cadres conceptuels qui éclairent les conditions d'apparition possibles des synchronies interindividuelles chez l'humain (chapitre 1), et dressent un panorama détaillé des travaux expérimentaux actuels impliquant des individus en interaction (chapitre 2). Nos outils ? La mise en place d'une installation hyperscanning-EEG et d'approches de séparation de source conjointe (JBSS) permettant d'effectuer une analyse de source en prenant en compte l'information inter-sujets dans la séparation (chapitre 3). Finalement, une fois préparés, nous sommes partis explorer le terrain encore

[1] Ce que les géants du web, du marketing et des nouvelles technologies ont compris depuis longtemps. Pour donner quelques exemples frappants, en 2013, 61% du trafic internet est généré par des programmes informatiques qui sondent, entre autres, le comportement des utilisateurs (http://tinyurl.com/bot-traffic-2013); les smartphones récents intègrent des équipements de capture du mouvement 3D et de suivi du regard ; le terrain en pleine expansion de la domotique (maison connectée et intelligente) laisse envisager la somme énorme de données rendues disponibles pour les sociétés qui l'exploitent: comment les utilisateurs consomment de l'énergie, écoutent de la musique, quelles sont leurs allées et venues dans la maison, etc. Si toutes ces technologies avancées d'analyse et de collecte de données peuvent être utilisées à des fins commerciales et privées, pourquoi ne pas en bénéficier avec une ambition altruiste de recherche présentant un intérêt pour tous?

vierge du couplage interpersonnel pouvant émerger lors du toucher affectif (chapitre 4). Nous retraçons maintenant les lignes directrices pour chacun de ces trois volets théoriques, méthodologiques et expérimentaux, en insistant tout particulièrement sur les directions de recherche futures qui nous semblent indispensables ou prometteuses.

5.2.1 Aspects théoriques

Au cours du premier chapitre, nous avons d'abord cherché à mieux cerner les conditions d'apparition du couplage interpersonnel, et les mécanismes biologiques possiblement impliqués lorsque plusieurs individus parviennent à résonner sur la même longueur d'onde. Nous avons vu que l'on peut distinguer trois niveaux de synergie interpersonnelle, qui peuvent être considérés comme différents degrés de contingence interactive (Fig. 1.1). Ils correspondent à différents niveaux de couplages possibles de soi à autrui, selon que la boucle perception-action qui nous lie aux autres soit inexistante (niveau 1, couplage "stimulus-to-brain" en l'absence d'interaction sociale), unidirectionnelle (niveau 2, couplage directif de l'un à l'autre sans qu'il n'y ait réciprocité) ou bidirectionnelle (niveau 3, couplage mutuel d'individus engagés dans une interaction réciproque et continue). Ce cadre théorique nous a permis d'organiser et de structurer la vaste littérature en sciences cognitives et neurosciences sociales, en connectant les trois niveaux de couplages interpersonnels à leurs principes sous-jacents.

A la vue des principes fondamentaux présentés, on peut se poser la question suivante : le couplage des corps et des esprits est-il simplement un épiphénomène, ou bien joue-t-il un rôle en soi dans nos interactions ? Une réponse raisonnable semble être : les deux à la fois.

D'une part, l'adaptation collective aux invariants de l'environnement façonne nos réponses cérébrales et notre comportement. Il en découle une importante similarité entre individus qui partagent ainsi de nombreux attributs anatomiques et fonctionnels. Ajoutez à cela la propriété naturelle de se coupler au monde extérieur et le lien étroit entre action et perception. On peut alors retrouver un couplage de niveau 1 simplement lorsque plusieurs personnes sont exposées simultanément à une séquence perceptuelle identique (section 1.2). Il en va de même lorsque nous percevons les actions chez autrui, à cela près que les autres individus constituent des éléments spéciaux dans notre environnement et sont traités à part sur le plan perceptif. Ces principes neurobiologiques forment la base d'un couplage de niveau 2, qui s'instancie par nos multiples résonances affectives et motrices à autrui (section 1.3). A première vue, il semble que ces deux premiers niveaux de couplage ne jouent pas de rôle spécifique dans l'interaction. Cependant, des résultats récents, qui portent notamment sur la production et perception de la parole, semblent indiquer que l'émergence de ces formes simples de couplage interpersonnel soit liée à une meilleure communication (section 1.3.3). On peut faire l'analogie avec une radio que l'on règle à la bonne fréquence pour recevoir au mieux l'information désirée. Dans ce cas, les mécanismes qui amènent à cette synchronisation n'ont-ils pas un intérêt en soi pour comprendre le fonctionnement cérébral ? La littérature en pleine expansion sur les couplages en situation de communication (verbale ou non) montre qu'il s'agit d'un sujet chaud en neurosciences, et l'on peut s'attendre à ce qu'il y ait des découvertes majeures dans les années à venir.

D'autre part, s'engager dans une interaction réciproque et immédiate avec ses congénères lie nos corps et esprit à travers une boucle de perception-action commune et bidirectionnelle. Ces liens fonctionnels viennent structurer et contraindre les dynamiques interpersonnelles, qui modulent en retour notre comportement. Si le couplage est suffisamment important, des formes de synergies interpersonnelles peuvent alors émerger. Dans ce cas, on parvient ensemble à trouver une certaine stabilité dans l'interaction et à résonner sur la même longueur d'onde. Ces synergies constituent, dans notre classification, le troisième et dernier niveau de couplage interpersonnel. Ce dernier type de

couplage des corps et des esprits peut créer de nouveaux phénomènes, et semble jouer un rôle en soi dans nos interactions. En liant nos activités à de nombreux niveaux, il facilite et étend nos capacités à se comprendre, communiquer, se coordonner. Des agents qui interagissent s'engagent dans un mode collectif, dynamique et irréductible jouant un rôle nécessaire et constitutif dans notre cognition sociale. L'idée que nos capacités sociales reposent en partie sur les dynamiques de l'interaction est confortée par des résultats théoriques et empiriques récents, présentés en section 1.4. Elle met à défaut nos conceptions courantes sur les frontières de l'esprit, que l'on considère classiquement confiné à notre cerveau.

Durant la dernière décade, ces mêmes constatations ont poussé un nombre croissant de chercheurs à explorer les bases neuronales de l'interaction sociale en hyperscanning. Qu'ont-ils découvert ? Pour le savoir, au cours du deuxième chapitre, nous avons dressé un panorama des résultats obtenus sur la synchronie interpersonnelle chez l'humain à tout niveau : de la résonance des activités motrices et sensorielles à celle des activités physiologiques et cérébrales. Nous avons intégré ces résultats au sein d'une taxonomie détaillée des travaux expérimentaux impliquant des individus en interaction (Fig. 2.3). Cette organisation conceptuelle nous a permis de structurer la revue de question en suivant une catégorisation en termes de processus cognitifs explorés, mais aussi de paradigmes expérimentaux et de points de vue théoriques. Cet état de l'art, qui se veut relativement exhaustif, dévoile l'émergence de synchronies interactives au sein de domaines variés de cognition sociale, impliqués notamment pour l'action conjointe, les émotions ou la théorie de l'esprit. La plupart du temps, l'émergence de ces couplages d'un cerveau à l'autre est liée à une communication interpersonnelle plus efficace, que ce soit pour coordonner nos mouvements, échanger nos états affectifs ou inférer nos états mentaux et intentions. L'ensemble des résultats présentés indique clairement que la recherche sur les substrats de l'interaction sociale est indissociable d'une exploration des mécanismes non-locaux qui en émergent.

Nous sommes à une période charnière, un « tournant interactif » où se rejoignent les appels de nombreuses communautés scientifiques jusqu'à présent non prédominantes sur la scène des neurosciences : psychologie sociale et psychologie du développement (Schilbach et al., 2012), étude des systèmes complexes dynamiques (Kelso et al., 2013), philosophie de l'intersubjectivité (Gallotti and Frith, 2013), robotique autonome et apprentissage (Meltzoff et al., 2009), énaction (Thompson and Varela, 2001), et même théorie et méthodes pour les soins médicaux (Epstein, 2013). En se concentrant sur les mécanismes propres à l'interaction sociale, ce courant de pensée se distingue de la vue cognitiviste classique d'individus qui captent, traitent puis émettent l'information sociale de façon séquentielle lorsqu'ils communiquent. Il affirme que s'intéresser à l'interaction est le seul moyen d'explorer les dynamiques interpersonnelles constitutives des processus de cognition sociale, ce que ne permettent pas les études en isolation. Un tel élan va-t-il retomber une fois l'effet de mode passé ? Nous ne pensons pas, car ce mouvement s'inscrit dans une démarche plus générale qui vise à considérer à sa juste valeur la continuité de l'esprit, du corps et de son environnement. Cette approche holistique des systèmes biologiques en interaction, associée à des cadres théoriques puissants et intégratifs tels que la cognition bayésienne ou l'étude des systèmes complexes dynamiques, nous semble indispensable pour avancer vers une compréhension plus juste et plus entière du fonctionnement cognitif. Pour conclure, il nous semble judicieux d'aborder l'ensemble de ces concepts et résultats de façon modérée et intégrative, en considérant que les études en interaction doivent informer, et non remplacer, les études sur l'individu seul.

5.2.2 Aspects méthodologiques

Sur le plan méthodologique, la transition vers une approche multi-sujets nécessite en premier lieu de faire évoluer les outils de neuroimagerie. A cet égard, au vu de ses propriétés, l'EEG est une modalité de prédilection : bas coût, bonne portabilité et encombrement réduit, résolution temporelle fine et long historique d'utilisation en neurosciences (section 3.2). D'autres modalités émergentes constituent également des choix intéressants. C'est le cas notamment de la fNiRS (Scholkmann et al., 2013), qui présente l'avantage d'être peu sensible aux artefacts musculaires, donc utilisable pour des tâches de communication faciale et de parole. Les prochaines années seront sans doute marquées par des avancées majeures en hyperscanning, avec la mise en place et l'analyse d'enregistrements intracrâniens simultanés entre plusieurs individus[1].

Bien-sûr, la simple évolution matérielle des outils de neuroimagerie n'est pas suffisante. Elle doit se faire au sein d'un cadre d'analyse adapté pour bénéficier pleinement de l'information complémentaire à notre disposition. La disponibilité de données hyperscanning permet non seulement d'étudier comment l'activité cérébrale de chaque sujet est liée à son propre comportement (analyse intra-sujets), mais aussi et surtout d'explorer en quoi cette activité est liée à celle du partenaire en interaction engagé dans une tâche sociale (analyse inter-sujets). Il est donc indispensable de développer et d'utiliser des outils mathématiques dédiés permettant, d'une part, de mesurer le *couplage* d'un cerveau à l'autre, et d'autre part, de prendre en considération *conjointement* les activités neurophysiologiques de tous les sujets à la fois.

Le « *couplage* », tout d'abord, est un terme valise aux nombreuses facettes. Il s'agit d'autant de définitions, mesures et outils mathématiques qui quantifient des aspects bien particuliers de l'influence d'un jeu de signaux sur un autre. Pour y voir plus clair, nous avons fait un tour méthodologique des principales mesures de couplage utilisées en hyperscanning (section 3.3). Ces outils correspondent pour la plupart à des méthodes déjà utilisées pour quantifier la connectivité fonctionnelle ou effective au niveau de l'activité cérébrale enregistrée chez des sujets seuls. En tant que quantité mathématique, une mesure de connectivité donnée fait abstraction des mécanismes biologiques sous-jacents et peut donc refléter un mélange de nombreux effets. Clarifier les hypothèses liées à l'applicabilité d'une méthode particulière dans un contexte donné permet de définir et d'interpréter plus précisément la quantité mesurée. Cette étape est indispensable pour choisir judicieusement une mesure de connectivité qui s'appuie sur des hypothèses valides et incorpore les aspects voulus des dynamiques (inter-)cérébrales étudiées.

Cependant, de nombreux éléments théoriques et empiriques pointent vers une nature hautement transitoire (non-stationnaire) et complexe (non-linéaire) de certaines formes de couplage cérébral, que ce soit au niveau intra- ou interpersonnel (section 3.3.4). C'est pourquoi, si l'on souhaite considérer ce phénomène dans son ensemble, il est indispensable de développer et d'appliquer de nouvelles métriques qui prennent en compte ces formes complexes et volatiles de couplage. Nous pensons en particulier aux mesures non-linéaires de couplage inter-fréquence, qui nous semblent particulièrement prometteuses au vu de la littérature émergente sur le sujet[2].

L'analyse *conjointe* des données cérébrales de tous les sujets en interaction, ensuite. En permettant de faire les analyses dans l'espace des sources cérébrales plutôt que dans celui des capteurs, les méthodes de séparation de source (BSS) se sont imposées comme un des outils incontournables pour

[1] Des données hyperscanning-ECoG sont même déjà disponibles ! (communication personnelle avec Uri Hasson).

[2] Ce type de mesure a été très récemment appliqué à l'analyse de données hyperscanning-EEG par des chercheurs du Max Planck Institute (publication à venir, communication personnelle avec Viktor Müller).

l'analyse et l'interprétation des signaux EEG (section 3.4.2). Leur extension à de multiples jeux de données (JBSS) adapte la modélisation des sources et de leur mélange pour prendre en compte un système de plusieurs cerveaux aux activités liées. Incorporer cette hypothèse de dépendance entre les jeux de données permet aux méthodes de JBSS d'exploiter une information additionnelle pour mener à bien la séparation. En d'autres mots, s'il existe un couplage entre les signaux issus des systèmes considérés, la JBSS utilise un modèle plus adapté à la réalité du phénomène physique. C'est pourquoi ces nouvelles méthodes présentent un intérêt certain pour l'analyse de données hyperscanning. Notre étude comparative sur données réelles montre qu'exploiter cette information de dépendance peut améliorer la qualité de la séparation (section 3.5.2). En particulier, ces algorithmes permettent d'aligner les sources « correspondantes » (par exemple, les plus cohérentes) d'un sujet à l'autre, ce que nous avons pu également constater à l'analyse des données issues l'expérience sur le toucher social (section 4.3.4). Cependant, ces derniers résultats montrent également que les algorithmes de JBSS utilisés manquent encore de robustesse (trop de variabilité et de sensibilité aux paramètres).

Le modèle introduit en JBSS est-il complètement adapté au système physique qu'il est censé décrire, ou bien peut-il être encore amélioré ? Dans le cas de données hyperscanning, les méthodes de JBSS posent une série d'hypothèses qui peuvent être questionnées. Pour commencer, ils supposent une dépendance de *toutes* les sources entre les jeux de données. Cependant, en situation réelle, il est plutôt vraisemblable que seul un petit nombre de sources corticales soit couplé d'un cerveau à l'autre. C'est pourquoi il peut être judicieux de développer des algorithmes à mi-chemin entre la BSS et la JBSS, qui considèrent moins de sources dépendantes en *inter* que de sources indépendantes en *intra*. Un second élément à améliorer a trait à la nature des couplages considérés. Si l'on ne se base que sur des statistiques du second ordre, alors les hypothèses pour la JBSS portent seulement sur une (in)dépendance des sources linéaire et instantanée, au sein des mêmes bandes de fréquences. Il s'agit d'*a priori* simplistes, qui ne capturent sans doute pas toute la gamme des couplages neuronaux possibles au niveau intra- et interpersonnel. Il nous semble donc judicieux d'étendre encore ce modèle pour considérer des sources aux interactions plus complexes, qui représentent mieux les phénomènes biologiques sous-jacents. Plus spécifiquement, nous voyons un réel intérêt à intégrer de nouvelles hypothèses sur des sources présentant un couplage non instantané et/ou non linéaire pour assurer la séparation. De tels modèles permettraient de prendre en compte des sources en réseaux au sein de chaque cerveau, ou encore des situations communicatives où l'activité d'un cerveau suit celle de l'autre avec un certain délai temporel.

Ces aspects méthodologiques particuliers constituent maintenant un sujet de recherche actif dans notre laboratoire. Nos travaux préliminaires autour des méthodes de JBSS sont notamment poursuivis par un doctorant dont la thèse vise à se rapprocher toujours plus d'un cadre d'analyse naturel pour les données hyperscanning.

5.2.3 Aspects expérimentaux

A la lumière de la littérature en neurosciences de l'interaction sociale, il ressort au moins trois directions importantes pour innover sur la mise en place du paradigme expérimental: 1) étude de l'interaction *réciproque* et *immédiate*, 2) chez des participants *engagés* dans une tâche sociale *naturelle*, 3) par le biais de l'imagerie *hyperscanning* associée à des mesures *physiologiques* et/ou *subjectives*. Nous nous sommes efforcés de respecter ce cahier des charges pour notre étude présentée dans le quatrième chapitre. L'absence d'expérience en hyperscanning portant sur l'empathie a grandement motivé l'orientation « affective» de notre paradigme expérimental. Il y a là une certaine prise de risque à réaliser une première étude dans un champ expérimental encore vierge

et relativement complexe à investiguer. Nous assumons ce choix, qui nous semble cohérent avec la dimension exploratoire et de « défrichage du terrain » de cette thèse.

Plusieurs éléments décisifs ont motivé l'exploration des dynamiques interpersonnelles lors du toucher affectif: contraintes techniques et pratiques inhérentes à l'EEG, contrôle nécessaire sur d'éventuelles synchronies spontanées, et surtout une littérature sur les neurosciences du toucher affectif en pleine expansion chez l'individu seul mais encore inexistante au niveau interactif. A notre connaissance, il s'agit donc de la première étude où sont explorés les effets du toucher affectif sur le couplage des activités cérébrales et physiologiques entre individus en interaction.

Concernant le paradigme expérimental défini, nous avons fait de notre mieux pour respecter les principes d'écologie maximale avec les contraintes imposées: tâche affective par rappel autobiographique, choix de partenaires en couples, toucher libre au niveau des mains et des avant-bras… si tant est que l'on puisse être empathique naturellement dans une salle d'expérience en étant bardé de capteurs en tous genres. Nous avons tenu à enregistrer les activités physiologiques des sujets, en plus de leurs EEG, afin de recueillir une information objective sur leur état affectif et de ne pas passer à côté d'éventuels phénomènes de couplage physiologique. Au vu des résultats obtenus, et de la littérature sur la corégulation (découverte *a posteriori*), c'était une bonne intuition !

Nous montrons que, chez des partenaires en couple, le toucher accroit la dépendance des activités physiologiques (en particulier la réponse électrodermale). Nous avons interprété ces résultats comme appuyant le rôle particulier du toucher pour la communication et le support affectif entre partenaires en couple. Cette interprétation est étayée par une littérature récente qui éclaire nos observations à la lumière du principe de la corégulation affective entre partenaires intimes. Il semble, dans le cas de notre étude, que cette notion soit plus pertinente que l'idée d'une transmission affective. Il est en effet plausible que nous ayons observé la manifestation physiologique d'une corégulation affective dont l'échelle temporelle, si elle semble se retrouver déjà au niveau de la minute, s'inscrit (surtout ?) sur du plus long terme. On « touche » ici aux liens d'attachement qui unissent des partenaires proches, et qui se tissent lentement et patiemment.

Ces éléments soulèvent plus de questions qu'ils n'apportent de réponses, et pointent vers de nombreuses directions de recherche qui nous semblent pertinentes. La seule présence de n'importe quel étranger, ou de son partenaire, suffit-elle à induire un couplage, à déclencher un processus de corégulation affective ? A quelle(s) échelle(s) temporelle(s) se déroule la corégulation ? Quels sont les mécanismes biologiques sur lesquels elle repose ? Pourquoi et comment certains couples parviennent à trouver un point d'équilibre au niveau affectif ? Comment définir cet équilibre ? Est-ce que les dysfonctionnements et troubles sociaux tels que l'autisme affectent les capacités à se coréguler ? Si oui, en quoi, et comment y remédier ?

L'analyse des données hyperscanning-EEG issues de notre expérience s'est révélée moins concluante que celles des données physiologiques. Nous avons tenté de nombreuses approches, plus ou moins conventionnelles, dont les principales sont présentées en section 4.3. Ces analyses ont été l'occasion d'utiliser les outils de séparation de sources conjointe et certaines mesures de couplage introduites dans le chapitre 3. Dans l'ensemble, au niveau individuel et à l'échelle de tous les sujets disponibles, l'approche par gBSS fait ressortir des sources cohérentes vis-à-vis du contexte expérimental et dévoile l'activation d'une source dans le cortex préfrontal, modulée par le toucher et possiblement impliquée dans les processus d'empathie. Cependant, à un niveau interindividuel, nos différentes tentatives pour l'analyse du couplage n'ont pas mis en évidence de synchronies significatives entre cerveaux. Nous avons émis plusieurs hypothèses pour tenter d'expliquer ces résultats, ce qui nous a amené à proposer de nouvelles directions de recherche envisageables pour des travaux futurs (section 4.3.7).

Les aspects expérimentaux autour des neurosciences de l'interaction sociale constituent également un sujet de recherche actif dans notre laboratoire, avec notamment l'engagement d'un doctorant et de plusieurs stagiaires sur la recherche de protocoles hyperscanning adéquats.

5.3 Perspectives

Vers quoi se tourner maintenant pour faire avancer nos connaissances des mécanismes biologiques intra- et interpersonnels en jeu lors d'une interaction sociale? Nous aimerions aborder quelques pistes et idées attrayantes pour améliorer les approches existantes au vu des avancées techniques et des tendances de recherche actuelles. Chacun des trois pôles de recherche en hyperscanning (Fig. 2.3) a fourni des apports certains au niveau méthodologique et expérimental, mais souffre également de limitations propres à ses contraintes et contexte historique spécifiques. C'est pourquoi nous souhaiterions encourager des approches transversales et intégratives, afin de prendre les bonnes idées des uns pour pallier les problèmes des autres, et de faire sens des résultats variés obtenus dans des contextes toujours plus réalistes et naturels.

Au niveau du pôle de recherche « théorie de l'esprit », la plupart des études menées s'appuient avec succès sur la théorie des jeux, mais souffrent en contrepartie d'interactions sociales séquentielles et extrêmement contraintes. A cet égard, l'utilisation d'interfaces virtuelles nous semble une direction particulièrement prometteuse. Ce type de paradigme comportemental – qui n'est pas incompatible avec de la neuroimagerie – donne accès à un enregistrement complet de l'ensemble des dynamiques sensori-motrices de l'interaction, car elles se déploient alors intégralement dans un espace virtuel. De façon plus générale, les interfaces homme-machine présentent un intérêt certain pour examiner tout type d'interaction sociale réciproque et instantanée, en permettant de remplacer l'environnement, voire la personne avec qui l'on interagit.

Les travaux de recherche au sein du pôle « action conjointe » sont sans doute les plus avancés dans l'intégration des différents niveaux d'observation des phénomènes de couplage intra- et interpersonnel. Pour aller plus loin dans cette direction, il nous semble nécessaire de développer l'aspect multimodal dans la collecte des données et les analyses. Cela implique d'enregistrer simultanément nos activités en privilégiant une variété dans les observations : mouvements fins du corps, orientation du regard, activité musculaire, physiologique ou encore hormonale, et enfin activité cérébrale. En termes d'analyses, les outils à notre disposition doivent pouvoir intégrer voire fusionner ces informations variées de manière efficace et le plus tôt possible. Le développement de telles méthodes est un sujet de recherche actif dans notre laboratoire.

Au niveau du pôle de recherche « émotion », pour être valables les études doivent tendre vers toujours plus d'écologie, tout en maintenant un certain niveau de contrôle. En effet, si de façon générale, les interactions entre individus sont fortement modulées par le contexte social, nos réponses socio-affectives en particulier font partie des processus qui présentent le plus de variabilité. Parmi leurs nombreux facteurs d'influence, on peut citer par exemple la relation sociale (familiarité, appartenance à des groupes sociaux plus ou moins proches du sien, etc.), les caractéristiques propres de l'émotion (intensité, valence, saillance, etc.) et de soi-même (genre, personnalité, expériences passées, etc.) ou encore le contexte (soutien affectif ou compétition, etc.). La difficulté à concevoir des expériences écologiques impliquant de l'affect explique sans doute pourquoi les aspects dynamiques et réciproques des processus sociaux-affectifs sont encore quasiment inexplorés. En plus des directions mentionnées ci-dessus, deux pistes présentent selon nous un intérêt certain pour l'exploration, entre autres, des processus socio-affectifs en jeu lors de nos interactions sociales. D'une part, le

développement de solutions de collecte de données toujours plus légères et portatives ouvre la voie vers des études où l'on peut enregistrer les activités neurophysiologiques des participants directement sur le terrain (voir, par exemple, Gramann et al., 2011). Quoi de mieux qu'une étude en situation réelle pour comprendre notre fonctionnement biologique dans la vie de tous les jours ? D'autre part, l'utilisation d'internet pour mener des études en ligne, que ce soit sur ordinateur ou à partir d'appareils mobiles, offre la potentialité incroyable d'effectuer des expériences en masse sur des milliers de participants. Bien sûr, de tels développements nécessiteront d'innover encore sur les paradigmes expérimentaux pour maintenir un bon niveau de contrôle et pouvoir interpréter les phénomènes observés. Si la mise en place de ce type d'approches soulèvera sans doute de nouveaux problèmes, en retour les promesses en termes de robustesse et d'écologie nous semblent incommensurables.

Finalement, comment intégrer tous les résultats obtenus en neurosciences de l'interaction sociale pour appréhender le paysage interpersonnel dans toute sa complexité ? A cet égard, le domaine scientifique des systèmes complexes dynamiques nous semble incontournable. Ce cadre intégratif permet d'étudier le fonctionnement de systèmes trop complexes pour être modélisables ou réduits à la somme de leurs parties. Il offre des outils qui révèlent des propriétés fondamentales et génériques de nombreux systèmes naturels, biologiques ou artificiels au sein de domaines d'étude variés (climat, tectonique, épilepsie, sociologie, psychologie, finances, etc.). Sans réduire ou négliger la complexité du système étudié, ce cadre peut informer à la fois sur sa structure (topographie), ses dynamiques (transitions et états de stabilité) et les liens entre les deux, et ce à de multiples échelles spatiales et temporelles. Il est donc particulièrement attrayant pour l'étude des dynamiques cérébrales intra- et interpersonnelles[1]. De façon plus générale, ce champ de recherche correspond bien au tournant interactif, car il s'inscrit dans une démarche vers une compréhension globale des phénomènes physiques et biologiques qui nous entourent et nous constituent, dans la continuité de l'esprit, du corps et de son environnement.

5.4 Postface

Au 16ème siècle, la révolution copernicienne a étendu notre horizon en venant simplifier plutôt que complexifier notre compréhension du monde physique[2]. De façon analogue, considérer la cognition et ses bases neurophysiologiques au sein d'un système plus large, qui inclut nos interactions et les couplages interpersonnels, peut simplifier notre compréhension du comportement humain en révélant de nouvelles forces qui opèrent entre les individus et façonnent notre monde social (Hasson et al., 2012).

[1] C'est pourquoi je poursuis mes travaux de recherche sur ce sujet. Plus particulièrement, au cours d'un post-doc en collaboration avec Uri Hasson, je vais me pencher sur l'étude des régimes dynamiques et de leurs transitions dans le cerveau à partir de données obtenues en IRMf pendant des tâches naturelles.

[2] Autrefois, la vue cosmologique prévalente était de considérer la Terre au centre de l'univers. Copernic, et d'autres savants après lui, ont impulsé un changement de référentiel en montrant que la Terre est juste un élément parmi d'autres au sein d'un système plus large de planètes en interaction. Une ouverture qui a permis de simplifier notre compréhension de la mécanique céleste, de la gravité et des marées. Par analogie, aujourd'hui le cerveau est classiquement considéré comme le support unique et intégral de notre cognition. D'où les revendications récentes pour basculer vers un référentiel multi-centré où l'on considère les activités cérébrales et physiologiques de l'ensemble des individus en interaction (Hasson et al., 2012; Schilbach et al., 2013).

Références

Acar, Z. A., and Makeig, S. (2010). Neuroelectromagnetic Forward Head Modeling Toolbox. *Journal of Neuroscience Methods* 190, 258–270. doi:10.1016/j.jneumeth.2010.04.031.

Adali, T., Anderson, M., and Fu, G. (2014). Diversity in Independent Component and Vector Analyses: Identifiability, algorithms, and applications in medical imaging. *Signal Processing Magazine, IEEE* 31, 18–33.

Adams, R., Shipp, S., and Friston, K. (2012). Predictions not commands: active inference in the motor system. *Brain Structure and Function*.

Adolphs, R. (2003). Cognitive neuroscience of human social behaviour. *Nature reviews. Neuroscience* 4, 165–78. doi:10.1038/nrn1056.

Adolphs, R. (2010). Conceptual challenges and directions for social neuroscience. *Neuron* 65, 752–67. doi:10.1016/j.neuron.2010.03.006.

Adolphs, R. (2006). How do we know the minds of others? Domain-specificity, simulation, and enactive social cognition. *Brain research* 1079, 25–35. doi:10.1016/j.brainres.2005.12.127.

Alicke, M. D., Klotz, M. L., Breitenbecher, D. L., Yurak, T. J., and et al (1995). Personal contact, individuation, and the better-than-average effect. *Journal of Personality and Social Psychology* 68, 804–825. doi:10.1037/0022-3514.68.5.804.

Allison, T., Puce, A., and McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: Role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences* 4, 267–278. doi:10.1016/S1364-6613(00)01501-1.

Amodio, D. M., and Frith, C. D. (2006). Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Nature reviews Neuroscience* 7, 268–77. doi:10.1038/nrn1884.

Ancona, N., Marinazzo, D., and Stramaglia, S. (2004). Radial basis function approach to nonlinear Granger causality of time series. *Physical Review E* 70. doi:10.1103/PhysRevE.70.056221.

Anders, S., Heinzle, J., Weiskopf, N., Ethofer, T., and Haynes, J.-D. (2011). Flow of affective information between communicating brains. *NeuroImage* 54, 439–46. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.07.004.

Anderson, M. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology*, 32–46.

Anderson, M. L. (2010). Neural reuse: a fundamental organizational principle of the brain. *The Behavioral and brain sciences* 33, 245–66; discussion 266–313. doi:10.1017/S0140525X10000853.

App, B., McIntosh, D. N., Reed, C. L., and Hertenstein, M. J. (2011). Nonverbal channel use in communication of emotion: how may depend on why. *Emotion* 11, 603–617. doi:10.1037/a0023164.

Arieli, A., Shoham, D., Hildesheim, R., and Grinvald, A. (1995). Coherent spatiotemporal patterns of ongoing activity revealed by real-time optical imaging coupled with single-unit recording in the cat visual cortex. *Journal of Neurophysiology* 73, 2072–2093.

Aron, A., and Aron, E. N. (1986). *Love and the expansion of self: Understanding attraction and satisfaction.* Hemisphere Publishing Corp/Harper & Row Publishers.

Aron, A. P., Mashek, D. J., and Aron, E. N. (2004). “Closeness as including other in the self,” in *Handbook of closeness and intimacy* (Erlbaum Mahwah, NJ), 27–41.

Ashby, W. R. (1960). *Design for a Brain - The origin of adaptive behavior*. Chapman & Hall doi:SYST ASHB.

Astolfi, L., Cincotti, F., Mattia, D., Marciani, M. G., Baccala, L. a, de Vico Fallani, F., Salinari, S., Ursino, M., Zavaglia, M., Ding, L., et al. (2007). Comparison of different cortical connectivity estimators for high-resolution EEG recordings. *Human brain mapping* 28, 143–57. doi:10.1002/hbm.20263.

Astolfi, L., Toppi, J., De Vico Fallani, F., Vecchiato, G., Salinari, S., Mattia, D., Cincotti, F., and Babiloni, F. (2010). Neuroelectrical hyperscanning measures simultaneous brain activity in humans. *Brain topography* 23, 243–56. doi:10.1007/s10548-010-0147-9.

Attias, H., and Schreiner, C. E. (1997). Temporal Low-Order Statistics of Natural Sounds. *Advances in Neural Information Processing Systems* 9, 27–33. doi:10.1.1.53.201.

Auvray, M., Lenay, C., and Stewart, J. (2009). Perceptual interactions in a minimalist virtual environment. *New Ideas in Psychology* 27, 32–47. doi:10.1016/j.newideapsych.2007.12.002.

Auvray, M., and Rohde, M. (2012). Perceptual crossing: the simplest online paradigm. *Frontiers in human neuroscience* 6, 181. doi:10.3389/fnhum.2012.00181.

Aydore, S., Pantazis, D., and Leahy, R. M. (2013). A Note on the Phase Locking Value and its Properties. *NeuroImage* 74, 231–244. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.02.008.

Babiloni, C., Buffo, P., Vecchio, F., Marzano, N., Del Percio, C., Spada, D., Rossi, S., Bruni, I., Rossini, P. M., and Perani, D. (2012). Brains “in concert”: frontal oscillatory alpha rhythms and empathy in professional musicians. *NeuroImage* 60, 105–16. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.12.008.

Babiloni, C., Vecchio, F., Infarinato, F., Buffo, P., Marzano, N., Spada, D., Rossi, S., Bruni, I., Rossini, P. M., and Perani, D. (2011). Simultaneous recording of electroencephalographic data in musicians playing in ensemble. *Cortex* 47, 1082–90. doi:10.1016/j.cortex.2011.05.006.

Babiloni, F., and Astolfi, L. (2012). Social neuroscience and hyperscanning techniques: Past, present and future. *Neuroscience and biobehavioral reviews*. doi:10.1016/j.neubiorev.2012.07.006.

Babiloni, F., Cincotti, F., Mattia, D., Mattiocco, M., De Vico Fallani, F., Tocci, A., Bianchi, L., Marciani, M. G., and Astolfi, L. (2006). Hypermethods for EEG hyperscanning. *Conference proceedings : ... Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. Conference* 1, 3666–9. doi:10.1109/IEMBS.2006.260754.

Babiloni, F., Cincotti, F., Mattia, D., De Vico Fallani, F., Tocci, a, Bianchi, L., Salinari, S., Marciani, M., Colosimo, a, and Astolfi, L. (2007). High resolution EEG hyperscanning during a card game. *Conference proceedings : ... Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. Conference* 2007, 4957–60. doi:10.1109/IEMBS.2007.4353453.

Baccalá, L. a, and Sameshima, K. (2001). Partial directed coherence: a new concept in neural structure determination. *Biological cybernetics* 84, 463–74.

Badino, L., D’Ausilio, A., Glowinski, D., Camurri, A., and Fadiga, L. (2013). Sensorimotor communication in professional quartets. *Neuropsychologia*, 1–7. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.11.012.

Baker, C. L., Saxe, R. R., and Tenenbaum, J. B. (2009). Bayesian Theory of Mind : Modeling Joint Belief-Desire Attribution. in *Proceedings of the thirty-second annual conference of the cognitive science society*, 2469–2474.

Banissy, M. J., and Ward, J. (2007). Mirror-touch synesthesia is linked with empathy. *Nature neuroscience* 10, 815–816. doi:10.1038/nn1926.

Barachant, A., Bonnet, S., Congedo, M., and Jutten, C. (2013). Classification of covariance matrices using a Riemannian-based kernel for BCI applications. *Neurocomputing* 112, 172–178. doi:10.1016/j.neucom.2012.12.039.

Barlow, H. B. (1961). Possible principles underlying the transformation of sensory messages. *Sensory Communication*, 217–234. doi:10.1080/15459620490885644.

Bastos, A. M., Usrey, W. M., Adams, R. a, Mangun, G. R., Fries, P., and Friston, K. J. (2012). Canonical microcircuits for predictive coding. *Neuron* 76, 695–711. doi:10.1016/j.neuron.2012.10.038.

Berger, H. (1929). Über das Elektroenkephalogram des Menschen. *Archives of Psychiatry* 87, 527–570.

Bernstein, N. A. (1967). The Coordination and Regulation of Movement London.

Blair, R. J. R. (2005). Responding to the emotions of others: Dissociating forms of empathy through the study of typical and psychiatric populations. *Consciousness and Cognition* 14, 698–718. doi:10.1016/j.concog.2005.06.004.

Blakemore, S., and Frith, C. (2005). The role of motor contagion in the prediction of action. *Neuropsychologia* 43, 260–7. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2004.11.012.

Blakemore, S. J., and Decety, J. (2001). From the perception of action to the understanding of intention. *Nature reviews. Neuroscience* 2, 561–7. doi:10.1038/35086023.

Blakemore, S. J., Wolpert, D., and Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *Neuroreport* 11, R11–6.

Blakemore, S.-J., Bristow, D., Bird, G., Frith, C., and Ward, J. (2005). Somatosensory activations during the observation of touch and a case of vision-touch synaesthesia. *Brain* 128, 1571–1583. doi:10.1093/brain/awh500.

Blanke, O. (2012). Multisensory brain mechanisms of bodily self-consciousness. *Nature reviews. Neuroscience* 13, 556–71. doi:10.1038/nrn3292.

Blanke, O., Ortigue, S., Landis, T., and Seeck, M. (2002). Stimulating illusory own-body perceptions. *Nature* 419, 269–70. doi:10.1038/419269a.

Blankertz, B., Lemm, S., Treder, M., Haufe, S., and Müller, K.-R. (2011). Single-trial analysis and classification of ERP components--a tutorial. *NeuroImage* 56, 814–25. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.06.048.

Blauert, J. (1997). Spatial Hearing: The Psychophysics of Human Sound Localization by Jens Blauert. *The Journal of the Acoustical Society of America* 77, 334. doi:10.1121/1.392109.

Bourguignon, M., De Tiège, X., de Beeck, M. O., Ligot, N., Paquier, P., Van Bogaert, P., Goldman, S., Hari, R., and Jousmäki, V. (2013). The pace of prosodic phrasing couples the listener's cortex to the reader's voice. *Human brain mapping* 34, 314–26. doi:10.1002/hbm.21442.

Breen, N., Caine, D., and Coltheart, M. (2001). Mirrored-self misidentification: two cases of focal onset dementia. doi:10.1093/neucas/7.3.239.

Brooks, R. a (1991). New approaches to robotics. *Science (New York, N.Y.)* 253, 1227–32. doi:10.1126/science.253.5025.1227.

Buck, R. (1985). *The communication of emotion.* Guilford P. New York.

Buckingham, J. T., and Alicke, M. D. (2002). The influence of individual versus aggregate social comparison and the presence of others on self-evaluations. *Journal of personality and social psychology* 83, 1117–1130. doi:10.1037/0022-3514.83.5.1117.

Bullmore, E., and Sporns, O. (2009). Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature reviews. Neuroscience* 10, 186–98. doi:10.1038/nrn2575.

Bullmore, E., and Sporns, O. (2012). The economy of brain network organization. *Nature reviews. Neuroscience* 13, 336–49. doi:10.1038/nrn3214.

Bustamante, P., Yao, W. F., and Bustamante, D. (2010). The Worship to the Mountains: A Study of the Creation Myths of the Chinese Culture. *En Rupestreweb*.

Butler, E. a., and Randall, a. K. (2013). Emotional Coregulation in Close Relationships. *Emotion Review* 5, 202–210. doi:10.1177/1754073912451630.

Butner, J., Diamond, L. M., and Hicks, A. M. (2007). Attachment style and two forms of affect coregulation between romantic partners. *Personal Relationships* 14, 431–455. doi:10.1111/j.1475-6811.2007.00164.x.

Buzsáki, G. (2009). Rhythms of the Brain.

Buzsáki, G. (2006). *Rhythms of the Brain*. Oxford University Press.

Buzsáki, G., and Draguhn, A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. *Science* 304, 1926–9. doi:10.1126/science.1099745.

Calvo-Merino, B., Glaser, D. E., Grèzes, J., Passingham, R. E., and Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cerebral cortex (New York, N.Y. : 1991)* 15, 1243–9. doi:10.1093/cercor/bhi007.

Canolty, R. T., and Knight, R. T. (2010). The functional role of cross-frequency coupling. *Trends in cognitive sciences* 14, 506–15. doi:10.1016/j.tics.2010.09.001.

Cardoso, J. (2001). The three easy routes to independent component analysis; contrasts and geometry. *Proc. ICA*, 1–6.

Carlson, S. M., Moses, L. J., and Claxton, L. J. (2004). Individual differences in executive functioning and theory of mind: An investigation of inhibitory control and planning ability. *Journal of Experimental Child Psychology* 87, 299–319. doi:10.1016/j.jecp.2004.01.002.

Carpendale, J. I. M., and Lewis, C. (2004). Constructing an understanding of mind: The development of children's social understanding within social interaction. *Behavioral and Brain Sciences* 27, 79–151. doi:10.1017/S0140525X04000032.

Castelli, F., Frith, C., Happé, F., and Frith, U. (2002). Autism, Asperger syndrome and brain mechanisms for the attribution of mental states to animated shapes. *Brain : a journal of neurology* 125, 1839–1849. doi:10.1093/brain/awf189.

Chafaï, D. (2012). *Probabilités - Préparation à l'agrégation interne*. Djalil CHAFAI.

Chandrasekaran, C., Trubanova, A., Stillittano, S., Caplier, A., and Ghazanfar, A. a (2009). The natural statistics of audiovisual speech. *PLoS computational biology* 5, e1000436. doi:10.1371/journal.pcbi.1000436.

Chatel-Goldman, J., Congedo, M., Jutten, C., and Schwartz, J.-L. (2014). Touch increases autonomic coupling between romantic partners. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 8:95. doi:10.3389/fnbeh.2014.00095.

Chatel-Goldman, J., Congedo, M., and Phlypo, R. (2013a). Joint BSS as a natural analysis framework for eeg-hyperscanning. in *ICASSP*, 1212–1216.

Chatel-Goldman, J., Schwartz, J.-L., Jutten, C., and Congedo, M. (2013b). Nonlocal mind from the perspective of social cognition. *Frontiers in human neuroscience* 7. doi:10.3389/fnhum.2013.00107.

Chavez, M., Besserve, M., Adam, C., and Martinerie, J. (2006). Towards a proper estimation of phase synchronization from time series. *Journal of neuroscience methods* 154, 149–60. doi:10.1016/j.jneumeth.2005.12.009.

Chen, C.-H., Fiecas, M., Gutiérrez, E. D., Panizzon, M. S., Eyler, L. T., Vuoksimaa, E., Thompson, W. K., Fennema-Notestine, C., Hagler, D. J., Jernigan, T. L., et al. (2013). Genetic topography of brain morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 17089–94. doi:10.1073/pnas.1308091110.

Chen, Y., Rangarajan, G., Feng, J., and Ding, M. (2004). Analyzing multiple nonlinear time series with extended Granger causality. *Physics Letters, Section A: General, Atomic and Solid State Physics* 324, 26–35. doi:10.1016/j.physleta.2004.02.032.

Chiel, H. J., and Beer, R. D. (1997). The brain has a body: adaptive behavior emerges from interactions of nervous system, body and environment. *Trends in neurosciences* 20, 553–7.

Cichocki, A. (2002). *Adaptive Blind Signal and Image Processing: Learning Algorithms and Applications*.

Clark, A. (2013). Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science. *The Behavioral and brain sciences* 36, 181–204. doi:10.1017/S0140525X12000477.

Coan, J. a (2008). Toward a neuroscience of attachment. *Handbook of attachment: Theory, reseach, and clinical applications*, 241–265.

Coats, S., Smith, E. R., Claypool, H. M., and Banner, M. J. (2000). Overlapping mental representations of self and in-group: Reaction time evidence and its relationship with explicit measures of group indentification. *Journal of Experimental Social Psychology* 36, 304–315. doi:10.1006/jesp.1999.1416.

Coey, C. a, Varlet, M., and Richardson, M. J. (2012). Coordination dynamics in a socially situated nervous system. *Frontiers in human neuroscience* 6, 164. doi:10.3389/fnhum.2012.00164.

Comon, P., and Jutten., C. eds. (2010). *Handbook of Blind Source Separation: Independent component analysis and applications.* Oxford: Academic press.

Congedo, M. (2013a). EEG Source Analysis.

Congedo, M. (2013b). EEG Source Analysis - HDR thesis.

Congedo, M., Gouy-Pailler, C., and Jutten, C. (2008). On the blind source separation of human electroencephalogram by approximate joint diagonalization of second order statistics. *Clinical neurophysiology : official journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology* 119, 2677–86. doi:10.1016/j.clinph.2008.09.007.

Congedo, M., John, R. E., De Ridder, D., and Prichep, L. (2010). Group independent component analysis of resting state EEG in large normative samples. *International journal of psychophysiology : official journal of the International Organization of Psychophysiology* 78, 89–99. doi:10.1016/j.ijpsycho.2010.06.003.

Congedo, M., Phlypo, R., and Chatel-Goldman, J. (2012). Orthogonal And Non-Orthogonal Joint Blind Source Separation In The Least-Squares Sense. in *EUSIPCO* (Bucharest), 1885–1889.

Congedo, M., Phlypo, R., and Pham, D.-T. (2011). Approximate Joint Singular Value Decomposition of an Asymmetric Rectangular Matrix Set. *IEEE Transactions on Signal Processing* 59, 415–424. doi:10.1109/TSP.2010.2087018.

Correa, N. M., Adalı, T., Li, Y.-O., and Calhoun, V. D. (2010). Canonical correlation analysis for data fusion and group inferences. *Signal Processing …* 27, 39–50. doi:10.1109/MSP.2010.936725.

Csibra, G., Gergely, G., Bíró, S., Koós, O., and Brockbank, M. (1999). Goal attribution without agency cues: The perception of "pure reason" in infancy. *Cognition* 72, 237–267. doi:10.1016/S0010-0277(99)00039-6.

Cui, X., Bryant, D. M., and Reiss, A. L. (2012). NIRS-based hyperscanning reveals increased interpersonal coherence in superior frontal cortex during cooperation. *NeuroImage* 59, 2430–7. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.09.003.

Damasio, A. R. (2006). *L'erreur de Descartes: La raison des émotions*. doi:citeulike-article-id:641478.

Danchin, É., Giraldeau, L., Valone, T., and Wagner, R. (2004). Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305, 487–491.

Darmois, G. (1953). Analyse générale des liaisons stochastiques: etude particulière de l'analyse factorielle linéaire. *Revue de l'Institut international de statistique*, 2–8.

Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. doi:10.1037/10001-000.

Dauwels, J., Vialatte, F., Musha, T., and Cichocki, a (2010). A comparative study of synchrony measures for the early diagnosis of Alzheimer's disease based on EEG. *NeuroImage* 49, 668–93. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.06.056.

Decety, J. (2002). "Le sens des autres ou les fondements naturels de l'empathie," in *Qu'est-ce que la vie psychique?*, ed. Y. Michaud (Odile Jacob).

Decety, J. (2011). The neuroevolution of empathy. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1231, 35–45. doi:10.1111/j.1749-6632.2011.06027.x.

Decety, J., Echols, S., and Correll, J. (2010a). The blame game: the effect of responsibility and social stigma on empathy for pain. *Journal of cognitive neuroscience* 22, 985–97. doi:10.1162/jocn.2009.21266.

Decety, J., and Grèzes, J. (2006). The power of simulation: imagining one's own and other's behavior. *Brain research* 1079, 4–14. doi:10.1016/j.brainres.2005.12.115.

Decety, J., and Ickes, W. (2011). *The social neuroscience of empathy*. MIT Press.

Decety, J., and Jackson, P. L. P. (2006). A social-neuroscience perspective on empathy. *Current directions in psychological science* 15, 54–58.

Decety, J., and Lamm, C. (2007). The role of the right temporoparietal junction in social interaction: how low-level computational processes contribute to meta-cognition. *The Neuroscientist : a review journal bringing neurobiology, neurology and psychiatry* 13, 580–93. doi:10.1177/1073858407304654.

Decety, J., and Sommerville, J. a. (2003). Shared representations between self and other: a social cognitive neuroscience view. *Trends in Cognitive Sciences* 7, 527–533. doi:10.1016/j.tics.2003.10.004.

Decety, J., and Svetlova, M. (2012). Putting together phylogenetic and ontogenetic perspectives on empathy. *Developmental cognitive neuroscience* 2, 1–24. doi:10.1016/j.dcn.2011.05.003.

Decety, J., Yang, C.-Y., and Cheng, Y. (2010b). Physicians down-regulate their pain empathy response: an event-related brain potential study. *NeuroImage* 50, 1676–1682. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.01.025.

Dehaene, S. (2012). Introduction au raisonnement bayésien et à ses applications. *Collège de France*.

Delorme, A., Palmer, J., Onton, J., Oostenveld, R., and Makeig, S. (2012). Independent EEG sources are dipolar. *PloS one* 7, e30135. doi:10.1371/journal.pone.0030135.

Destexhe, A. (2011). Intracellular and computational evidence for a dominant role of internal network activity in cortical computations. *Current opinion in neurobiology* 21, 717–25. doi:10.1016/j.conb.2011.06.002.

DiMascio, A., Boyd, R. W., and Greenblatt, M. (1957). Physiological correlates of tension and antagonism during psychotherapy; a study of interpersonal physiology. *Psychosomatic medicine* 19, 99–104.

Dimberg, U., Thunberg, M., and Elmehed, K. (2000). Unconscious Facial Reactions to Emotional Facial Expressions. *Psychological Science* 11, 86–89. doi:10.1111/1467-9280.00221.

Dittrich, W. H., Troscianko, T., Lea, S. E., and Morgan, D. (1996). Perception of emotion from dynamic point-light displays represented in dance. doi:10.1068/p250727.

Dodel, S., Cohn, J., Mersmann, J., Luu, P., Forsythe, C., and Jirsa, V. (2011). Brain signatures of team performance. *Lecture Notes in Computer Science* 6780, 288–297.

Dolto-Tolitch, C. (1997). Pre- and Postnatal haptonomic communication, Affective Security and Development. *The International journal of prenatal and perinatal psychology and medicine* 9, 165–180.

Dommer, L., Jäger, N., Scholkmann, F., Wolf, M., and Holper, L. (2012). Between-brain coherence during joint n-back task performance: a two-person functional near-infrared spectroscopy study. *Behavioural brain research* 234, 212–22. doi:10.1016/j.bbr.2012.06.024.

Duane, T. D., and Behrendt, T. (1965). Extrasensory electroencephalographic induction between identical twins. *Science (New York, N.Y.)* 150, 367. doi:10.1126/science.150.3694.367.

Dumas, G. (2011). Towards a two-body neuroscience. *Communicative & integrative biology* 4, 349–52. doi:10.4161/cib.4.3.15110.

Dumas, G., Nadel, J., Soussignan, R., Martinerie, J., and Garnero, L. (2010). Inter-brain synchronization during social interaction. *PloS one* 5, e12166. doi:10.1371/journal.pone.0012166.

Dunbar, R. I. M. (2010). The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 34, 260–8. doi:10.1016/j.neubiorev.2008.07.001.

Dunbar, R. I. M., and Shultz, S. (2007). Evolution in the social brain. *Science* 317, 1344–7. doi:10.1126/science.1145463.

Durkheim, E. (1912). *Les formes élémentaires de la vie religieuse*. Presses Univ. de France.

Edgington, E., and Onghena, P. (2007). *Randomization Tests*. 4th ed. Boca Raton: Chapman & Hall/CRC.

Eid, M., and Diener, E. (2001). Norms for experiencing emotions in different cultures: inter- and intranational differences. *Journal of personality and social psychology* 81, 869–885. doi:10.1037/0022-3514.81.5.869.

Engel, A. K., Maye, A., Kurthen, M., and König, P. (2013). Where's the action? The pragmatic turn in cognitive science. *Trends in cognitive sciences* 17, 202–9. doi:10.1016/j.tics.2013.03.006.

Engemann, D. a, Bzdok, D., Eickhoff, S. B., Vogeley, K., and Schilbach, L. (2012). Games people play-toward an enactive view of cooperation in social neuroscience. *Frontiers in human neuroscience* 6, 148. doi:10.3389/fnhum.2012.00148.

Epstein, R. M. (2013). Whole mind and shared mind in clinical decision-making. *Patient education and counseling* 90, 200–6. doi:10.1016/j.pec.2012.06.035.

Ermentrout, G. B., and Kleinfeld, D. (2001). Traveling electrical waves in cortex: insights from phase dynamics and speculation on a computational role. *Neuron* 29, 33–44.

Fallani, F. D. V., Pichiorri, F., Morone, G., Molinari, M., Babiloni, F., Cincotti, F., and Mattia, D. (2013). Multiscale topological properties of functional brain networks during motor imagery after stroke. *NeuroImage* 83, 438–49. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.06.039.

Fallani, F., Nicosia, V., Sinatra, R., and Astolfi, L. (2010). Defecting or not defecting: how to "read" human behavior during cooperative games by EEG measurements. *PloS one*, 1–13.

Farroni, T., Csibra, G., Simion, F., and Johnson, M. H. (2002). Eye contact detection in humans from birth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99, 9602–5. doi:10.1073/pnas.152159999.

Favre, D., Joly, J., Reynaud, C., and Salvador, L.-L. (2009). Empathy, emotional contagion and splitting with emotions: Validation of a test to locate and help pupils at risk. *European Review of Applied Psychology* 59, 211–227. doi:10.1016/j.erap.2009.03.004.

Ferrari, P. F., Visalberghi, E., Paukner, A., Fogassi, L., Ruggiero, A., and Suomi, S. J. (2006). Neonatal imitation in rhesus macaques. *PLoS Biology* 4, 1501–1508. doi:10.1371/journal.pbio.0040302.

Ferrer, E., and Helm, J. L. (2013). Dynamical systems modeling of physiological coregulation in dyadic interactions. *International journal of psychophysiology : official journal of the International Organization of Psychophysiology* 88, 296–308. doi:10.1016/j.ijpsycho.2012.10.013.

Festinger, L. (1954). A Theory of Social Comparison Processes. *Human Relations* 7, 117–140. doi:10.1177/001872675400700202.

Fox, M. D., and Raichle, M. E. (2007). Spontaneous fluctuations in brain activity observed with functional magnetic resonance imaging. *Nature reviews. Neuroscience* 8, 700–11. doi:10.1038/nrn2201.

Freedberg, D., and Gallese, V. (2007). Motion, emotion and empathy in esthetic experience. *Trends in cognitive sciences* 11, 197–203. doi:10.1016/j.tics.2007.02.003.

Friston, K. (2013). Life as we know it. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society* 10, 20130475. doi:10.1098/rsif.2013.0475.

Friston, K. (2009). The free-energy principle: a rough guide to the brain? *Trends in cognitive sciences* 13, 293–301. doi:10.1016/j.tics.2009.04.005.

Friston, K. (2010). The free-energy principle: a unified brain theory? *Nature reviews. Neuroscience* 11, 127–38. doi:10.1038/nrn2787.

Friston, K. J. (2011). Functional and effective connectivity: a review. *Brain connectivity* 1, 13–36. doi:10.1089/brain.2011.0008.

Friston, K. J. (2000a). The labile brain. I. Neuronal transients and nonlinear coupling. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 355, 215–36. doi:10.1098/rstb.2000.0560.

Friston, K. J. (2000b). The labile brain. I. Neuronal transients and nonlinear coupling. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 355, 215–36. doi:10.1098/rstb.2000.0560.

Friston, K. J., Shiner, T., FitzGerald, T., Galea, J. M., Adams, R., Brown, H., Dolan, R. J., Moran, R., Stephan, K. E., and Bestmann, S. (2012). Dopamine, affordance and active inference. *PLoS computational biology* 8, e1002327. doi:10.1371/journal.pcbi.1002327.

Frith, C. D., and Frith, U. (2008). Implicit and explicit processes in social cognition. *Neuron* 60, 503–10. doi:10.1016/j.neuron.2008.10.032.

Frith, C. D., and Frith, U. (2012). Mechanisms of social cognition. *Annual review of psychology* 63, 287–313. doi:10.1146/annurev-psych-120710-100449.

Frith, U., and Frith, C. (1999). Interacting Minds--A Biological Basis. *Science* 286, 1692–1695. doi:10.1126/science.286.5445.1692.

Frith, U., and Frith, C. (2010). The social brain: allowing humans to boldly go where no other species has been. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365, 165–76. doi:10.1098/rstb.2009.0160.

Froese, T., Iizuka, H., and Ikegami, T. (2014). Embodied social interaction constitutes social cognition in pairs of humans: a minimalist virtual reality experiment. *Scientific reports* 4, 3672. doi:10.1038/srep03672.

Froese, T., Iizuka, H., and Ikegami, T. (2013). From synthetic modeling of social interaction to dynamic theories of brain–body–environment–body–brain systems. *Behavioral and Brain Sciences* 36, 420–421. doi:10.1017/S0140525X12001902.

Froese, T., and Paolo, E. A. (2008). Stability of Coordination Requires Mutuality of Interaction in a Model of Embodied Agents. in *Proceedings of the 10th international conference on Simulation of Adaptive Behavior: From Animals to Animats*, 52–61.

Fuchs, T., and Jaegher, H. (2009). Enactive intersubjectivity: Participatory sense-making and mutual incorporation. *Phenomenology and the Cognitive Sciences* 8, 465–486. doi:10.1007/s11097-009-9136-4.

Gallace, A., and Spence, C. (2010). The science of interpersonal touch: an overview. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 34, 246–259. doi:10.1016/j.neubiorev.2008.10.004.

Gallese, V., Keysers, C., and Rizzolatti, G. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in cognitive sciences* 8, 396–403. doi:10.1016/j.tics.2004.07.002.

Gallotti, M., and Frith, C. D. (2013). Social cognition in the we-mode. *Trends in cognitive sciences* 17, 160–5. doi:10.1016/j.tics.2013.02.002.

Garrod, S., and Pickering, M. J. (2004). Why is conversation so easy? *Trends in Cognitive Sciences* 8, 8–11. doi:10.1016/j.tics.2003.10.016.

De Gelder, B. (2006). Towards the neurobiology of emotional body language. *Nature reviews. Neuroscience* 7, 242–9. doi:10.1038/nrn1872.

De Gelder, B., Snyder, J., Greve, D., Gerard, G., and Hadjikhani, N. (2004). Fear fosters flight: a mechanism for fear contagion when perceiving emotion expressed by a whole body. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 16701–6. doi:10.1073/pnas.0407042101.

Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception*.

Gramann, K., Gwin, J. T., Ferris, D. P., Oie, K., Jung, T.-P., Lin, C.-T., Liao, L.-D., and Makeig, S. (2011). Cognition in action: imaging brain/body dynamics in mobile humans. *Reviews in the neurosciences* 22, 593–608. doi:10.1515/RNS.2011.047.

Granger, C. (1969). Investigating causal relations by econometric models and cross-spectral methods. *Econometrica: Journal of the Econometric Society* 37, 424–438. doi:10.2307/1912791.

Graziano, M. S. a, and Aflalo, T. N. (2007). Mapping behavioral repertoire onto the cortex. *Neuron* 56, 239–51. doi:10.1016/j.neuron.2007.09.013.

Guastello, S. J., Pincus, D., and Gunderson, P. R. (2006). Electrodermal arousal between participants in a conversation: nonlinear dynamics and linkage effects. *Nonlinear dynamics, psychology, and life sciences* 10, 365–99.

Gutmann, M. U., Laparra, V., Hyvärinen, A., and Malo, J. (2014). Spatio-Chromatic Adaptation via Higher-Order Canonical Correlation Analysis of Natural Images. *PloS one* 9, e86481. doi:10.1371/journal.pone.0086481.

Guzzetta, A., Baldini, S., Bancale, A., Baroncelli, L., Ciucci, F., Ghirri, P., Putignano, E., Sale, A., Viegi, A., Berardi, N., et al. (2009). Massage accelerates brain development and the maturation of visual function. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 29, 6042–51. doi:10.1523/JNEUROSCI.5548-08.2009.

Hadjikhani, N., Kveraga, K., Naik, P., and Ahlfors, S. P. (2009). Early (M170) activation of face-specific cortex by face-like objects. *Neuroreport* 20, 403–7. doi:10.1097/WNR.0b013e328325a8e1.

Happé, F., Winner, E., and Brownell, H. (1998). The getting of wisdom: theory of mind in old age. *Developmental psychology*.

Hari, R., and Kujala, M. (2009). Brain basis of human social interaction: from concepts to brain imaging. *Physiological reviews* 89, 453–479. doi:10.1152/physrev.00041.2007.

Hasson, U., Ghazanfar, A. a, Galantucci, B., Garrod, S., and Keysers, C. (2012). Brain-to-brain coupling: a mechanism for creating and sharing a social world. *Trends in cognitive sciences* 16, 114–21. doi:10.1016/j.tics.2011.12.007.

Hasson, U., Malach, R., and Heeger, D. J. (2010). Reliability of cortical activity during natural stimulation. *Trends in cognitive sciences* 14, 40–8. doi:10.1016/j.tics.2009.10.011.

Hasson, U., Nir, Y., Levy, I., Fuhrmann, G., and Malach, R. (2004). Intersubject synchronization of cortical activity during natural vision. *Science* 303, 1634–40. doi:10.1126/science.1089506.

Hasson, U., Yang, E., Vallines, I., Heeger, D. J., and Rubin, N. (2008). A hierarchy of temporal receptive windows in human cortex. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 28, 2539–50. doi:10.1523/JNEUROSCI.5487-07.2008.

Hatfield, E., Cacioppo, J. T., and Rapson, R. L. (1993). Emotional Contagion. *Current Directions in Psychological Science* 2, 96–99. doi:10.1111/1467-8721.ep10770953.

Hayano, J., Barros, A., and Kamiya, A. (2005). Assessment of pulse rate variability by the method of pulse frequency demodulation. *Biomedical …* 12, 1–12. doi:10.1186/1475-925X-4-62.

Helm, J. L., Sbarra, D., and Ferrer, E. (2012). Assessing cross-partner associations in physiological responses via coupled oscillator models. *Emotion (Washington, D.C.)* 12, 748–62. doi:10.1037/a0025036.

Hertenstein, M. J., Keltner, D., App, B., Bulleit, B. A., and Jaskolka, A. R. (2006). Touch communicates distinct emotions. *Emotion* 6, 528–533. doi:10.1037/1528-3542.6.3.528.

Hesslow, G. (2002). Conscious thought as simulation of behaviour and perception. *Trends in cognitive sciences* 6, 242–247.

Hickok, G., and Poeppel, D. (2007). The cortical organization of speech processing. *Nature Reviews Neuroscience* 8, 393–402.

Hilgetag, C. C., and Hütt, M.-T. (2013). Hierarchical modular brain connectivity is a stretch for criticality. *Trends in cognitive sciences*, 1–2. doi:10.1016/j.tics.2013.10.016.

Holper, L., Goldin, A., and Shalóm, D. (2013). The teaching and the learning brain: A cortical hemodynamic marker of teacher–student interactions in the Socratic dialog. *International Journal of …*.

Holper, L., Scholkmann, F., and Wolf, M. (2012). Between-brain connectivity during imitation measured by fNIRS. *NeuroImage* 63, 212–22. doi:10.1016/j.neuroimage.2012.06.028.

Honey, C. J., Thesen, T., Donner, T. H., Silbert, L. J., Carlson, C. E., Devinsky, O., Doyle, W. K., Rubin, N., Heeger, D. J., and Hasson, U. (2012a). Slow cortical dynamics and the accumulation of information over long timescales. *Neuron* 76, 423–34. doi:10.1016/j.neuron.2012.08.011.

Honey, C. J., Thompson, C. R., Lerner, Y., and Hasson, U. (2012b). Not lost in translation: neural responses shared across languages. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 32, 15277–83. doi:10.1523/JNEUROSCI.1800-12.2012.

Horwitz, B. (2003). The elusive concept of brain connectivity. *NeuroImage* 19, 466–470. doi:10.1016/S1053-8119(03)00112-5.

Hotelling, H. (1936). Relations between two sets of variates. *Biometrika*.

Iizuka, H., and Paolo, E. Di (2007). Minimal Agency Detection of Embodied Agents. in *9th European conference on Advances in artificial life*, 1–10.

Jääskeläinen, I. P., Koskentalo, K., Balk, M. H., Autti, T., Kauramäki, J., Pomren, C., and Sams, M. (2008). Inter-subject synchronization of prefrontal cortex hemodynamic activity during natural viewing. *The open neuroimaging journal* 2, 14–19.

Jacob, P., and Jeannerod, M. (2005). The motor theory of social cognition: a critique. *Trends in cognitive sciences* 9, 21–5. doi:10.1016/j.tics.2004.11.003.

De Jaegher, H., Di Paolo, E., and Gallagher, S. (2010). Can social interaction constitute social cognition? *Trends in cognitive sciences* 14, 441–7. doi:10.1016/j.tics.2010.06.009.

Jasper, H. H. (1958). Report to the committee on methods of clinical examination in electroencephalography. Appendix: The ten-twenty system of the International Federation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 10, 371–375.

Jbabdi, S., Sotiropoulos, S. N., and Behrens, T. E. (2013). The topographic connectome. *Current opinion in neurobiology* 23, 207–15. doi:10.1016/j.conb.2012.12.004.

Jensen, O., and Colgin, L. L. (2007a). Cross-frequency coupling between neuronal oscillations. *Trends in cognitive sciences* 11, 267–9. doi:10.1016/j.tics.2007.05.003.

Jensen, O., and Colgin, L. L. (2007b). Cross-frequency coupling between neuronal oscillations. *Trends in cognitive sciences* 11, 267–9. doi:10.1016/j.tics.2007.05.003.

Jiang, J., Dai, B., Peng, D., Zhu, C., Liu, L., and Lu, C. (2012). Neural synchronization during face-to-face communication. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 32, 16064–9. doi:10.1523/JNEUROSCI.2926-12.2012.

Jirsa, V., and Müller, V. (2013). Cross-frequency coupling in real and virtual brain networks. *Frontiers in computational neuroscience* 7, 78. doi:10.3389/fncom.2013.00078.

Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception Psychophysics* 14, 201–211. doi:10.3758/BF03212378.

Johnson, M. H. (2005). Subcortical face processing. *Nature reviews. Neuroscience* 6, 766–74. doi:10.1038/nrn1766.

Kamiński, M., Ding, M., Truccolo, W. A., and Bressler, S. L. (2001). Evaluating causal relations in neural systems: granger causality, directed transfer function and statistical assessment of significance. *Biological cybernetics* 85, 145–157. doi:10.1007/s004220000235.

Kawamichi, H., Sasaki, A. T., Matsunaga, M., Yoshihara, K., Takahashi, H. K., Tanabe, H. C., and Sadato, N. (2013). Medial prefrontal cortex activation is commonly invoked by reputation of self and romantic partners. *PloS one* 8, e74958. doi:10.1371/journal.pone.0074958.

Kawasaki, M., Yamada, Y., Ushiku, Y., Miyauchi, E., and Yamaguchi, Y. (2013). Inter-brain synchronization during coordination of speech rhythm in human-to-human social interaction. *Scientific reports* 3, 1692. doi:10.1038/srep01692.

Kelso, J. a S. (2012). Multistability and metastability: understanding dynamic coordination in the brain. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 367, 906–18. doi:10.1098/rstb.2011.0351.

Kelso, J. a S., Dumas, G., and Tognoli, E. (2013). Outline of a general theory of behavior and brain coordination. *Neural networks : the official journal of the International Neural Network Society* 37, 120–31. doi:10.1016/j.neunet.2012.09.003.

Keysers, C., and Gazzola, V. (2007). Integrating simulation and theory of mind: from self to social cognition. *Trends in cognitive sciences* 11, 194–196. doi:10.1016/j.tics.2007.02.002.

Keysers, C., Kaas, J. H., and Gazzola, V. (2010). Somatosensation in social perception. *Nature reviews. Neuroscience* 11, 417–28. doi:10.1038/nrn2833.

Keysers, C., and Perrett, D. I. (2004). Demystifying social cognition: a Hebbian perspective. *Trends in cognitive sciences* 8, 501–7. doi:10.1016/j.tics.2004.09.005.

Kilner, J. M., Friston, K. J., and Frith, C. D. (2007). Predictive coding: an account of the mirror neuron system. *Cognitive processing* 8, 159–66. doi:10.1007/s10339-007-0170-2.

King-Casas, B., Tomlin, D., Anen, C., Camerer, C. F., Quartz, S. R., and Montague, P. R. (2005). Getting to know you: reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science* 308, 78–83. doi:10.1126/science.1108062.

Kitzbichler, M. G., Smith, M. L., Christensen, S. R., and Bullmore, E. (2009). Broadband criticality of human brain network synchronization. *PLoS computational biology* 5, e1000314. doi:10.1371/journal.pcbi.1000314.

Klin, A., Lin, D. J., Gorrindo, P., Ramsay, G., and Jones, W. (2009). Two-year-olds with autism orient to non-social contingencies rather than biological motion. *Nature* 459, 257–61. doi:10.1038/nature07868.

Knapp, M. L., Hall, J. A., and Horgan, T. G. (2012). *Nonverbal communication in human interaction*. Boston: Cengage Learning.

Knoblich, G., and Sebanz, N. (2008). Evolving intentions for social interaction: from entrainment to joint action. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 363, 2021–31. doi:10.1098/rstb.2008.0006.

Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M. A., Fogassi, L., Gallese, V., and Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science (New York, N.Y.)* 297, 846–8. doi:10.1126/science.1070311.

Kokal, I., and Keysers, C. (2010). Granger causality mapping during joint actions reveals evidence for forward models that could overcome sensory-motor delays. *PloS one* 5, e13507. doi:10.1371/journal.pone.0013507.

Konvalinka, I., and Roepstorff, A. (2012). The two-brain approach: how can mutually interacting brains teach us something about social interaction? *Frontiers in human neuroscience* 6, 215. doi:10.3389/fnhum.2012.00215.

Konvalinka, I., Xygalatas, D., Bulbulia, J., Schjødt, U., Jegindø, E.-M., Wallot, S., Van Orden, G., and Roepstorff, A. (2011). Synchronized arousal between performers and related spectators in a fire-walking ritual. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 8514–8519. doi:10.1073/pnas.1016955108.

Krill, A. L., and Platek, S. M. (2012). Working together may be better: activation of reward centers during a cooperative maze task. *PloS one* 7, e30613. doi:10.1371/journal.pone.0030613.

Krueger, J., and Michael, J. (2012). Gestural coupling and social cognition: Möbius Syndrome as a case study. *Frontiers in human neuroscience* 6. doi:10.3389/fnhum.2012.00081.

Kuhlen, A. K., Allefeld, C., and Haynes, J.-D. (2012). Content-specific coordination of listeners' to speakers' EEG during communication. *Frontiers in human neuroscience* 6, 266. doi:10.3389/fnhum.2012.00266.

Kutas, M., and Federmeier, K. D. (1998). Minding the body. *Psychophysiology* 35, 135–50.

Lachat, F., Hugueville, L., Lemaréchal, J.-D., Conty, L., and George, N. (2012). Oscillatory Brain Correlates of Live Joint Attention: A Dual-EEG Study. *Frontiers in human neuroscience* 6, 156. doi:10.3389/fnhum.2012.00156.

Lachaux, J. P., Rodriguez, E., Martinerie, J., and Varela, F. J. (1999). Measuring phase synchrony in brain signals. *Human brain mapping* 8, 194–208.

Lakatos, P., Chen, C.-M., O'Connell, M. N., Mills, A., and Schroeder, C. E. (2007). Neuronal oscillations and multisensory interaction in primary auditory cortex. *Neuron* 53, 279–92. doi:10.1016/j.neuron.2006.12.011.

Lamm, C., Meltzoff, A. N., and Decety, J. (2010). How do we empathize with someone who is not like us? A functional magnetic resonance imaging study. *Journal of cognitive neuroscience* 22, 362–76. doi:10.1162/jocn.2009.21186.

Lee, D. (2008). Game theory and neural basis of social decision making. *Nature neuroscience* 11, 404–9. doi:10.1038/nn2065.

Van de Leemput, I. a, Wichers, M., Cramer, A. O. J., Borsboom, D., Tuerlinckx, F., Kuppens, P., van Nes, E. H., Viechtbauer, W., Giltay, E. J., Aggen, S. H., et al. (2014). Critical slowing down as early warning for the onset and termination of depression. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111, 87–92. doi:10.1073/pnas.1312114110.

Lehmann, D., Pascual-Marqui, R. D., and Michel, C. (2009). EEG microstates. *Scholarpedia* 4, 7632. doi:10.4249/scholarpedia.7632.

Lenggenhager, B., Tadi, T., Metzinger, T., and Blanke, O. (2007). Video ergo sum: manipulating bodily self-consciousness. *Science* 317, 1096–9. doi:10.1126/science.1143439.

Lerner, Y., Honey, C. J., Silbert, L. J., and Hasson, U. (2011). Topographic mapping of a hierarchy of temporal receptive windows using a narrated story. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 31, 2906–15. doi:10.1523/JNEUROSCI.3684-10.2011.

Levenson, R., and Ruef, A. (1992). Empathy: a physiological substrate. *Journal of personality and social psychology* 63, 234–246.

Levenson, R. W., and Gottman, J. M. (1983). Marital interaction: physiological linkage and affective exchange. *Journal of personality and social psychology* 45, 587–97.

Lewicki, M. S. (2002). Efficient coding of natural sounds. *Nature neuroscience* 5, 356–63. doi:10.1038/nn831.

Lewkowicz, D. J., and Ghazanfar, A. a (2009). The emergence of multisensory systems through perceptual narrowing. *Trends in cognitive sciences* 13, 470–8. doi:10.1016/j.tics.2009.08.004.

Lhermitte, F., Pillon, B., and Serdaru, M. (1986). Human autonomy and the frontal lobes. Part I: Imitation and utilization behavior: a neuropsychological study of 75 patients. *Annals of neurology* 19, 326–334. doi:10.1002/ana.410190404.

Li, Y., and Adali, T. (2009). Joint blind source separation by multiset canonical correlation analysis. *Signal Processing, IEEE …* 57, 3918–3929.

Light, K. C., Grewen, K. M., and Amico, J. A. (2005). More frequent partner hugs and higher oxytocin levels are linked to lower blood pressure and heart rate in premenopausal women. *Biological psychology* 69, 5–21. doi:10.1016/j.biopsycho.2004.11.002.

Lindenberger, U., Li, S.-C., Gruber, W., and Müller, V. (2009). Brains swinging in concert: cortical phase synchronization while playing guitar. *BMC neuroscience* 10, 22. doi:10.1186/1471-2202-10-22.

Llinás, R., and Paré, D. (1991). Of dreaming and wakefulness. *Neuroscience* 44, 521–535.

Löken, L. S., Wessberg, J., Morrison, I., McGlone, F., and Olausson, H. (2009). Coding of pleasant touch by unmyelinated afferents in humans. *Nature neuroscience* 12, 547–548. doi:10.1038/nn.2312.

Lombardo, M. V, Chakrabarti, B., Bullmore, E. T., Wheelwright, S. J., Sadek, S. a, Suckling, J., and Baron-Cohen, S. (2010). Shared neural circuits for mentalizing about the self and others. *Journal of cognitive neuroscience* 22, 1623–35. doi:10.1162/jocn.2009.21287.

Loo, E. van der, Congedo, M., Plazier, M., Heyninga, P. Van de, and De Ridder, D. (2007). Correlation between Independent Components of scalp EEG and intra-cranial EEG (iEEG) time series. *International …* 9, 270–275.

Lopes da Silva, F. (2004). Functional localization of brain sources using EEG and/or MEG data: volume conductor and source models. *Magnetic resonance imaging* 22, 1533–8. doi:10.1016/j.mri.2004.10.010.

Luo, H., Liu, Z., and Poeppel, D. (2010). Auditory cortex tracks both auditory and visual stimulus dynamics using low-frequency neuronal phase modulation. *PLoS biology* 8, e1000445. doi:10.1371/journal.pbio.1000445.

Luo, H., and Poeppel, D. (2007). Phase patterns of neuronal responses reliably discriminate speech in human auditory cortex. *Neuron* 54, 1001–10. doi:10.1016/j.neuron.2007.06.004.

Majewska, A. K., and Sur, M. (2006). Plasticity and specificity of cortical processing networks. *Trends in neurosciences* 29, 323–9. doi:10.1016/j.tins.2006.04.002.

Makeig, S., Bell, A. J., Jung, T. P., and Sejnowski, T. J. (1996). Independent component analysis of electroencephalographic data. *Advances in neural information processing systems*, 145–151.

Makeig, S., Debener, S., Onton, J., and Delorme, A. (2004). Mining event-related brain dynamics. *Trends in cognitive sciences* 8, 204–10. doi:10.1016/j.tics.2004.03.008.

Makeig, S., and Onton, J. (2011). ERP features and EEG dynamics: an ICA perspective. *Oxford Handbook of Event-Related Potential …*, 1–53.

Malmivuo, J., and Plonsey, R. (1995). *Bioelectromagnetism: Principles and Applications of Bioelectric and Biomagnetic Fields*. doi:10.1021/jm100851r.

Malmo, R. B., Boag, T. J., and Smith, A. A. (1957). Physiological study of personal interaction. *Psychosomatic Medicine* 19(2), 105–119.

Marci, C. D., Ham, J., Moran, E., and Orr, S. P. (2007). Physiologic correlates of perceived therapist empathy and social-emotional process during psychotherapy. *The Journal of nervous and mental disease* 195, 103–111. doi:10.1097/01.nmd.0000253731.71025.fc.

Mars, R., and Neubert, F. (2012). On the relationship between the "default mode network" and the "social brain." *Frontiers in human …*.

Maturana, H. R., and Varela, F. J. (1980). Autopoiesis and cognition: The Realization of the Living. *Boston Stuides in the Philosophy of Science* 42. doi:EB N MATU.

McConnell, A. R., Rydell, R. J., and Leibold, J. M. (2002). Expectations of consistency about the self: Consequences for self-concept formation. *Journal of Experimental Social Psychology* 38, 569–585. doi:10.1016/S0022-1031(02)00504-8.

McFarland, D. J., Miner, L. a, Vaughan, T. M., and Wolpaw, J. R. (2000). Mu and beta rhythm topographies during motor imagery and actual movements. *Brain topography* 12, 177–86.

McGurk, H., and MacDonald, J. (1976). Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264, 746–748. doi:10.1038/264746a0.

Meltzoff, A. N., Kuhl, P. K., Movellan, J., and Sejnowski, T. J. (2009). Foundations for a new science of learning. *Science* 325, 284–8. doi:10.1126/science.1175626.

Meltzoff, A. N., and Moore, M. K. (1977). Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science (New York, N.Y.)* 198, 74–78. doi:10.1126/science.897687.

Menenti, L., Pickering, M. J., and Garrod, S. C. (2012). Toward a neural basis of interactive alignment in conversation. *Frontiers in human neuroscience* 6, 185. doi:10.3389/fnhum.2012.00185.

Mesgarani, N., and Chang, E. F. (2012). Selective cortical representation of attended speaker in multi-talker speech perception. *Nature* 485, 233–6. doi:10.1038/nature11020.

Mesgarani, N., Cheung, C., Johnson, K., and Chang, E. F. (2014). Phonetic Feature Encoding in Human Superior Temporal Gyrus. *Science (New York, N.Y.)*, 1–6. doi:10.1126/science.1245994.

Miller, K. J., Foster, B. L., and Honey, C. J. (2012). Does rhythmic entrainment represent a generalized mechanism for organizing computation in the brain? *Frontiers in computational neuroscience* 6, 85. doi:10.3389/fncom.2012.00085.

Mitchell, J. P. (2009). Social psychology as a natural kind. *Trends in cognitive sciences* 13, 246–51. doi:10.1016/j.tics.2009.03.008.

Montague, P. R., Berns, G. S., Cohen, J. D., McClure, S. M., Pagnoni, G., Dhamala, M., Wiest, M. C., Karpov, I., King, R. D., Apple, N., et al. (2002). Hyperscanning: simultaneous fMRI during linked social interactions. *NeuroImage* 16, 1159–1164. doi:10.1006/nimg.2002.1150.

Morrison, I., Björnsdotter, M., and Olausson, H. (2011). Vicarious responses to social touch in posterior insular cortex are tuned to pleasant caressing speeds. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 31, 9554–62. doi:10.1523/JNEUROSCI.0397-11.2011.

Morrison, I., Löken, L. S., and Olausson, H. (2010). The skin as a social organ. *Experimental brain research* 204, 305–314. doi:10.1007/s00221-009-2007-y.

Müller, V., and Lindenberger, U. (2011). Cardiac and respiratory patterns synchronize between persons during choir singing. *PloS one* 6, e24893. doi:10.1371/journal.pone.0024893.

Müller, V., Sänger, J., and Lindenberger, U. (2013). Intra- and Inter-Brain Synchronization during Musical Improvisation on the Guitar. *PloS one* 8, e73852. doi:10.1371/journal.pone.0073852.

Murray, L., and Trevarthen, C. (1985). "Emotional regulation of interactions between two-month-olds and their mothers.," in *Social perception in infants*, eds. T. Field and N. Fox, 177–197.

Mussweiler, T., Rüter, K., and Epstude, K. (2004). The man who wasn't there: Subliminal social comparison standards influence self-evaluation. in *Journal of Experimental Social Psychology*, 689–696. doi:10.1016/j.jesp.2004.01.004.

Myowa-Yamakoshi, M., Tomonaga, M., Tanaka, M., and Matsuzawa, T. (2004). Imitation in neonatal chimpanzees (Pan troglodytes). *Developmental science* 7, 437–442. doi:10.1111/j.1467-7687.2004.00364.x.

Nadel, J., Carchon, I., Kervella, C., Marcelli, D., and Réserbat-Plantey, D. (2001). Expectancies for social contingency in 2-□month-□olds. *Developmental …* 2, 164–173. doi:10.1111/1467-7687.00065.

Naeem, M., Prasad, G., Watson, D. R., and Kelso, J. a S. (2012). Electrophysiological signatures of intentional social coordination in the 10-12 Hz range. *NeuroImage* 59, 1795–803. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.08.010.

Narayan, R. H. (2007). Time Cycles in Indian Cosmology. 8.

Nir, Y., and Tononi, G. (2010). Dreaming and the brain: from phenomenology to neurophysiology. *Trends in cognitive sciences* 14, 88–100. doi:10.1016/j.tics.2009.12.001.

Norscia, I., and Palagi, E. (2011). Yawn contagion and empathy in Homo sapiens. *PloS one* 6, e28472. doi:10.1371/journal.pone.0028472.

Northoff, G., and Bermpohl, F. (2004). Cortical midline structures and the self. *Trends in cognitive sciences* 8, 102–7. doi:10.1016/j.tics.2004.01.004.

Northoff, G., Heinzel, A., de Greck, M., Bermpohl, F., Dobrowolny, H., and Panksepp, J. (2006). Self-referential processing in our brain--a meta-analysis of imaging studies on the self. *NeuroImage* 31, 440–57. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.12.002.

Noy, L., Dekel, E., and Alon, U. (2011). The mirror game as a paradigm for studying the dynamics of two people improvising motion together. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 20947–20952. doi:10.1073/pnas.1108155108.

Nunez, P. L., and Srinivasan, R. (2006). *Electric Fields of the Brain: The Neurophysics of EEG*. Oxford University Press.

Olausson, H., Wessberg, J., Morrison, I., McGlone, F., and Vallbo, A. (2010). The neurophysiology of unmyelinated tactile afferents. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 34, 185–91. doi:10.1016/j.neubiorev.2008.09.011.

Olshausen, B. A., and Field, D. J. (1996). Emergence of simple-cell receptive field properties by learning a sparse code for natural images. *Nature* 381, 607–609. doi:10.1038/381607a0.

Onton, J., Westerfield, M., Townsend, J., and Makeig, S. (2006). Imaging human EEG dynamics using independent component analysis. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 30, 808–22. doi:10.1016/j.neubiorev.2006.06.007.

Oullier, O., de Guzman, G. C., Jantzen, K. J., Lagarde, J., and Kelso, J. A. S. (2008). Social coordination dynamics: measuring human bonding. *Social neuroscience* 3, 178–192. doi:10.1080/17470910701563392.

Panksepp, J. (2011). Empathy and the laws of affect. *Science (New York, N.Y.)* 334, 1358–9. doi:10.1126/science.1216480.

Di Paolo, E. a., Rohde, M., and Iizuka, H. (2008). Sensitivity to social contingency or stability of interaction? Modelling the dynamics of perceptual crossing. *New Ideas in Psychology* 26, 278–294. doi:10.1016/j.newideapsych.2007.07.006.

Di Paolo, E., and De Jaegher, H. (2012). The interactive brain hypothesis. *Frontiers in human neuroscience* 6, 163. doi:10.3389/fnhum.2012.00163.

Park, H.-J., and Friston, K. (2013). Structural and functional brain networks: from connections to cognition. *Science (New York, N.Y.)* 342, 1238411. doi:10.1126/science.1238411.

Parker, R. (1950). *Calendars of Ancient Egypt*. , ed. T. U. of C. Press. Chicago.

Párraga, C. a, Troscianko, T., and Tolhurst, D. J. (2000). The human visual system is optimised for processing the spatial information in natural visual images. *Current biology : CB* 10, 35–8.

Partridge, L. D. (1966). Signal-handling characteristics of load-moving skeletal muscle. *American Journal of Physiology* 210, 1178–1191.

Pascual-Marqui, R. D. (2007). Instantaneous and lagged measurements of linear and nonlinear dependence between groups of multivariate time series: frequency decomposition. 1–18.

Pascual-Marqui, R. D. (2002a). Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods Find Exp Clin Pharmacol* 24, 5–12.

Pascual-Marqui, R. D. (2002b). Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods Find Exp Clin Pharmacol* 24, 5–12.

Pasley, B. N., David, S. V, Mesgarani, N., Flinker, A., Shamma, S. a, Crone, N. E., Knight, R. T., and Chang, E. F. (2012). Reconstructing speech from human auditory cortex. *PLoS biology* 10, e1001251. doi:10.1371/journal.pbio.1001251.

Pfeiffer, U. J., Timmermans, B., Vogeley, K., Frith, C. D., and Schilbach, L. (2013). Towards a neuroscience of social interaction. *Frontiers in human neuroscience* 7, 22. doi:10.3389/fnhum.2013.00022.

Philip, R. C. M., Dauvermann, M. R., Whalley, H. C., Baynham, K., Lawrie, S. M., and Stanfield, A. C. (2012). A systematic review and meta-analysis of the fMRI investigation of autism spectrum disorders. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 36, 901–942. doi:10.1016/j.neubiorev.2011.10.008.

Preston, S. D., and de Waal, F. B. M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *The Behavioral and brain sciences* 25, 1–20; discussion 20–71. doi:10.1017/S0140525X02000018.

Rabinovich, M. I., Afraimovich, V. S., Bick, C., and Varona, P. (2012). Information flow dynamics in the brain. *Physics of life reviews* 9, 51–73. doi:10.1016/j.plrev.2011.11.002.

Raichle, M. E., and Snyder, A. Z. (2007). A default mode of brain function: a brief history of an evolving idea. *NeuroImage* 37, 1083–90; discussion 1097–9. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.02.041.

Redcay, E., Dodell-Feder, D., Pearrow, M. J., Mavros, P. L., Kleiner, M., Gabrieli, J. D. E., and Saxe, R. (2010). Live face-to-face interaction during fMRI: a new tool for social cognitive neuroscience. *NeuroImage* 50, 1639–47. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.01.052.

Reed, R. G., Randall, A. K., Post, J. H., and Butler, E. a (2013). Partner influence and in-phase versus anti-phase physiological linkage in romantic couples. *International journal of psychophysiology : official journal of the International Organization of Psychophysiology* 88, 309–16. doi:10.1016/j.ijpsycho.2012.08.009.

Reid, V. M., Striano, T., Kaufman, J., and Johnson, M. H. (2004). Eye gaze cueing facilitates neural processing of objects in 4-month-old infants. *Neuroreport* 15, 2553–2555. doi:10.1097/00001756-200411150-00025.

Richiardi, J., Achard, S., Bunke, H., and Ville, D. Van De (2013). Machine Learning with Brain Graphs. 58–70.

Riley, J. R., Greggers, U., Smith, A. D., Reynolds, D. R., and Menzel, R. (2005). The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature* 435, 205–207. doi:10.1038/nature03526.

Riley, M. a, Richardson, M. J., Shockley, K., and Ramenzoni, V. C. (2011). Interpersonal synergies. *Frontiers in psychology* 2, 38. doi:10.3389/fpsyg.2011.00038.

Riley, M. a, and Turvey, M. T. (2002). Variability of determinism in motor behavior. *Journal of motor behavior* 34, 99–125. doi:10.1080/00222890209601934.

Rizzolatti, G., and Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annu. Rev. Neurosci.* 66, 557–560.

Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., and Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research* 3, 131–141. doi:10.1016/0926-6410(95)00038-0.

Rubinov, M., and Sporns, O. (2010). Complex network measures of brain connectivity: uses and interpretations. *NeuroImage* 52, 1059–69. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.10.003.

Rudrauf, D., Douiri, A., Kovach, C., Lachaux, J.-P., Cosmelli, D., Chavez, M., Adam, C., Renault, B., Martinerie, J., and Le Van Quyen, M. (2006). Frequency flows and the time-frequency dynamics of multivariate phase synchronization in brain signals. *NeuroImage* 31, 209–27. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.11.021.

Saito, D. N., Tanabe, H. C., Izuma, K., Hayashi, M. J., Morito, Y., Komeda, H., Uchiyama, H., Kosaka, H., Okazawa, H., Fujibayashi, Y., et al. (2010). "Stay tuned": inter-individual neural synchronization during mutual gaze and joint attention. *Frontiers in integrative neuroscience* 4, 127. doi:10.3389/fnint.2010.00127.

Samson, D., Apperly, I. a, Braithwaite, J. J., Andrews, B. J., and Bodley Scott, S. E. (2010). Seeing it their way: evidence for rapid and involuntary computation of what other people see. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance* 36, 1255–66. doi:10.1037/a0018729.

Sänger, J., Müller, V., and Lindenberger, U. (2013). Directionality in hyperbrain networks discriminates between leaders and followers in guitar duets. *Frontiers in human neuroscience* 7, 234. doi:10.3389/fnhum.2013.00234.

Sänger, J., Müller, V., and Lindenberger, U. (2012). Intra- and interbrain synchronization and network properties when playing guitar in duets. *Frontiers in human neuroscience* 6, 312. doi:10.3389/fnhum.2012.00312.

Saxbe, D., and Repetti, R. L. (2010). For better or worse? Coregulation of couples' cortisol levels and mood states. *Journal of personality and social psychology* 98, 92–103. doi:10.1037/a0016959.

Saxe, R., and Kanwisher, N. (2003). People thinking about thinking peopleThe role of the temporo-parietal junction in "theory of mind." *NeuroImage* 19, 1835–1842. doi:10.1016/S1053-8119(03)00230-1.

Sbarra, D. a, and Hazan, C. (2008). Coregulation, dysregulation, self-regulation: an integrative analysis and empirical agenda for understanding adult attachment, separation, loss, and recovery. *Personality and*

social psychology review : an official journal of the Society for Personality and Social Psychology, Inc 12, 141–67. doi:10.1177/1088868308315702.

Schäfer, A., and Vagedes, J. (2013). How accurate is pulse rate variability as an estimate of heart rate variability? A review on studies comparing photoplethysmographic technology with an electrocardiogram. *International journal of cardiology* 166, 15–29. doi:10.1016/j.ijcard.2012.03.119.

Schilbach, L. (2010). A second-person approach to other minds. *Nature Reviews Neuroscience* 11, 449.

Schilbach, L., Eickhoff, S. B., Rotarska-Jagiela, A., Fink, G. R., and Vogeley, K. (2008). Minds at rest? Social cognition as the default mode of cognizing and its putative relationship to the "default system" of the brain. *Consciousness and cognition* 17, 457–67. doi:10.1016/j.concog.2008.03.013.

Schilbach, L., Timmermans, B., and Reddy, V. (2012). Toward a second-person neuroscience. *Behavioral and Brain Sciences*.

Schilbach, L., Timmermans, B., Reddy, V., Costall, A., Bente, G., Schlicht, T., and Vogeley, K. (2013). Toward a second-person neuroscience. *The Behavioral and brain sciences* 36, 393–414. doi:10.1017/S0140525X12000660.

Schippers, M. B., Roebroeck, A., Renken, R., Nanetti, L., and Keysers, C. (2010). Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 9388–9393.

Schoebi, D. (2008). The coregulation of daily affect in marital relationships. *Journal of family psychology : JFP : journal of the Division of Family Psychology of the American Psychological Association (Division 43)* 22, 595–604. doi:10.1037/0893-3200.22.3.595.

Scholkmann, F., Holper, L., Wolf, U., and Wolf, M. (2013). A new methodical approach in neuroscience: assessing inter-personal brain coupling using functional near-infrared imaging (fNIRI) hyperscanning. *Frontiers in human neuroscience* 7, 813. doi:10.3389/fnhum.2013.00813.

Scholl, B., and Tremoulet, P. (2000). Perceptual causality and animacy. *Trends in cognitive sciences* 4, 299–309.

Schroeder, C. E., Lakatos, P., Kajikawa, Y., Partan, S., and Puce, A. (2008). Neuronal oscillations and visual amplification of speech. *Trends in cognitive sciences* 12, 106–13. doi:10.1016/j.tics.2008.01.002.

Schroeder, C. E., Wilson, D. a, Radman, T., Scharfman, H., and Lakatos, P. (2010). Dynamics of Active Sensing and perceptual selection. *Current opinion in neurobiology* 20, 172–6. doi:10.1016/j.conb.2010.02.010.

Schürmann, M., Hesse, M. D., Stephan, K. E., Saarela, M., Zilles, K., Hari, R., and Fink, G. R. (2005). Yearning to yawn: the neural basis of contagious yawning. *NeuroImage* 24, 1260–4. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.10.022.

Schwartz, O., and Simoncelli, E. P. (2001). Natural signal statistics and sensory gain control. *Nature neuroscience* 4, 819–825. doi:10.1038/90526.

Sebanz, N., Bekkering, H., and Knoblich, G. (2006a). Joint action: bodies and minds moving together. *Trends in cognitive sciences* 10, 70–6. doi:10.1016/j.tics.2005.12.009.

Sebanz, N., Knoblich, G., and Prinz, W. (2003). Representing others' actions: just like one's own? *Cognition* 88, 11–21. doi:10.1016/S0.

Sebanz, N., Knoblich, G., Prinz, W., and Wascher, E. (2006b). Twin peaks: an ERP study of action planning and control in co-acting individuals. *Journal of cognitive neuroscience* 18, 859–70. doi:10.1162/jocn.2006.18.5.859.

Sequeira, H., Hot, P., Silvert, L., and Delplanque, S. (2009). Electrical autonomic correlates of emotion. *International journal of psychophysiology* 71, 50–6. doi:10.1016/j.ijpsycho.2008.07.009.

Seth, A. K. (2013). Interoceptive inference, emotion, and the embodied self. *Trends in cognitive sciences* 17, 565–73. doi:10.1016/j.tics.2013.09.007.

Shamay-Tsoory, S. G., Aharon-Peretz, J., and Perry, D. (2009). Two systems for empathy: a double dissociation between emotional and cognitive empathy in inferior frontal gyrus versus ventromedial prefrontal lesions. *Brain a journal of neurology* 132, 617–27. doi:10.1093/brain/awn279.

Shepherd, S. V (2010). Following gaze: gaze-following behavior as a window into social cognition. *Frontiers in integrative neuroscience* 4, 5. doi:10.3389/fnint.2010.00005.

Sigl, J., and Chamoun, N. (1994). An introduction to bispectral analysis for the electroencephalogram. *Journal of clinical monitoring* 10, 392–404.

Singer, T. (2006). The neuronal basis and ontogeny of empathy and mind reading: review of literature and implications for future research. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 30, 855–63. doi:10.1016/j.neubiorev.2006.06.011.

Singer, T., and Lamm, C. (2009). The social neuroscience of empathy. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1156, 81–96. doi:10.1111/j.1749-6632.2009.04418.x.

Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J., and Frith, C. D. (2004). Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science* 303, 1157–62. doi:10.1126/science.1093535.

Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J. P., Stephan, K. E., Dolan, R. J., and Frith, C. D. (2006). Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others. *Nature* 439, 466–469. doi:10.1038/nature04271.

Smith, L. B., and Thelen, E. (2003). Development as a dynamic system. *Trends in Cognitive Sciences* 7, 343–348. doi:10.1016/S1364-6613(03)00156-6.

Spoor, F., Wood, B., and Zonneveld, F. (1994). Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature*.

Stephan, K. E., Riera, J. J., Deco, G., and Horwitz, B. (2008). The Brain Connectivity Workshops: moving the frontiers of computational systems neuroscience. *NeuroImage* 42, 1–9. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.04.167.

Stephens, G. J., Honey, C. J., and Hasson, U. (2013). A place for time: the spatiotemporal structure of neural dynamics during natural audition. *Journal of neurophysiology* 110, 2019–26. doi:10.1152/jn.00268.2013.

Stephens, G. J., Silbert, L. J., and Hasson, U. (2010). Speaker-listener neural coupling underlies successful communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 14425–30. doi:10.1073/pnas.1008662107.

Stevens, J. A., Fonlupt, P., Shiffrar, M., and Decety, J. (2000). New aspects of motion perception: selective neural encoding of apparent human movements.

Striano, T., Kopp, F., Grossmann, T., and Reid, V. M. (2006). Eye contact influences neural processing of emotional expressions in 4-month-old infants. *Social cognitive and affective neuroscience* 1, 87–94. doi:10.1093/scan/nsl008.

Symons, C. S., and Johnson, B. T. (1997). The Self-Reference Effect in Memory : A Meta- Analysis The Self-Reference Effect in Memory : A Meta-Analysis.

Tai, Y. F., Scherfler, C., Brooks, D. J., Sawamoto, N., and Castiello, U. (2004). The Human Premotor Cortex Is "Mirror" only for Biological Actions. *Current Biology* 14, 117–120. doi:10.1016/j.cub.2004.01.005.

Tanabe, H. C., Kosaka, H., Saito, D. N., Koike, T., Hayashi, M. J., Izuma, K., Komeda, H., Ishitobi, M., Omori, M., Munesue, T., et al. (2012). Hard to "tune in": neural mechanisms of live face-to-face interaction with high-functioning autistic spectrum disorder. *Frontiers in human …* 6.

Téglás, E., Girotto, V., Gonzalez, M., and Bonatti, L. L. (2007). Intuitions of probabilities shape expectations about the future at 12 months and beyond. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 19156–9. doi:10.1073/pnas.0700271104.

Tenenbaum, J. B., Kemp, C., Griffiths, T. L., and Goodman, N. D. (2011). How to grow a mind: statistics, structure, and abstraction. *Science (New York, N.Y.)* 331, 1279–85. doi:10.1126/science.1192788.

Thayer, R. E. (1989). *The Biopsychology of Mood and Arousal.* Oxford Uni. New York.

Theis, F. J., and Inouye, Y. (2006). On the use of joint diagonalization in blind signal processing. *2006 IEEE International Symposium on Circuits and Systems*, 3586–3589. doi:10.1109/ISCAS.2006.1693402.

Thompson, E., and Varela, F. J. (2001). Radical embodiment: neural dynamics and consciousness. *Trends in cognitive sciences* 5, 418–425.

Thompson, P. M., Cannon, T. D., Narr, K. L., van Erp, T., Poutanen, V. P., Huttunen, M., Lönnqvist, J., Standertskjöld-Nordenstam, C. G., Kaprio, J., Khaledy, M., et al. (2001). Genetic influences on brain structure. *Nature neuroscience* 4, 1253–8. doi:10.1038/nn758.

Tichavsky, P., and Yeredor, A. (2009). Fast approximate joint diagonalization incorporating weight matrices. *Signal Processing, IEEE Transactions …* 57, 878–891.

Tognoli, E., and Kelso, J. a S. (2009). Brain coordination dynamics: true and false faces of phase synchrony and metastability. *Progress in neurobiology* 87, 31–40. doi:10.1016/j.pneurobio.2008.09.014.

Tognoli, E., Lagarde, J., DeGuzman, G. C., and Kelso, J. a S. (2007). The phi complex as a neuromarker of human social coordination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 8190–5. doi:10.1073/pnas.0611453104.

Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., and Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. *The Behavioral and brain sciences* 28, 675–691; discussion 691–735. doi:10.1017/S0140525X05000129.

Tomlin, D., Kayali, M., and King-Casas, B. (2006). Agent-specific responses in the cingulate cortex during economic exchanges. *Science* 312, 1047–1050.

Tononi, G., and Edelman, G. M. (1998). Consciousness and complexity. *Science (New York, N.Y.)* 282, 1846–51.

Tort, A. B. L., Komorowski, R., Eichenbaum, H., and Kopell, N. (2010). Measuring phase-amplitude coupling between neuronal oscillations of different frequencies. *Journal of neurophysiology* 104, 1195–210. doi:10.1152/jn.00106.2010.

Tost, H., and Meyer-Lindenberg, A. (2010). I fear for you: a role for serotonin in moral behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 17071–2. doi:10.1073/pnas.1012545107.

Trevarthen, C. (1979). "Communication and cooperation in early infancy: a description of primary intersubjectivity," in *Before speech The beginning of interpersonal communication*, 321–347.

Troxel, W. M. (2013). Comment: Butler and Randall's "Emotional Coregulation in Close Relationships." *Emotion Review* 5, 211–212. doi:10.1177/1754073912451631.

Tuller, B., Turvey, M. T., and Fitch, H. L. (1982). The Bernstein perspective: II. The concept of muscle linkage or coordinative structure. *Human motor behavior: An introduction*, 253–270.

Uddin, L. Q., Iacoboni, M., Lange, C., and Keenan, J. P. (2007). The self and social cognition: the role of cortical midline structures and mirror neurons. *Trends in cognitive sciences* 11, 153–7. doi:10.1016/j.tics.2007.01.001.

Umiltà, M. a, Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., and Rizzolatti, G. (2001). I know what you are doing. a neurophysiological study. *Neuron* 31, 155–65.

Ursino, M., and La Cara, G.-E. (2006). Travelling waves and EEG patterns during epileptic seizure: analysis with an integrate-and-fire neural network. *Journal of theoretical biology* 242, 171–187.

Vesper, C., Knoblich, G., and Sebanz, N. (2013). Our actions in my mind: Motor imagery of joint action. *Neuropsychologia* 55, 115–121. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.05.024.

Vicente, R., Wibral, M., Lindner, M., and Pipa, G. (2011). Transfer entropy--a model-free measure of effective connectivity for the neurosciences. *Journal of computational neuroscience* 30, 45–67. doi:10.1007/s10827-010-0262-3.

De Vico Fallani, F., Nicosia, V., Sinatra, R., Astolfi, L., Cincotti, F., Mattia, D., Wilke, C., Doud, A., Latora, V., He, B., et al. (2010). Defecting or not defecting: how to "read" human behavior during cooperative games by EEG measurements. *PloS one* 5, e14187. doi:10.1371/journal.pone.0014187.

De Vignemont, F., and Singer, T. (2006). The empathic brain: how, when and why? *Trends in cognitive sciences* 10, 435–41. doi:10.1016/j.tics.2006.08.008.

Van de Ville, D., Britz, J., and Michel, C. M. (2010). EEG microstate sequences in healthy humans at rest reveal scale-free dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 18179–84. doi:10.1073/pnas.1007841107.

Vorauer, J. D., and Ross, M. (1999). Self-Awareness and Feeling Transparent: Failing to Suppress One's Self. *Journal of Experimental Social Psychology* 35, 415–440. doi:10.1006/jesp.1999.1388.

De Waal, F. B. M. (2012). The antiquity of empathy. *Science (New York, N.Y.)* 336, 874–6. doi:10.1126/science.1220999.

Wahl, M., Lauterbach-Soon, B., Hattingen, E., Jung, P., Singer, O., Volz, S., Klein, J. C., Steinmetz, H., and Ziemann, U. (2007). Human motor corpus callosum: topography, somatotopy, and link between microstructure and function. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 27, 12132–12138. doi:10.1523/JNEUROSCI.2320-07.2007.

Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J. P., Gallese, V., and Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in My insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron* 40, 655–64.

Wiener, N. (1956). The theory of prediction. *Modern mathematics for engineers* 1, 165–183.

Wilms, M., Schilbach, L., Pfeiffer, U., Bente, G., Fink, G. R., and Vogeley, K. (2010). It's in your eyes--using gaze-contingent stimuli to create truly interactive paradigms for social cognitive and affective neuroscience. *Social cognitive and affective neuroscience* 5, 98–107. doi:10.1093/scan/nsq024.

Wilson, S. M., Molnar-Szakacs, I., and Iacoboni, M. (2008). Beyond superior temporal cortex: intersubject correlations in narrative speech comprehension. *Cerebral cortex (New York, N.Y. : 1991)* 18, 230–42. doi:10.1093/cercor/bhm049.

Wispé, L. (1986). The distinction between sympathy and empathy: To call forth a concept, a word is needed. *Journal of Personality and Social Psychology* 50, 314–321. doi:10.1037/0022-3514.50.2.314.

Witten, D. M., and Tibshirani, R. J. (2009). Extensions of sparse canonical correlation analysis with applications to genomic data. *Statistical applications in genetics and molecular biology* 8, Article28. doi:10.2202/1544-6115.1470.

Yoshida, W., Dolan, R. J., and Friston, K. J. (2008). Game theory of mind. *PLoS computational biology* 4, e1000254. doi:10.1371/journal.pcbi.1000254.

Yoshida, W., Dziobek, I., Kliemann, D., Heekeren, H. R., Friston, K. J., and Dolan, R. J. (2010a). Cooperation and heterogeneity of the autistic mind. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 30, 8815–8. doi:10.1523/JNEUROSCI.0400-10.2010.

Yoshida, W., Seymour, B., Friston, K. J., and Dolan, R. J. (2010b). Neural mechanisms of belief inference during cooperative games. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 30, 10744–51. doi:10.1523/JNEUROSCI.5895-09.2010.

Yuan, H., Zotev, V., Phillips, R., and Bodurka, J. (2013). Correlated slow fluctuations in respiration, EEG, and BOLD fMRI. *NeuroImage* 79C, 81–93. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.04.068.

Yun, K., Watanabe, K., and Shimojo, S. (2012). Interpersonal body and neural synchronization as a marker of implicit social interaction. *Scientific reports* 2, 959. doi:10.1038/srep00959.

Zajac, F. (1993). Muscle coordination of movement: a perspective. *Journal of Biomechanics* 26.

Zaki, J., and Ochsner, K. N. (2012). The neuroscience of empathy: progress, pitfalls and promise. *Nature neuroscience* 15, 675–80. doi:10.1038/nn.3085.

Zhu, Y., Zhang, L., Fan, J., and Han, S. (2007). Neural basis of cultural influence on self-representation. *NeuroImage* 34, 1310–6. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.08.047.

Zilles, K., and Amunts, K. (2010). Centenary of Brodmann's map--conception and fate. *Nature reviews. Neuroscience* 11, 139–45. doi:10.1038/nrn2776.

Zion Golumbic, E., Cogan, G. B., Schroeder, C. E., and Poeppel, D. (2013). Visual input enhances selective speech envelope tracking in auditory cortex at a "cocktail party". *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 33, 1417–26. doi:10.1523/JNEUROSCI.3675-12.2013.

Annexes

Annexes

6.1 CV

Jonas Chatel-Goldman

PhD fellow at GIPSA-lab
Vision and Brain Signal Processing Research Group
Department Images-Signal
Grenoble University (FR) / CNRS UMR 5216
http://www.gipsa-lab.grenoble-inp.fr/~jonas.chatel-goldman/

GIPSA-lab, 11 rue des Mathématiques,
Grenoble Campus BP46,
F-38402 SAINT MARTIN D'HERES CEDEX
☎ (+33)4 76 82 62 47
✉ jonas.chatel.goldman@gmail.com

Research interests

Social Neuroscience

Hyperscanning-EEG
Interpersonal brain and body coupling
Empathy and affective touch



Signal Processing

Joint Blind Source Separation
Time-frequency Analysis
Phase synchronization and connectivity measures

Publications

Journal articles

J. Chatel-Goldman, C. Jutten and M. Congedo, J.L. Schwartz, "Touch increases autonomic coupling between romantic partners", *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **8**:95. doi: 10.3389/fnbeh.2014.00095

J. Chatel-Goldman, J.L. Schwartz, C. Jutten and M. Congedo, "Nonlocal mind from the perspective of social cognition", *Frontiers in Human Neuroscience*. **7**:107. doi: 10.3389/fnhum.2013.00107.

International conference papers

J. Chatel-Goldman, M. Congedo, and R. Phlypo, "Joint BSS as a natural framework for EEG-hyperscanning", proc. in ICASSP, Vancouver, 1212-1216, May 26-31 2013.

M. Congedo, R. Phlypo, and **J. Chatel-Goldman**, "Orthogonal and non-orthogonal joint blind source separation in the least-squares sense" EUSIPCO, Bucharest, no. 20th, August 27-31 2012.

Oral presentations

"Brains and bodies on the same wavelength: the neuroscience of social interaction", Okinawa Institute of Science and Technology (JP), October 2013.

"Vers une approche holistique des mécanismes de l'interaction sociale"
3é rencontres du Pôle Grenoble Cognition, Grenoble (FR), May 2012.

"Joint Blind Source Separation: an appropriate signal processing framework to study human interaction through EEG hyperscanning".
6th workshop on signal and images processing, Peyresq (FR), July 2011.

Poster presentations

"Building a hyperframework for the study of human interaction and coupling"
Minds in Common, Second Aarhus-Paris Conference on Coordination and Common Ground, Paris (FR), June 2013.

"Human interaction and coupling: an overview."
Journée de l'EDISCE, Grenoble (FR), June 2012.
Awarded best poster (PhD institute annual prize).

Education

2014-2015

Postdoctoral research fellow, Biological Physics Theory Unit, Okinawa Institute of Science and Technology (OIST), Japan.
Collaborators: Greg Stephens, Uri Hasson.

2013-2014

ATER (Teaching and Research Assistant), Grenoble Institute of Technology, FR.
Taught 192h in signal processing, electrical engineering, computer science.

2010 – 2014

PhD in Social Neuroscience and Signal Processing, *GIPSA Lab,* Grenoble University, FR.
Supervised by M. Congedo, C. Jutten and J.L. Schwartz.
Scholarship from the French Ministry of Education (bourse BQR Grenoble-INP).
Interdisciplinary research conducted in:
Social neuroscience -> carried out experiments for investigation of interpersonal brain and body coupling among subjects immersed in various social settings, from identical stimulations (ssVEP, watching movie together) to reciprocal interaction (affective touch and empathy). Acquired proficiency in collection and analysis of brain data (hyperscanning-EEG) and physiological data (pulse, respiration, electrodermal activity).
Statistical signal processing -> developed and implemented Joint Blind Source Separation algorithms providing a natural analysis framework for hyperscanning data.

2009 – 2010

M.Sc in Cognitive Science IC²A, Grenoble University, FR.
Program in neuro-imaging, psychology, neuroscience, neural networks, linguistics, perception, etc.
Passed with high honors.

2007 – 2010

Engineer in Electrical and Computer Science, PHELMA – Grenoble Institute of Technology
Option SICOM: three-year program in electronic systems, advanced signal processing, information theory, DSP and computer programming, etc.
High level scientific graduate school. Passed with high honors.

2005 – 2007

DUT (2-year University Diploma of Technology), technology institute of Montpellier
Electrical engineering and industrial informatics. Rank: 3/120.

Work experience

2010

Master internship, University of British Colombia (Vancouver, Canada)
Supervision: N. d'Alessandro, S. Fels.
Digital Ventriloquized Actor (DIVA) project
Research conducted on manifolds of gestural space (hand movements acquired with CyberGlove high resolution sensor). Objective: development of a real-time articulatory singing speech synthesis controlled by gesture.

2009

Engineer internship, UBISOFT studio Montpellier (France)
Leading international developer of interactive entertainment products.
R&D conducted: audio clustering system in a 3D-environment for a next-generation videogame (From Dust). Developed and implemented: adaptive clustering algorithm in real-time game engine (C++) without degradation or disturbing changes in the resulting perceived sound field.

Teaching experience

2013-2014	**Teaching and research assistant (ATER) at Grenoble Institute of Technology, FR.** **Commitment: 192h.** Practical work and tutorial classes in signal processing and electrical engineering.
2010 – 2013	**Junior Lecturer (Moniteur) at Grenoble Institute of Technology, FR.** **Commitment: 64h x 3 years.**
55 h	**Applied Signal Processing**. TP (Practical Work) PHELMA SICOM 2A. Supervision: Cornel Ioana. Content: signal acquisition, noise substraction, adaptive filter, phase modulation, etc.
55 h	**Applied Signal Processing**. TP, ENSE3 ASI 2A. Supervision: Cornel Ioana.
32 h	**Spectral analysis**. TP, PHELMA SICOM 2A. Supervision: Alice Caplier, Bertrand Rivet. Content: estimation theory, autocorrelation, power spectrum density, etc.
8 h	**Signal Processing basics**. TP for student pre-orientation in Sicom/ASI cursus, ENSE3 1A. Supervision: Jérôme Mars. Content: speech and image signal processing, basic noise substraction, etc.
18 h	**Advanced Digital signal processing**. BE (tutorial classes), PHELMA SICOM 2A. Supervision: Pascal Perrier. Content: Matlab programming, CAN/DAC, TFD/FFT, over/sub-sampling, interpolation and zero-padding, etc.
12h	**Basic digital signal processing**. BE, ENSE3 SEM 2A. Supervision: Michel Celette. Content: signal acquisition and representation, digital filters.
8 h	**Image-video compression**. BE, PHELMA SICOM 3A. Supervision: Cornel Ioana.
4 h	**Time-frequency and wavelet analysis**. BE, PHELMA SICOM 3A. Supervision: Jérôme Mars.
4 h	**Jury member** for PFE (end of studies project) and 2A internships PHELMA SICOM 2A/3A. Supervision: Olivier Michel.
before 2010	Private lessons to IUT students (undergraduate, technical studies) in mathematics, signal processing and electrical engineering.

frontiers in
HUMAN NEUROSCIENCE

MINI REVIEW ARTICLE
published: 02 April 2013
doi: 10.3389/fnhum.2013.00107

Non-local mind from the perspective of social cognition

Jonas Chatel-Goldman*, Jean-Luc Schwartz, Christian Jutten and Marco Congedo

Gipsa-lab, UMR 5216 CNRS, Grenoble INP, Université Joseph Fourier, Université Stendhal, Grenoble, France

Edited by:
Arnaud Delorme, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, France

Reviewed by:
Guillaume A. Rousselet, University of Glasgow, UK
Akbar Husain, Aligarh Muslim University, India

****Correspondence:***
Jonas Chatel-Goldman, Gipsa-lab, UMR 5216 CNRS, Grenoble INP, Université Joseph Fourier, Université Stendhal, 11 rue des Mathématiques, Grenoble Campus BP46, France.
e-mail: jonas.chatel.goldman@gmail.com

Two main conceptual approaches have been employed to study the mechanisms of social cognition, whether one considers isolated or interacting minds. Using neuro-imaging of subjects in isolation, the former approach has provided knowledge on the neural underpinning of a variety of social processes. However, it has been argued that considering one brain alone cannot account for all mechanisms subtending online social interaction. This challenge has been tackled recently by using neuro-imaging of multiple interacting subjects in more ecological settings. The present short review aims at offering a comprehensive view on various advances done in the last decade. We provide a taxonomy of existing research in neuroscience of social interaction, situating them in the frame of general organization principles of social cognition. Finally, we discuss the putative enabling role of emerging non-local social mechanisms—such as interpersonal brain and body coupling—in processes underlying our ability to create a shared world.

Keywords: hyperscanning, social interaction, brain and body coupling, empathy, joint action, theory of mind

INTRODUCTION

Recent years have seen a flourishing interest in exploring underlying mechanisms of social interaction, as illustrated by a recent special topic in this journal. Motivated by the study of multiple interacting individuals in ecological social contexts (Hari and Kujala, 2009; Schilbach, 2010; Dumas, 2011) this research trend departs from traditional focus on sole investigation of brains in isolation (see **Table 1**). A central question here is to what extent cognition is shaped—or even constituted (De Jaegher et al., 2010)—by mutual interplay and co-regulated coupling between interacting agents embedded in their environment (Coey et al., 2012; Hasson et al., 2012; Krueger and Michael, 2012). First results in this direction come from sparse and heterogeneous studies, with experimental paradigms ranging, e.g., from use of economic games (De Vico Fallani et al., 2010), music playing or singing (Müller and Lindenberger, 2011), hand movement imitation (Dumas et al., 2010), speech production, and perception (Stephens et al., 2010), to facial communication of affect (Anders et al., 2011).

Since a large conceptual gap remains between the "isolated" and "interactive" approaches (Di Paolo and De Jaegher, 2012; Konvalinka and Roepstorff, 2012), much effort is needed today to situate new contribution in the complex picture of social cognition. It was claimed recently that social cognition itself may be fundamentally different from an interactor's vs. from an observer's point of view (Schilbach et al., in press). In consequence, when entering the multiple- brain and body methodological framework we need to disentangle the social mechanisms revealed in isolation paradigms (offline) from those that are presumed proper to genuine interaction (online).

In this paper, we aim at facilitating the conceptualization when investigating cognitive processes (**Box 1**) during social interaction. Using a reductionist approach, we propose a classification of explored functions into distinct domains and stages of information processing (**Figure 1**).

This comprehensive frame:

- Enables to fit the recent and heterogeneous advances made in research on interacting individuals into the bigger picture of social cognition.
- Highlights a categorization of current works into *three distinct groups*, each corresponding to the use of specific experimental methodologies, types of interaction and theoretical approaches.
- Uncovers the domains and processes of social cognition for which we still lack a fine understanding of interactive mechanisms, i.e., mechanisms that have not been explored yet, or for which new methodologies may be applied.

In the following, we give clarifications on the different dimensions of the drawing and their implications in terms of methodological as well as conceptual approaches. Then we consider a few examples of studies on human interaction as an illustration for the provided taxonomy. We conclude discussing the potential enabling role of emergent non-local mechanisms on social processes.

HORIZONTAL DIMENSION: DOMAINS OF INVESTIGATED SOCIAL PROCESSES

Each cylinder in **Figure 1** represents a research focus adopted by the community. Up to now three main clusters gather most of the neuro-imaging studies in neuroscience of social interaction, whether focusing on the general themes of theory of mind (ToM), emotions in a social context, or joint action. Few outer studies also

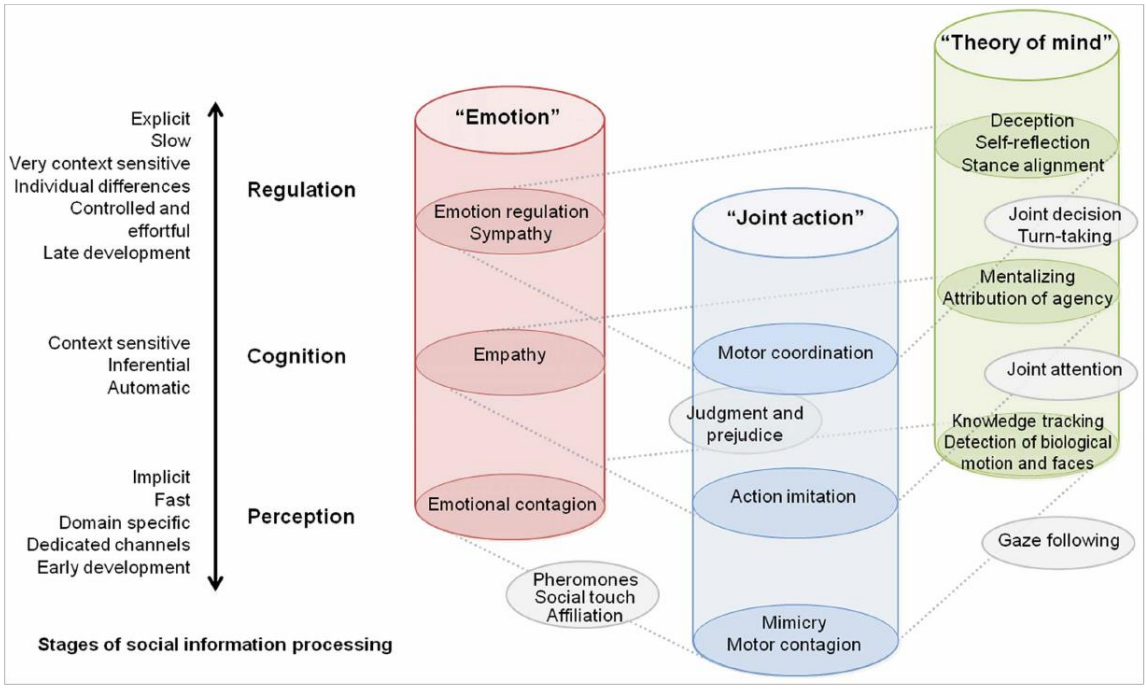


FIGURE 1 | Taxonomy of current studies on interacting brain and bodies presented from the perspective of investigated social processes. Each cylinder represents a distinct research cluster adopted by the community. The schematic view describes how social neuroscience research aggregated on three main categories depending on investigated social cognitive processes. Vertical dimension of the diagram situates these studies in the context of general organization principles of social cognition (see main text). This diagram should not be seen as architecture of neural mechanisms *per se*, but as a general map of social processes as they were inquired in actual studies.

Box 1 | Operational definitions.

- *Cognitive process*
  High-level function or task, at least in part reducible to a sequence of operations (brain mechanisms).
- *Mechanism*
  Operation on information content.
- *Non-local mechanism*
  Dependent operations between two or more brains that operate at least in part on shared information content.
- *Hyperscanning*
  Simultaneous collection of brain activity from two or more (interacting) subjects.
- *Dual-(EEG/fMRI)*
  Hyperscanning-(EEG/fMRI) on two (interacting) subjects.

begin to link up these different categories of explored social processes. Interestingly, this domain-based distinction corresponds at least in part to specific brain mechanisms. It is admitted, for instance that empathy and mind reading rely on different neuronal circuitry and display different ontogenetic and phylogenetic trajectories (Singer, 2006). Meanwhile, some brain structures are known to play a critical role in multiple aspects of social cognition. Finally, several investigations demonstrate an interaction across processes depicted in **Figure 1**. For example, mimicry can contribute to an empathic response (Singer and Lamm, 2009), and motor contagion arises from the observation of biological movements and could in turn be a first step for automatic inference of goal-directed actions (Blakemore and Frith, 2005).

VERTICAL DIMENSION: STAGES OF SOCIAL INFORMATION PROCESSING

Besides the aforementioned partitioning, we propose to situate neuroimaging studies of social interaction within commonly recognized organization levels of social cognition. To do so, we situate the social processes along bipolar continua together with their key attributes often considered in the literature. Extensive source material in line with this architecture can be found e.g., in Adolphs (2010), highlighting multiple stages of social information processing and in Frith and Frith (2008), showing the importance of implicit vs. explicit processes of social cognition. Progressing from lower to higher stages of social information processing, from perception through cognition to regulation, in **Figure 1** we highlight the changes in attributes, such as automaticity and control, process speed, sensitivity to context, age of development in normal infant, and probably phylogenetic trajectory.

Table 1 | Comparison between paradigms of isolation and interaction in studies on social cognition.

	Isolated approach	Interactive approach
Investigation methods	Neuro-imaging studies implying subjects in isolation.	Neuro-imaging studies with subjects engaged in interaction.
Experimental paradigms	Observational scenarios (offline).	Interacting and more ecological scenarios (online).
Some characteristics	Mature concepts and theories.	Recent and growing theoretical framework.
	Well-known and clear experimental paradigms.	Studies in ecological settings, harder to set up.
	Existing work includes studies on impaired population as well as developmental and comparative studies.	No work to date either on impaired population, or on developmental or comparative studies.
Benefits	Enable to give ground knowledge on neural underpinnings of a variety of social processes.	Only way to investigate the dynamics of social processes involved during mutual interplay. Social brain processes at work may be different during online reciprocal interaction.
Prime importance in learning	Yes	Yes
Explanatory strategies	First- and third-person accounts of social cognition, modular and individualistic explanations, internalized processes.	Second-person account of social cognition, enactive perspective, dynamical concepts: synergies, metastability, coordination, etc.
Theories	Theory-theory, simulation-theory, etc.	Strong/moderate interactionism, interactive brain hypothesis, non-local correlations, etc.

A CATEGORIZATION IN TERMS OF INVESTIGATED MECHANISMS, EXPERIMENTAL PARADIGMS, AND THEORETICAL STANDPOINT

An essential aspect when investigating neural mechanisms at play during social interaction consists in analyzing brain activity in the light of behavioral data, ideally spanning the whole dimension of socialness. In this regard, works in the three clusters have used different strategies. Most studies on ToM during interaction have employed experimental paradigms inspired from game theory, with the aim of studying what a subject infers about the mental state of the other. While this framework offers elegant mathematical formalizations (for a review see Lee, 2008), it generally fails to recreate the dynamics of real-life interplay due to the use of turn-based, non-ecological scenarios. On the other hand, studies on emotions between interacting participants are challenged by the absence of objective measures of affect. Researchers have tried to circumvent this problem with the use of subjective empathy test or by adopting pseudo-interactive approaches inspired from information theory, where empathy is reduced to a quantifiable transmission of emotion from a sender to a receiver. Finally, works on joint action have benefited from fine physical measures of interpersonal synchrony captured at the motor level in more ecological settings. We argue that the necessary use of different data collection strategies has narrowed down the experimental paradigms for each type of social interaction: turn-based for works on ToM, unidirectional for research on affect, and reciprocal online interaction for works on joint action. While real-life social interactions are most of the time unconstrained and co-regulated, it is of utmost importance to revisit experimental paradigms—especially those used when investigating ToM and affect—introducing a truly interactive and engaged perspective (Hari and Kujala, 2009; Schilbach et al., in press).

Interestingly, conceptual approaches differ from one research cluster to the other, whereas they are quite similar within each cluster. This further categorization from a theoretical standpoint is not unexpected since scholars tend to share the prevalent theories in their specific research area. Accordingly, works around ToM are deeply entrenched in a cognitivist, third-person view on the individual as a passive recipient of information (e.g., King-Casas et al., 2005; De Vico Fallani et al., 2010). Works on emotions are mostly related to a simulationist and embodied account of social cognition (e.g., Anders et al., 2011; Babiloni et al., 2012). Finally research on joint action is generally accompanied by an interactive and dynamical view of the foundations of our social abilities (e.g., Lindenberger et al., 2009; Dumas et al., 2010). The latter conceptual trend has gained momentum recently and begins to spread to research on mind-reading through an expanding literature in the fields of joint and shared attention, largely inspired from developmental psychology. Integration of these conflicting theoretical frameworks and mapping to underlying intra- and inter-brain mechanisms is one of the future challenges of social neurosciences.

EXAMPLES FROM THE "TOM" STUDY ENSEMBLE

We now consider some example studies in each of the aforementioned research cluster. In line with a cognitivist view of the mind, a number of hyperscanning-fMRI studies in the "ToM" research ensemble have solely focused on cognitive processes involved during cooperative, trust and/or economic games. These experiments

identified key neural mechanisms in the social domain: reputation building and reciprocity engage caudate nucleus (King-Casas et al., 2005), assignment of credit and social agency arrange in spatial patterns along the cingulate cortex (Tomlin et al., 2006), and human cooperation modulates activity in the caudate and putamen reward centers (Krill and Platek, 2012). However, here the systematic use of turn-based and pseudo-interactive paradigms in addition to a limited analysis of inter-brain connectivity did not take full advantage of the hyperscanning methodological approach.

While still keeping a turn-based constraint on social interaction, a dual-EEG study (De Vico Fallani et al., 2010) investigated on a millisecond timescale how cooperative or defective behavior changes the functional organization at both intra and inter-individual levels. Authors developed new tools adapted from graph theory enabling to obtain a connectivity pattern—devised "hyper-brain network"- that represents both information flows among the cortical regions within single brain as well as the relations among the areas of two distinct brains. Hyper-brain networks were then compared between different strategies adopted by the subjects during an Iterative Prisoner's Dilemma game. Interestingly, two-defector couples showed significantly less inter-brain links and increased tendency to form two separate sub-graphs than couples playing cooperative or tit-for-tat strategies, and decision to defect could be predicted from changes in connectivity patterns in the hyper-brain networks.

Using similar analysis framework to explore the interpersonal dynamics of mentalizing during a four-person card game, Astolfi et al. (2010) found that only the players belonging to the same team showed significant functional connectivity in alpha, beta and gamma bands. They also found a causal relation between brain signals estimated in the prefrontal area of the team's leader and anterior cingulate cortex (ACC) of his partner. Finally, with an innovative dual-NIRS setup, Cui et al. (2012) reported increased coherence in superior frontal cortices during cooperation as compared to competition, which was associated with an increase in cooperation performance during the game and could not be revealed by single-brain analysis alone.

These works demonstrate that simultaneous data collection (hyperscanning) and innovative joint analysis tools make possible to characterize brain activity at both an individual and joint (non-local) level.

EXAMPLES FROM THE "JOINT ACTION" STUDY ENSEMBLE

Using EEG-hyperscanning, Tognoli et al. (2007) revealed an oscillatory component over the right centroparietal regions in the mu (9–12 Hz) range, which proved to be sensitive to elementary forms of spontaneous social coordination. Naeem et al. (2012) replicated this study and found similar results with intentional movement coordination. However, none of these works examined directly the role of interbrain synchronization in coordinated action.

In another EEG-hyperscanning experiment, Dumas et al. (2010) explored the functional dynamics of action imitation and coordination during free hand movements. This ecological task allowed for a moment-to-moment free interaction, while keeping a structured experiment through the use of dual video recording with which instants of behavioral synchrony were precisely segregated. By means of functional connectivity and surrogate data the authors demonstrated the emergence of interbrain neural synchronizations among alpha-mu, beta, and gamma bands in the centroparietal regions of the two interacting partners. Asymmetrical pattern were found, and interpreted as modulation reflecting the differential roles of model and imitator. Importantly, the absence of significant difference between imitative and non-imitative episodes showed that interbrain synchronizations did not reflect the execution and perception of similar movements exclusively.

When investigating action coordination, it is essential to cast away interbrain synchronization that merely reflects similar neural responses to the shared sensory inputs and motor outputs. This problem came up, for instance, in another ecological study of Lindenberger et al. (2009), which observed an increase of phase synchronization in the theta band within and between the brains in pairs of guitarists while they played a melody together. However, as the authors discuss, inter-brain synchronizations might have arisen (at least partially) because subjects movements were externally synchronized by a metronome.

Finally, adopting a different approach to study interpersonal coordination Dodel et al. (2011) explored signature of team performance during simulated combat. They proposed that EEG activity of the team members evolves along a particular manifold, the geometry of which would reflect task related constraints as well as effects of team coordination. They found that expertise affects dimensionality of this manifold, a result in line with recent accounts on interpersonal synergies (Riley et al., 2011).

EXAMPLES FROM THE "EMOTION" STUDY ENSEMBLE

To the best of our knowledge, the dynamical and reciprocal aspects of interpersonal affective mechanisms have never been explored in a hyperscanning setting. The reasons may stem in the absence of objective marker of affective processing, in the difficulty to design ecological experiments or in the numerous modulatory factors that might drastically impact on empathic brain response (see De Vignemont and Singer, 2006). A first step in this direction was taken by Anders et al. (2011), who investigated facial communication of affects between romantic partners in a differed fMRI study. Subjects were assigned the roles of sender and receiver of the affective information, hence the moment-to-moment mutual adaption intrinsic to a closed and undisrupted perception-action loop could not be explored. Yet analysis provided evidence for emotion-specific information encoded in similar distributed anterior temporal, insular and somato-motor regions in the sender's and perceiver's brain, a result that was interpreted as supporting theories on embodied simulation.

Collection of autonomic data in addition to brain data may provide a better understanding of neural underpinnings of affective processes. While this has been put forward for investigations on single individuals (Sequeira et al., 2009) quantification of social effects on human physiology may be even more important in the exploration of affective mechanisms at an inter-individual

level. Recent evidence show that during social interaction interpersonal coupling not only occurs at brain or behavioral level (see e.g., Oullier et al., 2008; Krueger and Michael, 2012) but also at a more general physiological level. In a field observation carried out during a collective fire-walking ritual, Konvalinka et al. (2011) identified synchrony over time of heart rate dynamics between active participants with their related onlookers, but not unrelated observers. In another ecological study, Müller and Lindenberger (2011) observed oscillatory couplings of cardiac and respiratory activity among singers and conductor engaged in choir singing. Using effective connectivity measures they highlighted causal effects of the conductor on the singers at high modulation frequencies, and dissociated the different voices of the choir using network analysis based on graph theory. In shedding light on such socially modulated synchronizations of the autonomic systems, these works demonstrate that opening an additional window on our concealed physiological states is unavoidable to draw a complete picture of affective mechanisms in place during social interaction. The latter example also suggests that music playing in ensemble might represent a naturalistic methodological approach for the investigation of inter-individual affective and coordinative processes. Its practicability for neuroimaging was demonstrated in a recent hyperscanning-EEG experiment (Babiloni et al., 2011).

TOWARD A HOLISTIC VIEW OF VARIOUS MECHANISMS AT PLAY DURING COMPLEX SOCIAL INTERACTION

Finally, we review some studies that seem relevant as they begin to bridge the gaps between the three clusters of **Figure 1**. Capitalizing on the idea that joint attention may be best captured in online interactions (Wilms et al., 2010; Schilbach et al., in press), two recent studies have investigated its neural underpinnings through dual-fMRI (Saito et al., 2010) and dual-EEG (Lachat et al., 2012). The former observed that paired subjects showed higher correlations than non-paired subjects in the right inferior frontal gyrus—a region part of the mirror neuron system—when following partner's gaze. In the latter, alpha and mu oscillatory activities over centro-parieto-occipital scalp regions were demonstrated to be electrophysiological correlates of joint attention. Likewise, using gaze-contingent stimuli during truly interactive paradigms increases our knowledge of dynamical inter-brain mechanisms (Wilms et al., 2010).

Few fMRI studies have also focused on the influence of interpersonal coupling on information transmission during verbal (Stephens et al., 2010) or non-verbal communication (Schippers et al., 2010). Whereas these two experiments involved an offline unidirectional interaction, designed tasks were rather ecological and engaging. Schippers et al. (2010) introduced the social game of charades in neuroimaging research as a motivating task to study gestural communication in romantic couples. Individual data suggested that such communication relies on a combination of simulation and, during decoding, mentalizing brain structures such as the ventromedial prefrontal cortex. Stephens et al. (2010) captured brain activity from both speakers and listener when telling a real-life story. On average, during successful communication the listener's brain responses mirrored the speaker's brain responses with some temporal delays. Using advanced connectivity measures, these two studies revealed temporal and spatial coupling between communicating brains, which was interpreted as a putative mechanism by which brains convey information.

INTERPERSONAL COUPLING: A NASCENT BASIS FOR SOCIAL COGNITION?

To uncover the neural underpinning of our abilities to understand each other's intentions and feelings remains one of the main objectives in social neuroscience. Recent integrative proposals have emphasized a collaborative role of the putative mirror neuron system and the mentalizing network, which may both be recruited during our highly complex social life (Keysers and Gazzola, 2007). Surely the introduction of truly interactive neuro-imaging paradigms will shed new light on social cognition, in complement to conventional observational paradigms.

In line with the majority of current cognitivist and individualistic perspectives on social understanding, one may consider social processes depicted in our taxonomy solely as internalized mechanisms implemented in specific brain modules. However, such a reductionism could conceal potential *non-local mechanisms* that could occur *across* interacting people. In this regard, bringing online and reciprocal social interaction into experimental paradigms is also a step for the exploration of interpersonal coupling. In turn, interpersonal coupling may play a fundamental role in most of the social cognitive processes mentioned in this article. Research on these non-local emergent mechanisms—also referred to as interactive alignment, resonance, phase synchronization, etc.—is becoming an increasingly influential movement, as illustrated by recent hypotheses in neuroscience (Hasson et al., 2012), philosophy (Di Paolo and De Jaegher, 2012) and by nearly all findings presented throughout the present review.

FUTURE DIRECTIONS

In this short review paper, we have provided a comprehensive taxonomy of mutually related but mostly independent research works in neuroscience of social interaction, situating them in the frame of general organization principles of social cognition. It is clear that research on the substrates of social interaction is entangled with the study of non-local mechanisms in place during mutual give and take. We still know so little about interpersonal coupling. Does it play a causal role in initiating and maintaining action coordination (Lindenberger et al., 2009)? Does it provide a natural basis for communication and creation of a shared world (Hasson et al., 2012)? How is it related to the various social (implicit and/or altruistic) processes at play during social interaction? And finally, does it play a role in the creation and sustaining of intense pair-bonded relationships, a special feature of anthropoid primate life (Dunbar and Shultz, 2007)?

We see several paths for future research. To date no hyperscanning experiment has compared interpersonal dynamics across populations with normal vs. impaired social abilities. If coupling between individuals does play a role for successful social

interaction, its investigation is certainly of clinical relevance. Future studies digging into the characterization of social disorders from an interpersonal point of view might benefit from recent technological advances in the monitoring of brain function during realistic social interactions (see e.g., Suda et al., 2011). Furthermore, neural mechanisms subtending social interaction need to be studied systematically across species (Frith and Frith, 2012). So far no comparative study investigated the joint dynamics of brain activities across non-humans. Finally, in future research it might be of interest to look at possible relations between psycho-pharmacological factors and interpersonal couplings. For instance, is there an influence of neuro-hormones oxytocin or vasopressin on how we synchronize with others?

In conclusion, further probing into inter-brain mechanisms at play during natural social interaction seems to be a great challenge ahead. This can only be answered outside the boundaries of isolated bodies and minds.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was partially supported by the Grenoble Institute of Technology (Grenoble-INP), "Bonus Qualité Recherche" 8-2010.

REFERENCES

Adolphs, R. (2010). Conceptual challenges and directions for social neuroscience. *Neuron* 65, 752–767.

Anders, S., Heinzle, J., Weiskopf, N., Ethofer, T., and Haynes, J.-D. (2011). Flow of affective information between communicating brains. *Neuroimage* 54, 439–446.

Astolfi, L., Toppi, J., De Vico Fallani, F., Vecchiato, G., Salinari, S., Mattia, D., et al. (2010). Neuroelectrical hyperscanning measures simultaneous brain activity in humans. *Brain Topogr.* 23, 243–256.

Babiloni, C., Buffo, P., Vecchio, F., Marzano, N., Del Percio, C., Spada, D., et al. (2012). Brains "in concert": frontal oscillatory alpha rhythms and empathy in professional musicians. *Neuroimage* 60, 105–116.

Babiloni, C., Vecchio, F., Infarinato, F., Buffo, P., Marzano, N., Spada, D., et al. (2011). Simultaneous recording of electroencephalographic data in musicians playing in ensemble. *Cortex* 47, 1082–1090.

Blakemore, S.-J., and Frith, C. (2005). The role of motor contagion in the prediction of action. *Neuropsychologia* 43, 260–267.

Coey, C. A., Varlet, M., and Richardson, M. J. (2012). Coordination dynamics in a socially situated nervous system. *Front. Hum. Neurosci.* 6:164. doi: 10.3389/fnhum.2012.00164

Cui, X., Bryant, D. M., and Reiss, A. L. (2012). NIRS-based hyperscanning reveals increased interpersonal coherence in superior frontal cortex during cooperation. *Neuroimage* 59, 2430–2437.

De Jaegher, H., Di Paolo, E., and Gallagher, S. (2010). Can social interaction constitute social cognition? *Trends Cogn. Sci.* 14, 441–447.

De Vico Fallani, F., Nicosia, V., Sinatra, R., Astolfi, L., Cincotti, F., Mattia, D., et al. (2010). Defecting or not defecting: how to "read" human behavior during cooperative games by EEG measurements. *PLoS ONE* 5:e14187. doi: 10.1371/journal.pone.0014187

De Vignemont, F., and Singer, T. (2006). The empathic brain: how, when and why? *Trends Cogn. Sci.* 10, 435–441.

Di Paolo, E., and De Jaegher, H. (2012). The interactive brain hypothesis. *Front. Hum. Neurosci.* 6:163. doi: 10.3389/fnhum.2012.00163

Dodel, S., Cohn, J., Mersmann, J., Luu, P., Forsythe, C., and Jirsa, V. (2011). "Brain signatures of team performance," in *Lecture Notes in Computer Science*, eds D. D. Schmorrow and C. M. Fidopiastis (Berlin: Springer-Verlag), 288–297.

Dumas, G. (2011). Towards a two-body neuroscience. *Commun. Integr. Biol.* 4, 349–352.

Dumas, G., Nadel, J., Soussignan, R., Martinerie, J., and Garnero, L. (2010). Inter-brain synchronization during social interaction. *PLoS ONE* 5:e12166. doi: 10.1371/journal.pone.0012166

Dunbar, R. I. M., and Shultz, S. (2007). Evolution in the social brain. *Science* 317, 1344–1347.

Frith, C. D., and Frith, U. (2008). Implicit and explicit processes in social cognition. *Neuron* 60, 503–510.

Frith, C. D., and Frith, U. (2012). Mechanisms of social cognition. *Annu. Rev. Psychol.* 63, 287–313.

Hari, R., and Kujala, M. V. (2009). Brain basis of human social interaction: from concepts to brain imaging. *Physiol. Rev.* 89, 453–479.

Hasson, U., Ghazanfar, A. A., Galantucci, B., Garrod, S., and Keysers, C. (2012). Brain-to-brain coupling: a mechanism for creating and sharing a social world. *Trends Cogn. Sci.* 16, 114–121.

Keysers, C., and Gazzola, V. (2007). Integrating simulation and theory of mind: from self to social cognition. *Trends Cogn. Sci.* 11, 194–196.

King-Casas, B., Tomlin, D., Anen, C., Camerer, C. F., Quartz, S. R., and Montague, P. R. (2005). Getting to know you: reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science* 308, 78–83.

Konvalinka, I., and Roepstorff, A. (2012). The two-brain approach: how can mutually interacting brains teach us something about social interaction? *Front. Hum. Neurosci.* 6:215. doi: 10.3389/fnhum.2012.00215

Konvalinka, I., Xygalatas, D., Bulbulia, J., Schjødt, U., Jegindø, E.-M., Wallot, S., et al. (2011). Synchronized arousal between performers and related spectators in a fire-walking ritual. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 8514–8519.

Krill, A. L., and Platek, S. M. (2012). Working together may be better: activation of reward centers during a cooperative maze task. *PLoS ONE* 7:e30613. doi: 10.1371/journal.pone.0030613

Krueger, J., and Michael, J. (2012). Gestural coupling and social cognition: Möbius Syndrome as a case study. *Front. Hum. Neurosci.* 6:81. doi: 10.3389/fnhum.2012.00081

Lachat, F., Hugueville, L., Lemaréchal, J.-D., Conty, L., and George, N. (2012). Oscillatory brain correlates of live joint attention: a dual-EEG study. *Front. Hum. Neurosci.* 6:156. doi: 10.3389/fnhum.2012.00156

Lee, D. (2008). Game theory and neural basis of social decision making. *Nat. Neurosci.* 11, 404–409.

Lindenberger, U., Li, S.-C., Gruber, W., and Müller, V. (2009). Brains swinging in concert: cortical phase synchronization while playing guitar. *BMC Neurosci.* 10:22. doi: 10.1186/1471-2202-10-22

Müller, V., and Lindenberger, U. (2011). Cardiac and respiratory patterns synchronize between persons during choir singing. *PLoS ONE* 6:e24893. doi: 10.1371/journal.pone.0024893

Naeem, M., Prasad, G., Watson, D. R., and Kelso, J. A. S. (2012). Electrophysiological signatures of intentional social coordination in the 10-12 Hz range. *Neuroimage* 59, 1795–1803.

Oullier, O., De Guzman, G. C., Jantzen, K. J., Lagarde, J., and Kelso, J. A. S. (2008). Social coordination dynamics: measuring human bonding. *Soc. Neurosci.* 3, 178–192.

Riley, M. A., Richardson, M. J., Shockley, K., and Ramenzoni, V. C. (2011). Interpersonal synergies. *Front. Psychol.* 2:38. doi: 10.3389/fpsyg.2011.00038

Saito, D. N., Tanabe, H. C., Izuma, K., Hayashi, M. J., Morito, Y., Komeda, H., et al. (2010). "Stay tuned": inter-individual neural synchronization during mutual gaze and joint attention. *Front. Integr. Neurosci.* 4:127. doi: 10.3389/fnint.2010.00127

Schilbach, L. (2010). A second-person approach to other minds. *Nat. Rev. Neurosci.* 11:449. doi: 10.1038/nrn2805-c1

Schilbach, L., Timmermans, B., and Reddy, V. (in press). Toward a second-person neuroscience. *Behav. Brain Sci.* Available online at: http://journals.cambridge.org/action/displaySpecialPage?pageId=1648

Schippers, M. B., Roebroeck, A., Renken, R., Nanetti, L., and Keysers, C. (2010). Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 9388–9393.

Sequeira, H., Hot, P., Silvert, L., and Delplanque, S. (2009). Electrical autonomic correlates of emotion. *Int. J. Psychophysiol.* 71, 50–56.

Singer, T. (2006). The neuronal basis and ontogeny of empathy and mind reading: review of literature and implications for future research. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 30, 855–863.

Singer, T., and Lamm, C. (2009). The social neuroscience of empathy. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1156, 81–96.

Stephens, G. J., Silbert, L. J., and Hasson, U. (2010). Speaker-listener neural coupling underlies successful communication. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 14425–14430.

Suda, M., Takei, Y., Aoyama, Y., Narita, K., Sakurai, N., Fukuda, M., et al. (2011). Autistic traits and brain activation during face-to-face conversations in typically developed adults. *PLoS ONE* 6:e20021. doi: 10.1371/journal.pone.0020021

Tognoli, E., Lagarde, J., DeGuzman, G. C., and Kelso, J. A. S. (2007). The phi complex as a neuromarker of human social coordination. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 8190–8195.

Tomlin, D., Kayali, M., and King-Casas, B. (2006). Agent-specific responses in the cingulate cortex during economic exchanges. *Science* 312, 1047–1050.

Wilms, M., Schilbach, L., Pfeiffer, U., Bente, G., Fink, G. R., and Vogeley, K. (2010). It's in your eyes–using gaze-contingent stimuli to create truly interactive paradigms for social cognitive and affective neuroscience. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 5, 98–107.

Conflict of Interest Statement: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Received: 20 November 2012; paper pending published: 20 December 2012; accepted: 13 March 2013; published online: 02 April 2013.

Citation: Chatel-Goldman J, Schwartz J-L, Jutten C and Congedo M (2013) Non-local mind from the perspective of social cognition. Front. Hum. Neurosci. 7:107. doi: 10.3389/fnhum.2013.00107

Copyright © 2013 Chatel-Goldman, Schwartz, Jutten and Congedo. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in other forums, provided the original authors and source are credited and subject to any copyright notices concerning any third-party graphics etc.

6.3 Mise en place de l'expérience hyperscanning-EEG sur le toucher

6.3.1 Photographies

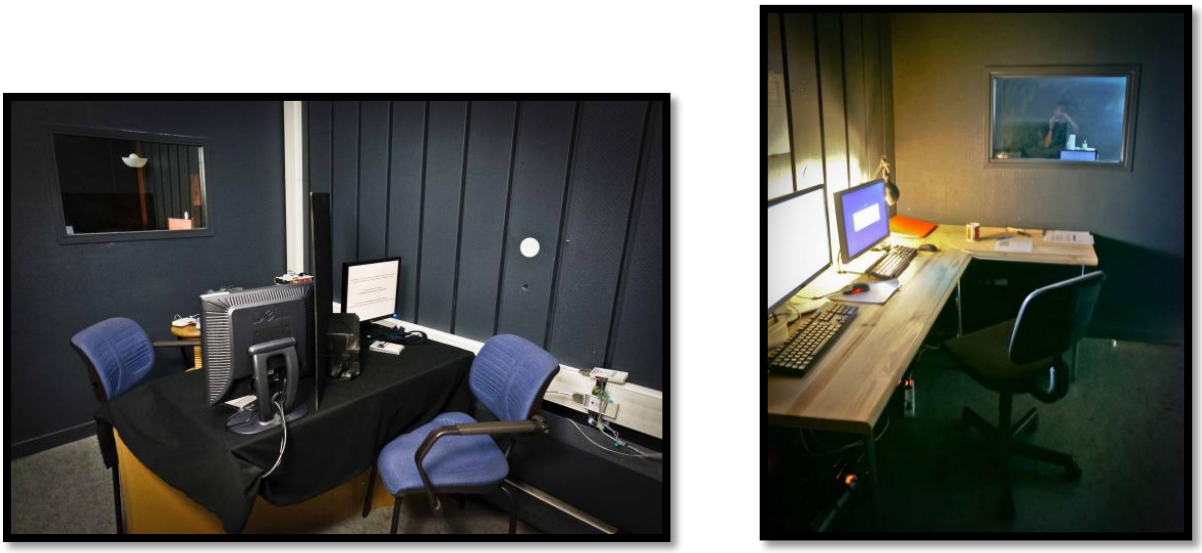


FIGURE 6.2 Photographies de la salle Persee où se déroule l'expérience (1/2)
(Gauche) salle sujets. **(Droite)** salle expérimentateur. Les deux pièces sont adjacentes.



FIGURE 6.1 Photographies de la salle Persee où se déroule l'expérience (2/2)
(Gauche) sujets pilotes en place pour l'expérience. **(Droite)** (pré-)amplificateurs, casque EEG et capteurs physiologiques.

6.3.2 Branchements audio/vidéo et capteurs/contrôleurs

Dans cette expérience, un ordinateur et son écran sont dédiés à l'acquisition des données, et un second ordinateur est mobilisé pour l'execution du logiciel de passation. Ce dernier est connecté à trois écrans, un pour l'expérimentateur, et un pour chaque sujet.

Le détail du montage vidéo est donné ci-dessous :

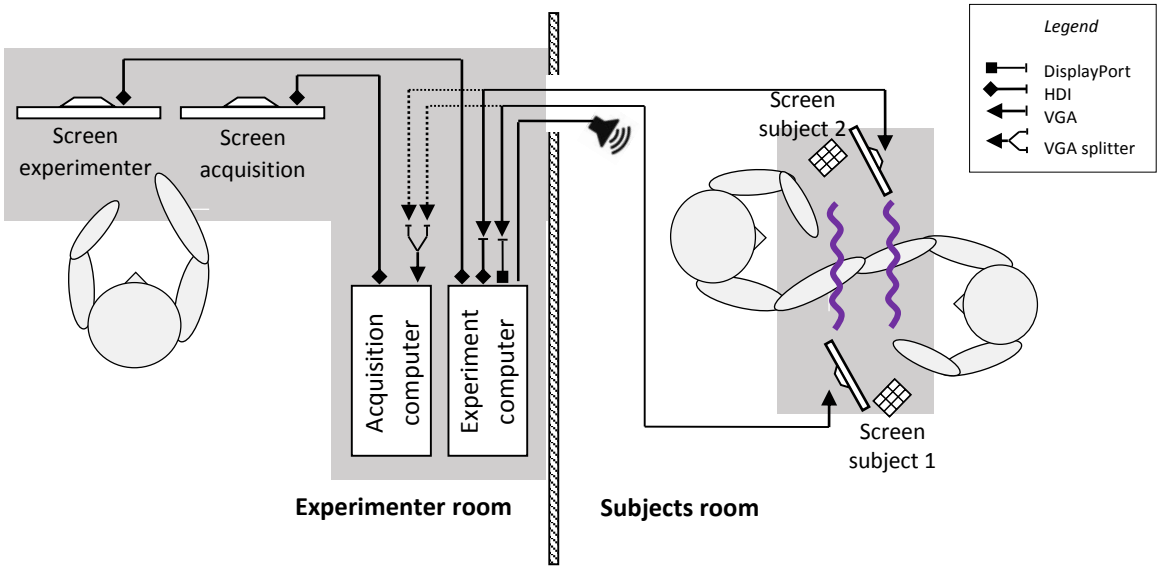


FIGURE 6.4 Vue schématique du montage audio/vidéo.
Deux branchements différents sont possibles pour les écrans des sujets :
1) sur l'ordinateur de passation pour l'affichage des instructions pendant l'expérience.
2) sur l'ordinateur d'acquisition pour avoir un retour des signaux enregistrés lors de l'installation.

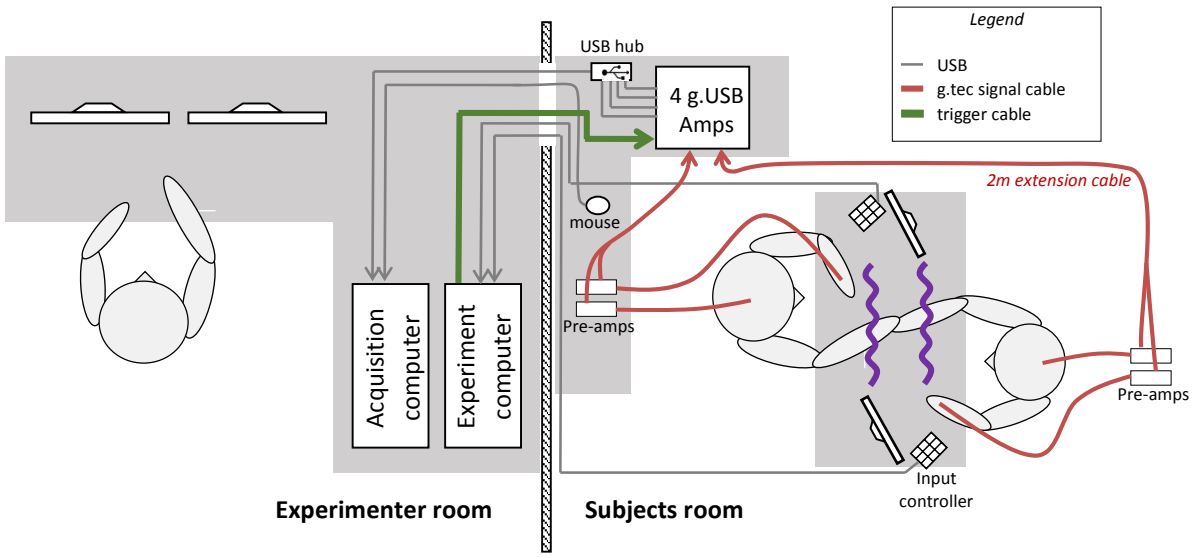


FIGURE 6.3 Vue schématique du montage capteurs + contrôleurs.
Les mini-claviers contrôleurs sont reliés à l'ordinateur d'expérience en USB. La souris permet de manipuler le logiciel g.Recorder pendant la mise en place des capteurs et électrodes.

6.3.3 Branchement des amplificateurs EEG + physio

Nous utilisons quatre amplificateurs « gUSBamps » de la marque g.tec.

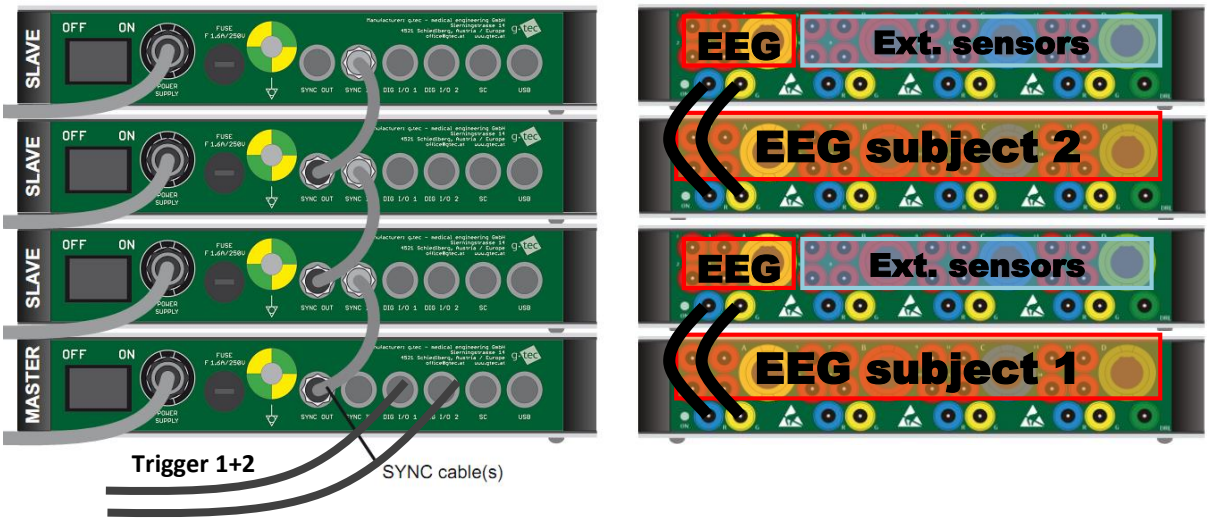


FIGURE 6.6 Branchement des quatre amplificateurs gUSBAmps pour le montage dual-EEG + capteurs physiologiques.
(Gauche) Vue de dos. **(Droite)** Vue de face.

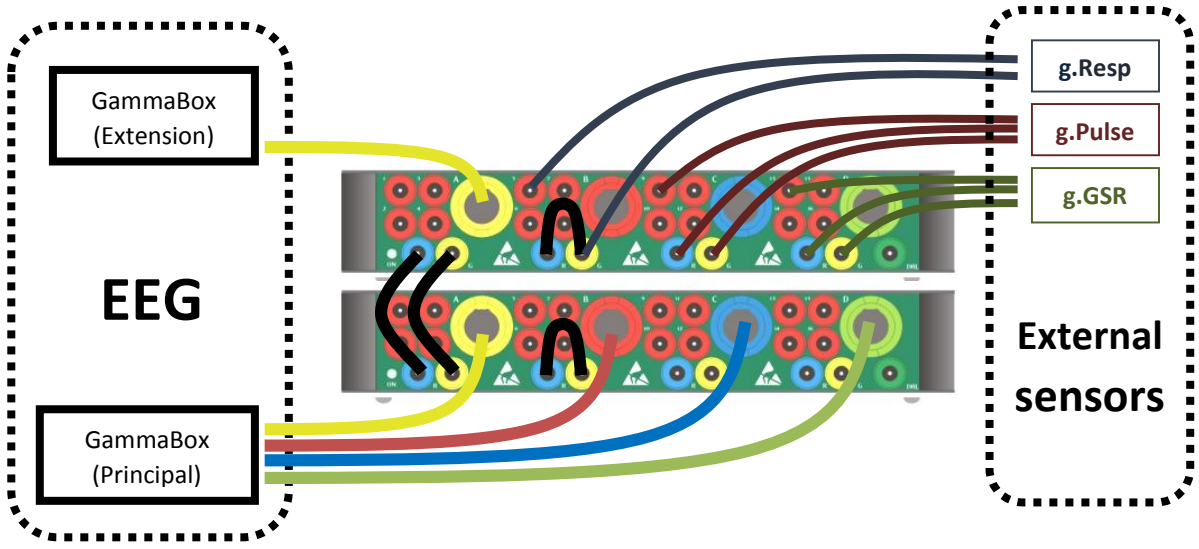
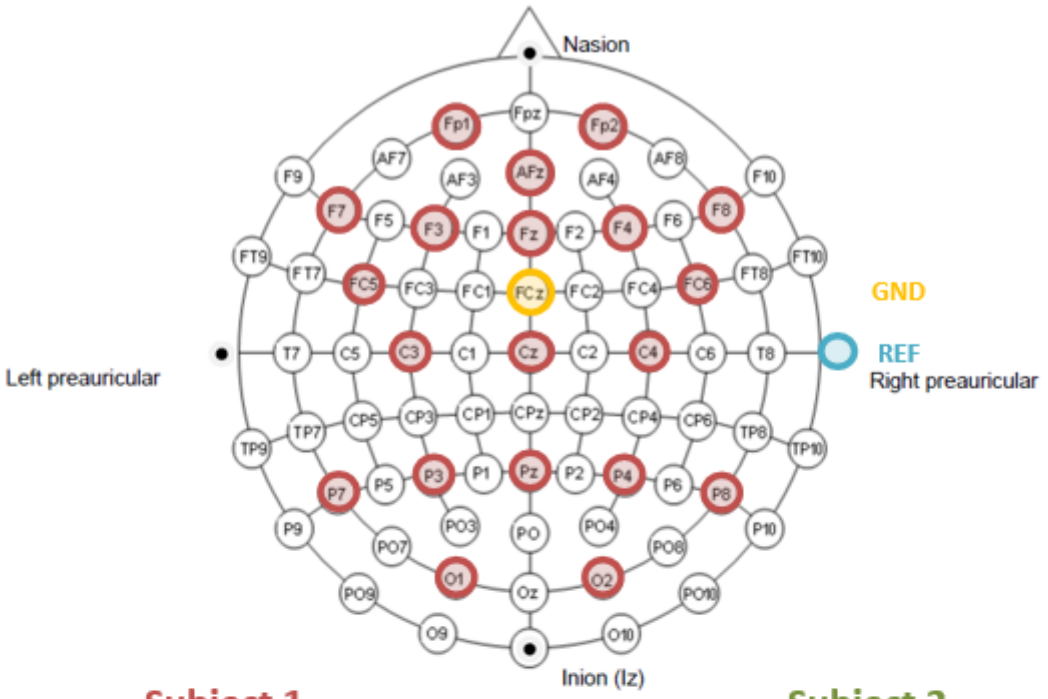


FIGURE 6.5 Montage gUSBAmp pour chaque sujet, vue détaillée des branchements face avant.
Détails des filtres hardware:
Respiration: calib (-10 / +10) mV ; hard-filter (notch 50Hz)
Pulse: calib (-5 / +5) mV ; hard-filter (notch 50Hz)
GSR: calib (-10 / +10) mV ; hard-filter (notch 50Hz + bandpass 0.01->100Hz)

6.3.4 Détail du système EEG

Les électrodes sélectionnées correspondent à un système 10-20 modifié pour couvrir plus finement les lobes frontaux. Le nombre d'électrodes a été fixé suivant des impératifs matériels, ce qui nous a donné un nombre maximal de 20 électrodes (ground et référence non compris)



Subject 1

Channel	Electrode
1	FP1
2	FP2
3	AFZ
4	F7
5	F3
6	FZ
7	F4
8	F8
9	FC5
10	C3
11	CZ
12	C4
13	FC6
14	P7
15	P3
16	PZ

Amp 1

Channel	Electrode
17	P4
18	P8
19	01
20	02
21	Resp
22	Pulse
23	GSR

Amp 2

Subject 2

Channel	Electrode
24	FP1
25	FP2
26	AFZ
27	F7
28	F3
29	FZ
30	F4
31	F8
32	FC5
33	C3
34	CZ
35	C4
36	FC6
37	P7
38	P3
39	PZ

Amp 3

Channel	Electrode
40	P4
41	P8
42	01
43	02
44	Resp
45	Pulse
46	GSR

Amp 4

6.3.5 Description du logiciel de passation

Le programme de passation de l'expérience est écrit en Delphi. Il s'agit à la fois un environnement de développement intégré (IDE) et un langage de programmation orienté objet issu du langage Pascal.

Le logiciel développé gère l'affichage des informations et des instructions sur les écrans de l'expérimentateur et des sujets, l'enregistrement des réponses aux questionnaires, la séquence complète des actions dans l'expérience, ainsi que les entrées utilisateurs. Pour plus de flexibilité, l'ensemble des instructions est écrit dans des fichiers de type .rtf (rich text format). Le contenu des questionnaires est entré directement dans l'IDE en « design mode », ie. à travers une interface graphique qui ne nécessite pas d'écrire du code.

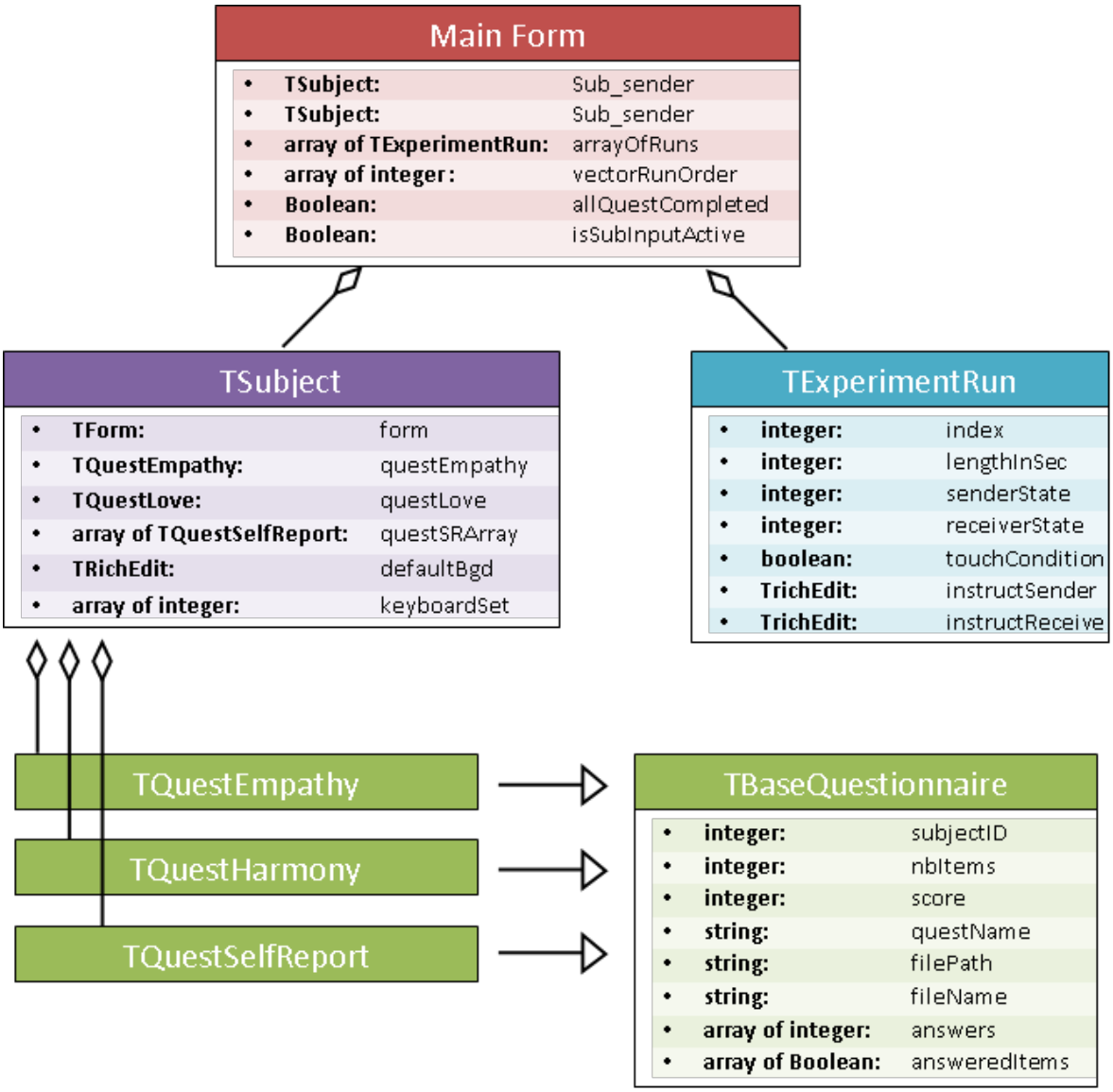
Voici le déroulement des actions à réaliser pour chaque expérience :

0) <u>Chargement des données de l'expérience :</u>
   - Création de la séquence de runs
   - Chargement des instructions associées (fichier *Dual_Touch_ Instructions.rtf)*.
   - Chargement des questionnaires (fichier *Dual_Touch_ Questionnaire_Empathy.rtf)*..
   - Initialisation/positionnement des écrans des sujets.
   - Enregistrement du numéro des sujets par l'expérimentateur.
   - Feedback expérimentateur sur le bon déroulement du chargement.

1) <u>Questionnaires d'empathie + état du couple</u>
   - Affichage des questionnaires aux deux sujets.
   - Gestion du remplissage et de la sauvegarde en ligne des réponses dans un fichier .rtf pour chaque sujet.
   - Calcul du score d'empathie.
   - Feedback expérimentateur sur l'état de remplissage des questionnaires (pas le contenu).

2) <u>Expérience :</u>
   - Assignation des rôles de Sender et de Receiver sur la base du score d'empathie.
   - Tirage aléatoire de l'ordre des runs et sauvegarde dans un fichier .rtf.
   - Pour chaque run :
     - Timer
     - Affichage des instructions propres à chaque sujet
     - Questionnaire de report subjectif

6.3.6 Diagramme de classes simplifié du logiciel de passation



6.3.7 Caractéristiques des triggers et modalité d'émission

Run	Touch	Sender state	Receiver state	TRIGGER
1	No	Control	Control	8 (01000)
2	No	+	+	9 (01001)
3	No	+	-	10 (01010)
4	No	-	+	11 (01011)
5	No	-	-	12 (01100)
6	Yes	Control	Control	16 (11000)
7	Yes	+	+	17 (11001)
8	Yes	+	-	18 (11010)
9	Yes	-	+	19 (11011)
10	Yes	-	-	20 (11100)
SELF REPORT	NA	NA	NA	7 (00111)

Entre chaque événement, pour des raisons matérielles la valeur du trigger est remise à zéro un très bref instant (en réalité on envoie '0' puis directement la valeur du trigger suivant).

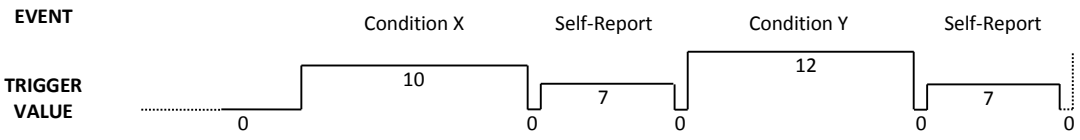


FIGURE 6.7 Exemple d'une réalisation du signal de trigger

6.3.8 Fichiers d'instructions sujets

INSTRUCTION_AllSub_Welcome.rtf
Bienvenue dans la salle d'expérimentation du département image et signal au Gipsa-lab!
L'expérience à laquelle vous avez accepté de participer va maintenant commencer.
Pendant toute la durée de l'expérience, ***il est indispensable de ne pas parler avec votre partenaire****.*
En cas d'échange verbal, votre session devra être annulée...
Assurez-vous d'être bien installé(e) sur votre siège et détendu(e).
Si possible évitez de cligner trop souvent des yeux et de crisper votre cou ou votre mâchoire.

INSTRUCTION_AllSub_Wait.rtf
Veuillez patienter quelques secondes (vous pouvez relâcher vos efforts).

INSTRUCTION_AllSub_PauseHalf.rtf
Nous en sommes à la moitié de l'expérience!

INSTRUCTION_AllSub_End.rtf
L'expérience est terminée. Merci pour votre participation!

INSTRUCTION_Sender_NoTouch_Control.rtf
Votre partenaire est en train de se remémorer son petit déjeuner ou le trajet entre chez lui et le supermarché.
Veuillez ne pas faire d'effort particulier pour vous représenter son état mental. Veuillez également ne pas le toucher.

INSTRUCTION_Sender_No_Touch_Positive.rtf
Remémorez-vous l'épisode de forte ***émotion positive****. Essayez de vous replonger aussi loin que possible dans l'état affectif que vous avez ressenti à ce moment.*

INSTRUCTION_Sender_No_Touch_Negative.rtf
Remémorez-vous l'épisode de forte ***émotion négative****. Essayez de vous replonger aussi loin que possible dans l'état affectif que vous avez ressenti à ce moment.*

INSTRUCTION_Sender_Touch_Control.rtf
Remémorez-vous le trajet entre chez vous et le supermarché.
Pendant ce temps, votre partenaire va vous prendre la main.
Veuillez vous concentrer sur votre tâche.
Si vous le désirez, vous pouvez également bouger votre main.

INSTRUCTION_Sender_Touch_Positive.rtf
Remémorez-vous l'épisode de forte ***émotion positive****.*
Essayez de vous replonger aussi loin que possible dans l'état affectif que vous avez ressenti à ce moment.
Pendant ce temps, votre partenaire va vous prendre la main.
Veuillez vous concentrer sur votre tâche.
Si vous le désirez, vous pouvez également bouger votre main.

INSTRUCTION_Sender_Touch_Negative.rtf
Remémorez-vous l'épisode de forte ***émotion négative****.*
Essayez de vous replonger aussi loin que possible dans l'état affectif que vous avez ressenti à ce moment.
Pendant ce temps, votre partenaire va vous prendre la main.
Veuillez vous concentrer sur votre tâche.
Si vous le désirez, vous pouvez également bouger votre main.

INSTRUCTION_Receiver_No_Touch_Control.rtf
Votre partenaire est en train de se remémorer le trajet entre chez lui et le supermarché. Veuillez ne pas faire d'effort particulier pour vous représenter son état mental. Veuillez également ne pas le toucher.

INSTRUCTION_Receiver_No_Touch_Positive.rtf
Votre partenaire est en train de se remémorer l'épisode de forte ***émotion positive****.. Veuillez ne pas le toucher.* ***Essayez d'être le plus empathique possible en vous concentrant sur ce que votre partenaire ressent plutôt que sur l'épisode auquel il pense.***

INSTRUCTION_Receiver_No_Touch_Negative.rtf
Votre partenaire est en train de se remémorer l'épisode de forte ***émotion négative****.. Veuillez ne pas le toucher.* ***Essayez d'être le plus empathique possible en vous concentrant sur ce que votre partenaire ressent plutôt que sur l'épisode auquel il pense.***

INSTRUCTION_Receiver_Touch_Control.rtf
Votre partenaire est en train de se remémorer le trajet entre chez lui et le supermarché. Touchez-lui la main ou l'avant bras de façon neutre, en tachant de ne pas faire d'effort particulier pour vous représenter son état mental.

INSTRUCTION_Receiver_Touch_Positive.rtf
Votre partenaire est en train de se remémorer l'épisode de forte ***émotion positive****. Prenez-lui la main en essayant d'être* ***le plus empathique possible.***
Si vous le désirez, vous pouvez bouger votre main.
Concentrez-vous sur ce que votre partenaire ressent plutôt que sur l'épisode auquel il pense.

INSTRUCTION_Receiver_Touch_Negative.rtf
Votre partenaire est en train de se remémorer l'épisode de forte ***émotion négative****.*
Prenez-lui la main en essayant d'être ***le plus empathique possible.***
Si vous le désirez, vous pouvez bouger votre main.
Concentrez-vous sur ce que votre partenaire ressent plutôt que sur l'épisode auquel il pense.

6.3.9 Checklist préparation de la salle

❖ Jour(s) précédant la passation

- ☐ Recrutement (envoi descriptif de l'expérience + lien doodle)
- ☐ *Pour chaque sujet*, envoi mail comprenant lien web vers questionnaire d'aversion au toucher + rappel date et heure de passation + plan de la salle d'expé.

❖ Le jour même (avant début de la passation)

- ☐ S'assurer d'avoir des serviettes propres + shampoing
- ☐ Préparer gel électrodes + alcool + coton
- ☐ Vérifier piles pré-amplis
- ☐ Placer panneau « expérience en cours » sur la porte de la salle d'expérience
- ☐ Préparer formulaires de consentement + stylos (+ questionnaire d'aversion au toucher au cas où il n'a pas été rempli sur internet au préalable)
- ☐ Préparer chèques Kadeos + clés USB
- ☐ Allumer ordinateurs acquisition + experiment

6.3.10 Checklist installation sujets

❖ De l'accueil des sujets au début de l'expérience

- ☐ Faire remplir le formulaire de consentement
- ☐ Faire enlever chewing-gum et portables, et vérifier besoin d'aller aux toilettes.
- ☐ Allumer les 4 amplis et lancer la config « dual-empathy » sous g.Recorder
- ☐ Faire s'installer dans les fauteuils, pour cela tester en position où les sujets se prennent la main pour avoir un placement confortable et optimal.
- ☐ (à deux) Placer les bonnets EEG avec le gel conducteur
- ☐ (à deux) Vérifier les signaux EEG en sensibilisant les sujets à l'aide du retour d'acquisition sur leurs écrans (blinks, contraction mâchoire, mouvements yeux)
- ☐ (à deux) Accompagner les sujets dans la mise en place des capteurs physiologiques
- ☐ (à deux) Vérifier les capteurs physio (grandes respirations)
- ☐ Donner aux sujets leur consigne, et vérifier après lecture qu'elle soit correctement comprise.
- ☐ Switcher les sorties écrans sujets de l'ordi acquisition vers l'ordi passation. Faire attention à toujours respecter le même ordre pour les écrans !
- ☐ *Après au moins 5 minutes*, vérifier que tout va bien au niveau des sujets (position et capteurs confortables, en accord sur rappel autobiographique, recommandations bruit EEG et pas d'échange verbal).
- ☐ LANCER L'ENREGISTREMENT

6.3.11 Consignes

Il vous est demandé de **choisir ensemble deux instants précis** où vous avez ressenti **une émotion positive intense** (joie, bonheur, enthousiasme, bien-être etc.). Il s'agira de préférence de moments vécus en commun. Dans le cas contraire, prenez note de vos moments ainsi que de ceux choisis par votre partenaire.

A l'inverse, veuillez également **choisir ensemble deux instants précis** où vous avez ressenti **une émotion négative intense** (colère, frustration, peur, inquiétude, etc.). Il s'agira de préférence de moments vécus en commun. Dans le cas contraire, prenez note de vos moments ainsi que de ceux choisis par votre partenaire.

Faites bien attention à être d'accord sur les souvenirs choisis par chacun (vous pouvez vérifier avec quelques détails par exemple). Veuillez noter les deux paires de souvenirs positifs/négatifs dans le tableau ci-dessous.

Par la suite il vous sera demandé, entre autres, de vous remémorer ces instants.

Dans la **1ère moitié** de l'expérience, veuillez vous rappeler de la **1ère paire** de souvenirs positifs/négatifs. Dans la **2e moitié** de l'expérience, veuillez vous rappeler de la **2e paire** de souvenirs positifs/négatifs **(un écran d'information vous indiquera lorsque vous en êtes à la moitié de l'expérience).**

Instants choisis	1ère moitié de l'expérience	2e moitié de l'expérience
Positifs		
Négatifs		

6.3.12 Fiche d'inclusion volontaire

(Champ réservé à l'investigateur) **numéro du sujet :**

Critères d'inclusion :

Age compris entre 18 et 55 ans	oui ☐ non ☐
En couple depuis au moins 6 mois	oui ☐ non ☐
Consentement éclairé signé	oui ☐ non ☐

(inclus si trois réponses oui)

Critères d'exclusion (contre indication à l'EEG / mesures physiologiques)

Pathologies neurologiques ou neuropsychiatrique passées ou actuelles (épilepsie, migraine forte, etc.)	oui ☐ non ☐
Historique de trauma crânien avec perte de conscience.	oui ☐ non ☐
Diabète, pathologie cardiaque, immunodéficience.	oui ☐ non ☐
Traitement médicamenteux susceptible de moduler l'activité cérébrale ou du système cardio-vasculaire.	oui ☐ non ☐
Historique d'abus ou ingestion récente d'alcool, de drogues dures ou de produits dopants.	oui ☐ non ☐

Critères d'exclusion spécifiques à cette étude

Trouble sensoriel ou moteur important.	oui ☐ non ☐
Femme enceinte, femme qui allaite ou en dessous de 6 mois post-partum.	oui ☐ non ☐

(exclu si une réponses oui)

6.3.13 Fiche bilan passation

Couple	Horaire	N° du sujet	Nom du sujet	Age	Latéralité	Score empathie

	Sujet n°	Sujet n°
Choix souvenirs communs ?		
Mains bougées ?		
Choix yeux ouverts/fermés ?		
Choix bien tenu ?		
Endormissement ?		
Naïf sur paradigme ?		
Qualité signal EEG		
Couple ensemble depuis ?		
Choix rémunération		

Problèmes particuliers durant la passation :

Retours sujets :

6.4 Questionnaires

6.4.1 Questionnaire d'empathie

Ce questionnaire est apporté dans (Favre et al., 2009). Au cours de l'expérience il est affiché, et les réponses enregistrées, à travers notre logiciel de passation.

Utilisez l'échelle suivante pour indiquer votre degré d'accord ou de désaccord avec les situations décrites ci-dessous. Le nombre sélectionné doit correspondre à la position que vous prendriez dans la situation décrite (non à celle que vous souhaiteriez adopter). Veuillez à répondre à chacune des 36 situations.

+2: très fortement en accord
+1: assez d'accord
0: aucune opinion
-1: désaccord moyen
-2: très fortement en désaccord

N°	Question	Réponse				
		+2	+1	0	-1	-2
1	Quand je vois une personne que je ne connais pas, seule, alors qu'il y a près d'elle un groupe qui s'amuse, j'essaye de sentir si cela lui convient ou non d'être seule.	☐	☐	☐	☐	☐
2	C'est agréable pour moi de voir quelqu'un qui rit parce que je me dis qu'il est heureux.	☐	☐	☐	☐	☐
3	Les démonstrations d'affection en public le plus souvent ça m'agace.	☐	☐	☐	☐	☐
4	Je serais totalement incapable d'annoncer des mauvaises nouvelles à quelqu'un car j'aurais trop de peine.	☐	☐	☐	☐	☐
5	Lorsque je vois quelqu'un pleurer ça me fait perdre tous mes moyens.	☐	☐	☐	☐	☐
6	Les démonstrations d'affection en public me donnent envie de vivre beaucoup de moments comme cela.	☐	☐	☐	☐	☐
7	Voir des gens qui pleurent de joie me donne envie de pleurer avec eux.	☐	☐	☐	☐	☐
8	Quand je lis un roman, il m'est difficile d'éprouver profondément les sentiments d'un personnage.	☐	☐	☐	☐	☐
9	Quand un ami à des problèmes graves, je l'écoute si ça lui fait du bien d'en parler.	☐	☐	☐	☐	☐
10	Quand je vois une personne que je ne connais pas, seule, alors qu'il y a près d'elle un groupe qui s'amuse, je préfère l'ignorer et je regarde plutôt le groupe.	☐	☐	☐	☐	☐
11	Lorsque je vois quelqu'un pleurer ça me provoque un petit rire nerveux.	☐	☐	☐	☐	☐
12	Si les autres autour de moi s'agitent comme des fous, je ne peux pas m'empêcher d'être moi aussi très excité.	☐	☐	☐	☐	☐

13	Quand quelqu'un rit très fort, j'éclate facilement de rire avec lui.	☐	☐	☐	☐	☐
14	Il me serait pénible d'annoncer des mauvaises nouvelles à quelqu'un.	☐	☐	☐	☐	☐
15	Il m'est difficile de comprendre comment certaines choses peuvent affecter les gens jusqu'à les rendre déprimés.	☐	☐	☐	☐	☐
16	J'apprécie les démonstrations d'affection en public car j'aime bien les gens qui expriment leurs sentiments.	☐	☐	☐	☐	☐
17	Lorsque je vois quelqu'un pleurer, j'attends près de lui qu'il se calme.	☐	☐	☐	☐	☐
18	Je suis facilement submergé(e) d'émotions lorsqu'un ami à des problèmes graves.	☐	☐	☐	☐	☐
19	Lorsque je lis un roman, j'arrive bien à imaginer les sentiments qu'un personnage peut ressentir.	☐	☐	☐	☐	☐
20	Quand une personne que j'aime est malheureuse, je ne peux pas le supporter, ça me rend trop malheureux.	☐	☐	☐	☐	☐
21	Quand je vois des personnes en détresse qui n'ont pas d'aide, je suis ému(e) et j'aimerais pouvoir les aider.	☐	☐	☐	☐	☐
22	Les gens qui pleurent de joie, je les trouve ridicules.	☐	☐	☐	☐	☐
23	Je ne peux pas m'empêcher de donner de l'argent aux personnes en détresse qui n'ont pas d'aide.	☐	☐	☐	☐	☐
24	Je me sens tout(e) triste lorsque je vois une personne que je ne connais pas, seule, alors qu'il y a près d'elle un groupe qui s'amuse.	☐	☐	☐	☐	☐
25	Si les autres autour de moi font les fous, je suis mal à l'aise, j'essaye de les calmer.	☐	☐	☐	☐	☐
26	Quand je vois des personnes en détresse qui n'ont pas d'aide, je me dis qu'ils n'ont qu'à se prendre en main, il y a toujours une solution.	☐	☐	☐	☐	☐
27	Je suis capable de garder mon calme lorsque ceux qui sont autour de moi sont très agités.	☐	☐	☐	☐	☐
28	Quand une personne que j'aime est malheureuse ça me fait de la peine pour elle.	☐	☐	☐	☐	☐
29	Quand un ami a des problèmes graves, je l'évite pendant quelque temps.	☐	☐	☐	☐	☐
30	Annoncer des mauvaises nouvelles à quelqu'un ça ne me pose aucun problème.	☐	☐	☐	☐	☐
31	Quand quelqu'un rit ça n'a aucun effet sur moi.	☐	☐	☐	☐	☐
32	Si les autres autour de moi sont déprimés, je ne peux pas me sentir bien et moi aussi je déprime.	☐	☐	☐	☐	☐
33	Quand une personne que j'aime est malheureuse, je suis irrité(e) et je cherche la cause de son malheur.	☐	☐	☐	☐	☐
34	Je trouve émouvants les gens qui pleurent de joie.	☐	☐	☐	☐	☐
35	Quand je lis un roman, je ressens très fort les sentiments des personnages, je pleure quand ils pleurent, je ris quand ils rient.	☐	☐	☐	☐	☐
36	Si les autres autour de moi sont déprimés, leur souffrance me touche, mais ça ne me rend pas déprimé(e).	☐	☐	☐	☐	☐

6.4.2 Questionnaire d'empathie, analyse des résultats

Le répondant indique sur une échelle allant de (− 2) à (+ 2), cela transposé ensuite de un à cinq, son accord pour chacun des 36 items.

Méthode de calcul : somme des 12 réponses par dimension transposées au préalable entre 0 et 1 (0, 0.25, 0.5, 0.75, 1)

Chaque dimension est pondérée suivant : (empathie = 2, contagion = 1, coupure = -1)

Items pour chaque dimension :

- **Empathie** : items 1, 6, 9, 14, 16, 17, 19, 21, 27, 28, 34, 36
- **Contagion émotionnelle** : items 2, 4, 5, 7, 12, 13, 18, 20, 23, 24, 32, 35.
- **Coupure par rapport aux émotions** : items 3, 8, 10, 11, 15, 22, 25, 26, 29, 30, 31, 33.

A titre indicatif, moyennes et écart-type sur un échantillon de 94 personnes (Favre et al., 2009):

- **Contagion** : moyenne=2,8 écart-type=1,7
- **Empathie** : moyenne=7,3 écart-type=2,2
- **Coupure** : moyenne=1,9 ; écart-type=1,6

Corrélations entre les échelles du CEC et le BEES.

Études et échelles du BEES	Échelles du CEC		
	Contagion	Empathie	Coupure
Étude 1 Primaire Montpellier ($n = 64$)			
BEES positif	0,20	0,21	$-0,37^{**}$
BEES négatif	0,13	−0,23	0,10
BEES total	0,07	$0,32^{**}$	$-0,36^{**}$
Étude 2 Secondaire Suisse ($n = 204$)			
BEES positif	$0,34^{**}$	0,06	$-0,42^{**}$
BEES négatif	−0,05	$-0,25^{**}$	$0,35^{**}$
BEES total	$0,24^{**}$	$0,19^{**}$	$-0,49^{**}$
Étude 3 Secondaire Canada ($n = 218$)			
BEES positif	$0,35^{**}$	$0,24^{**}$	$-0,62^{**}$
BEES négatif	$-0,32^{**}$	$-0,21^{**}$	$0,56^{**}$
BEES total	$0,37^{**}$	$0,25^{**}$	$-0,65^{**}$

BEES : Balanced Emotional Empathy Scale ; CEC : Coupure-Empathie-Contagion ; signification statistique : $^{*}p < 0,05$; $^{**}p < 0,01$.

6.4.3 Questionnaire d'auto-évaluation (self-report)

Ce questionnaire est présenté à la fin de chaque run, soit 10 fois au cours de l'expérience.

Intitulé:

Veuillez utiliser l'échelle ci-dessous pour indiquer :

Questions :

1 *L'intensité des émotions que vous avez ressenties au cours de cette dernière période.*

2 *A quel point vous vous êtes senti « en phase » avec votre partenaire au cours de cette dernière période.*

Réponse :

(échelle de 1 à 10)

6.5 Mesures physiologiques

6.5.1 Pulse Rate Variability (PRV): définition

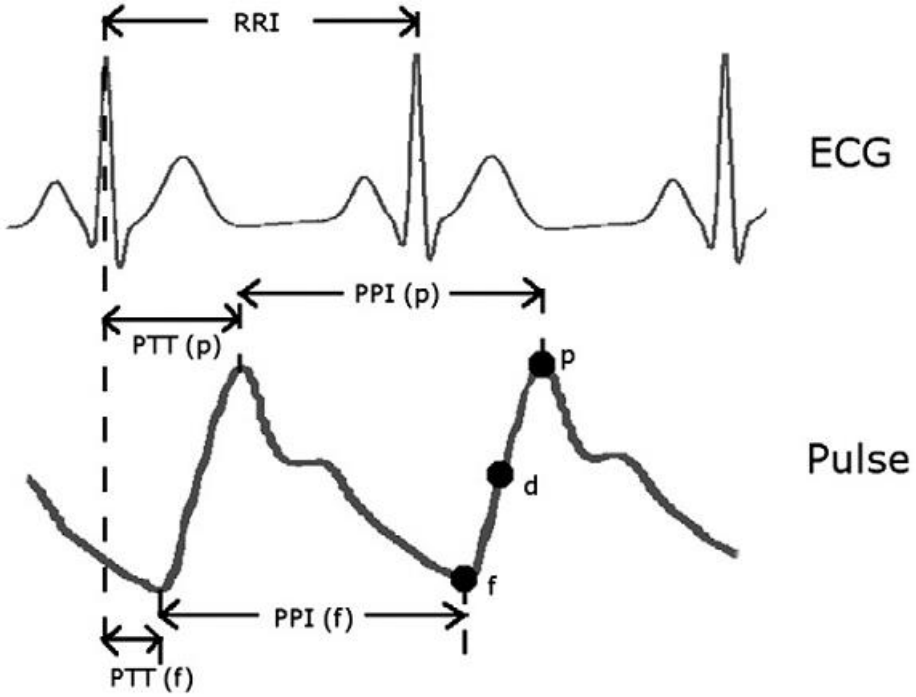


FIGURE 6.13 Exemple de signal électrocardiogramme et de signal de pouls.
Adapté de Schäfer and Vagedes (2013).

- HRV = Heart Rate Variability -> determiné à partir de l'ECG. On prend les "RR intervals" car bien disctinctes. Comme seuls les battements non arythmiques sont considérés, on emploie souvent un terme équivalent de "NN intervals" (normal to normal). De façon général, le HRV est un paramètre corrélé à de nombreuses fonctions, indiquateur de la santé du système cardiovasculaire et autonome, ainsi que de la bonne forme somatique et psychique.
- PPG = photoplethysmographie -> technique développée dans les années 30 permettant de mesurer les changements de volume sanguin. La PPG est peu chère, et contrairement à l'ECG classique, la PPG peut être utilisée en IRM. Cependant elle est sensible aux artefacts de mouvement.
- Signal PPG : décomposable en une partie AC (pulsation artérielle) et DC (activité vasomotrice et thermorégulation). Contrairement au signal ECG qui comporte des pics bien distincts, le signal PPG est lisse ce qui complique l'extraction des PPI. La respiration module la pression sanguine et la pulsation cardiaque, donc elle peut être retrouvée à partir du signal PPG traité de façon adéquate.
- PRV = Pulse Rate Variability -> déterminé à partir de la PPG sur la base des cycles de pouls (et non cardiaques).
- PPI = Pulse to Pulse interval -> intervalle correspondant à la vrai longueur du cycle cardiaque instantané indexé par le RR interval (RRI).
- PTT = Pulse Transit Time -> délai entre les R peaks et le début de la pulse wave, variable selon sa vélocité et la position du capteur.

- Système nerveux sympathique : une des est une des trois parties du système nerveux autonome efférent. Responsable du contrôle d'un grand nombre d'activités inconscientes de l'organisme. Fonction simplifiée : préparer le corps humain à l'action. Il existe une composante vagale de la HRV : la HF-HRV (car haute fréquence).

6.5.2 Pulse Rate Variability (PRV): estimation

- La PRV (Pulse Rate Variability) est un estimateur fiable de la HRV (Heart Rate Variability), mais seulement pour des sujets sain et au repos.
- La PRV repose sur l'estimation des PPI, qui dépend elle-même de la méthode utilisée pour estimer les pulses. Méthodes d'estimation:
  1. déterminer un des fiducial points (marqueurs) du cycle PPG : maximum (pic systolique -> PPIf) ou minimum de la pulse wave (pic diastolique -> PPIp), detection de la pente (maximum de la 1ère dérivée), maximum de la 2e dérivée ou intersection de la tangeante.
  2. Algorithmes plus sophistiqués, souvent basés sur la forme d'onde du signal : pulse frequency demodulation (Hayano et al., 2005), acceleration plethysmography, multi-stage approach, wavelet multi-resolution analysis, PCA, Empirical Mode Decomposition, cross-correlation, etc.
- Une fois la PRV estimée, il est possible d'en dériver un certain nombre d'indices dans les domaines temporels et fréquentiels.

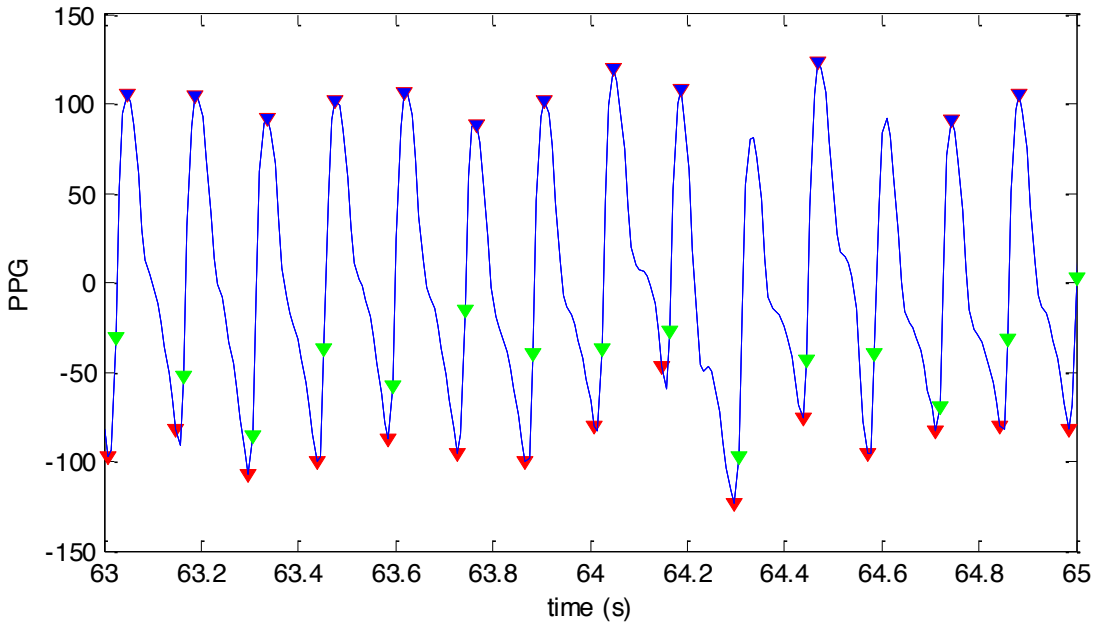


FIGURE 6.14: Détermination des points d'intérêt (« fiducial points ») du signal PPG. Exemple avec la méthode du maximum (triangles bleus), de la dérivée 1ère (triangles verts) et de la dérivé 2e (triangles rouges).

6.5.3 Pulse Rate Variability (PRV) : analyses

Méthode

On estime la PRV par une implémentation « maison » résumée ci-dessous :

1. Décimation du signal PPG de 128Hz à 32Hz.
3. Soustraction de la moyenne et élimination des BF (filtrage passe-haut, fc=2Hz, ordre 100).
4. Estimation des fiducial points avec le max de la dérivée seconde du signal PPG.
5. Calcul de la fonction d'intervalle: différences entre pics estimés.
6. Interpolation type spline pour retrouver le même nombre de points que le signal d'origine.

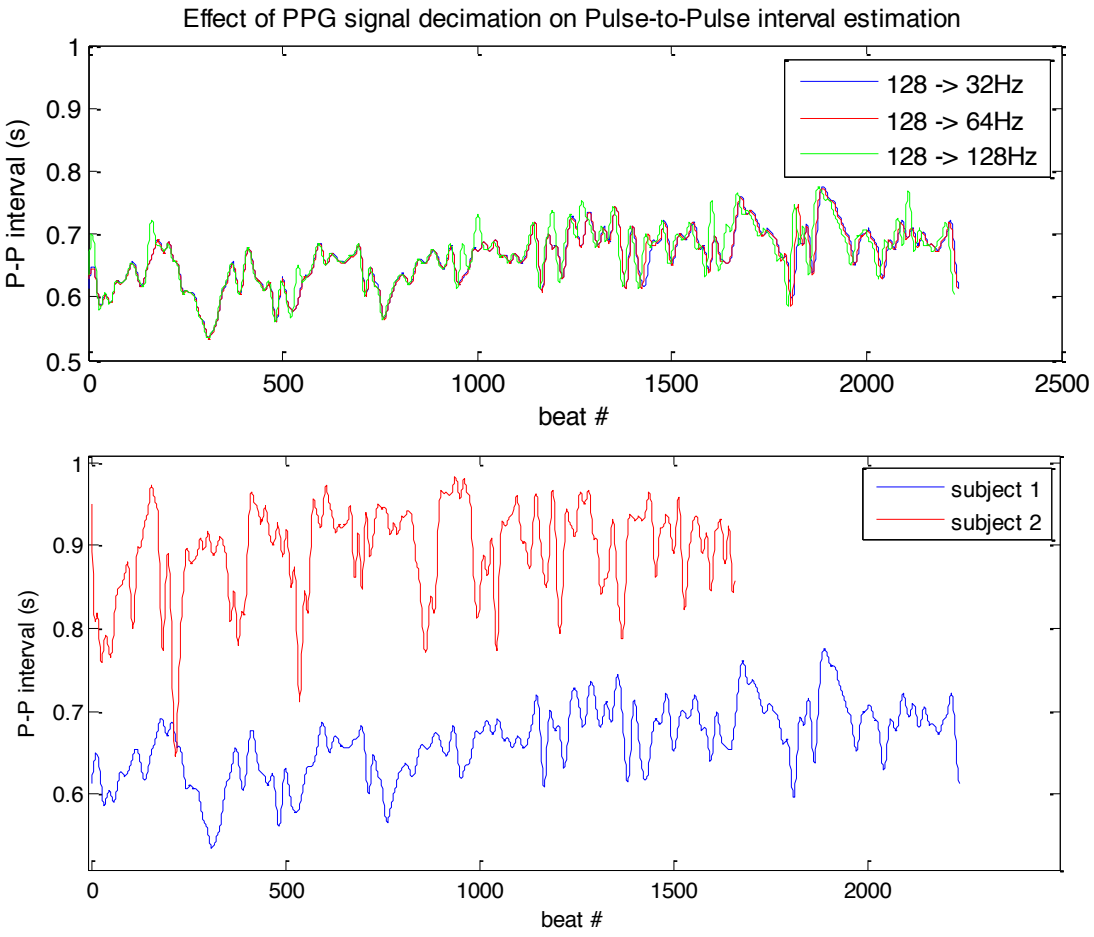


FIGURE 6.15 Exemple pratique du calcul du signal PPG et de la mesure d'intervalle Pulse-Pulse.
Haut : décimer le signal PPG avant de déterminer l'emplacement des points fiduciaux permet un calcul des pics beaucoup plus rapide, sans une perte trop importante d'information : comparer signal vert (pas de décimation) et bleu (décimé 4x).
Bas : exemple de tachogramme (interbeat intervals) pour un couple de sujets enregistrés en même temps. Le signal du sujet 2 est plus court car son rythme cardiaque était plus lent. Cet effet est corrigé ensuite par interpolation des deux signaux pour atteindre même le même nombre de points que le signal d'origine.

6.5.4 Respiration Volume per Time (RVT) : définition et estimation

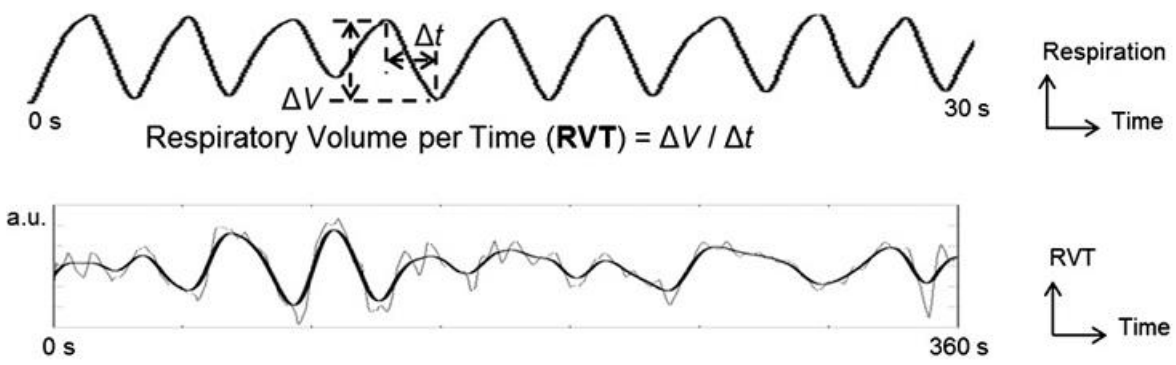


FIGURE 6.16 Illustration du calcul de la RVT
Adapté de Yuan et al. (2013).

RVT = Respiration Volume per Time-> determiné à partir du signal de respiration, obtenu e.g. à partir d'un capteur de pression piezo-électrique. La RVT mesure la quantité d'air inhalé par inspiration. On l'obtient en estimant la différence ΔV entre les maxima et minima de respiration lors des pics d'inspiration et d'expiration respectivement. Cette différence est ensuite divisée par la durée de chaque respiration, i.e. l'intervalle de temps Δt entre les pics d'inspiration et d'expiration. Par définition, la RVT prend donc en considération à la fois l'information temporelle Δt et d'amplitude ΔV.

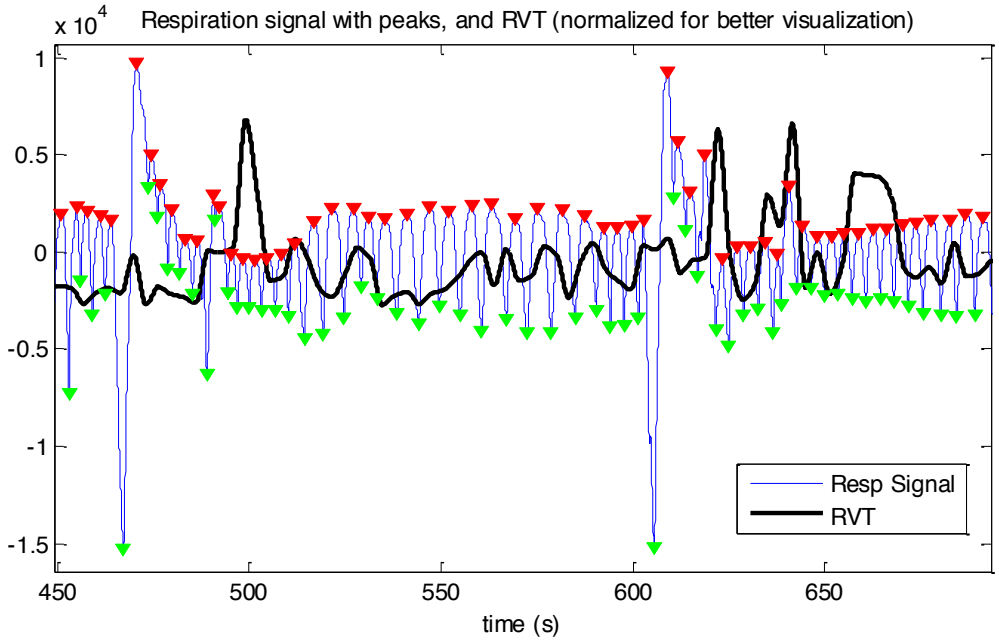


FIGURE 6.17 Illustration de la mesure de Respiration Volume per Time (RVT)
Le signal RVT est estimé à partir des maxima (triangles rouges) et minima (triangles verts) du signal de respiration.

6.6 Résultats préliminaires sur la CCA par fenêtres glissantes

6.6.1 Contexte

L'intention générale dans cette analyse est de retrouver des périodes de synchronie entre les signaux propres à chaque sujet. L'objectif *in fine* étant de retrouver une influence des différentes conditions expérimentales sur cette synchronie.

Par intuition, nous faisons l'hypothèse que s'il y a bien de la synchronie, elle se concentre sur des périodes courtes au niveau temporel. Ainsi une analyse globale des données risque de noyer l'information de couplage, qui risque de ne plus être visible.

C'est pourquoi il est nécessaire d'isoler ces périodes où l'inter-corrélation entre les deux jeux de données est maximale avant de réaliser plus avant l'analyse (par exemple, calcul des matrices de covariance, séparation de source conjointe, etc.).

6.6.2 Approche par CCA sur fenêtres glissantes

Nous évaluons l'intérêt d'une approche particulière qui pourrait nous donner une première vue générale sur ces périodes de plus grande synchronie. Cette approche consiste à effectuer une CCA (Canonical Correlation Analysis) sur des fenêtres glissantes, après avoir au préalable filtré passe-bande le signal EEG. On regarde ensuite la corrélation résultante entre les premières composantes obtenues sur chaque fenêtre. Pour être cohérent avec notre hypothèse concernant des périodes de synchronie courtes, nous nous attendons à ce que cette corrélation soit significativement importante sur certaines périodes particulières et non sur l'ensemble du signal. De plus, il serait souhaitable que seules quelques composantes affichent une importante corrélation, ce qui indiquerait une direction de corrélation privilégiée sur une période donnée.

Cette approche est résumée ci-dessous :

1. Réjection manuelle des artefacts sur les données EEG.
2. Filtrage passe-bande sélectif (eg. largeur de bande : 4Hz)
3. CCA sur des fenêtres glissantes (taille comprise entre 2 et 10 secondes)
4. Visualisation des corrélations canoniques entre premières composantes au fil du temps et de la répartition entre composantes.

6.6.3 Résultats préliminaires et simulations

Après avoir appliqué cette analyse aux données hyperscanning-EEG, les premiers résultats peu encourageants (voir Figure 6.18 et FIGURE 6.19) semblent indiquer que la CCA est fortement influencée par les paramètres suivants :

- Quantité de données, ie. taille des fenêtres.
- Bande passante lors du filtrage.
- Nombre de variables au sein de chaque jeu de donnée.

On se propose donc de faire une série de simulations pour évaluer leur influence respective. Nous générons indépendamment deux jeux de données artificiels, blancs spectralement et de répartition d'amplitude gaussienne. Les étapes d'analyse suivantes sont identiques à celles sur données réelles.

Le nombre d'échantillons généré est de 100.000 pour chaque signal. On choisit arbitrairement une fréquence d'échantillonnage Fs=128Hz, et une fréquence centrale du filtre F0=32Hz (soit à Fs/4). A chaque fois, on ne fera varier que le paramètre considéré. La valeur initiale de chaque variable est fixée sur les paramètres utilisés dans l'analyse sur données réelles, soit :

- Taille fenêtre : 512 échantillons
- Bande-passante : 4Hz
- Signaux par jeu de donnée : 20

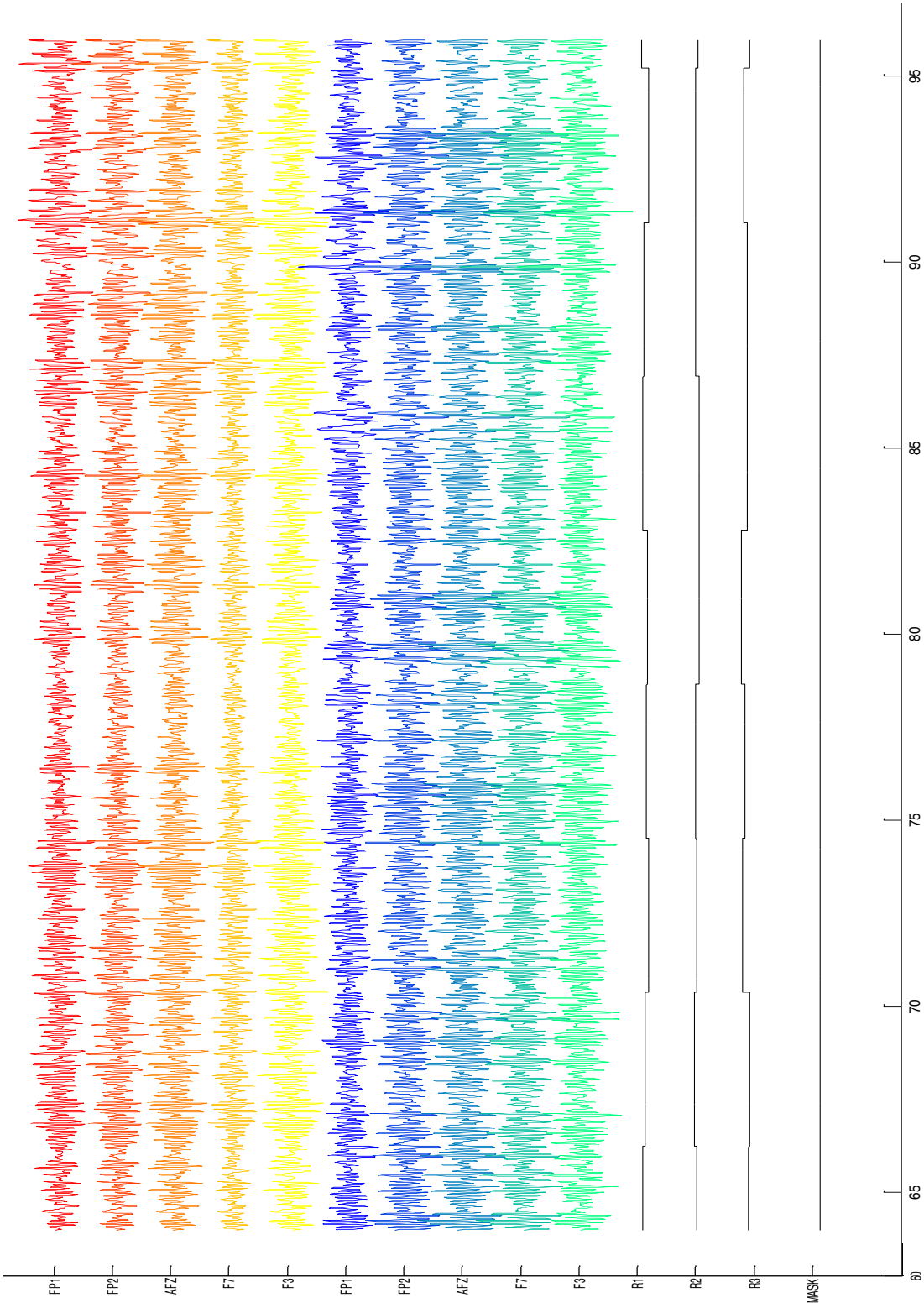


Figure 6.18 Evolution au fil du temps des corrélations canoniques entre les 3 premières composantes (R1, R2, R3) sur une condition (couple 9) Bien que l'échelle ne soit pas indiquée ici, on voit clairement que R1, R2 et R3 **évoluent peu** au sein d'une session (en pratique ici, valeurs comprises entre 0.85 et 1). Paramètres utilisés: taille fenêtre = 4 secondes, bande-passante = 4Hz, F0 = 10Hz, 20 canaux EEG par sujet.

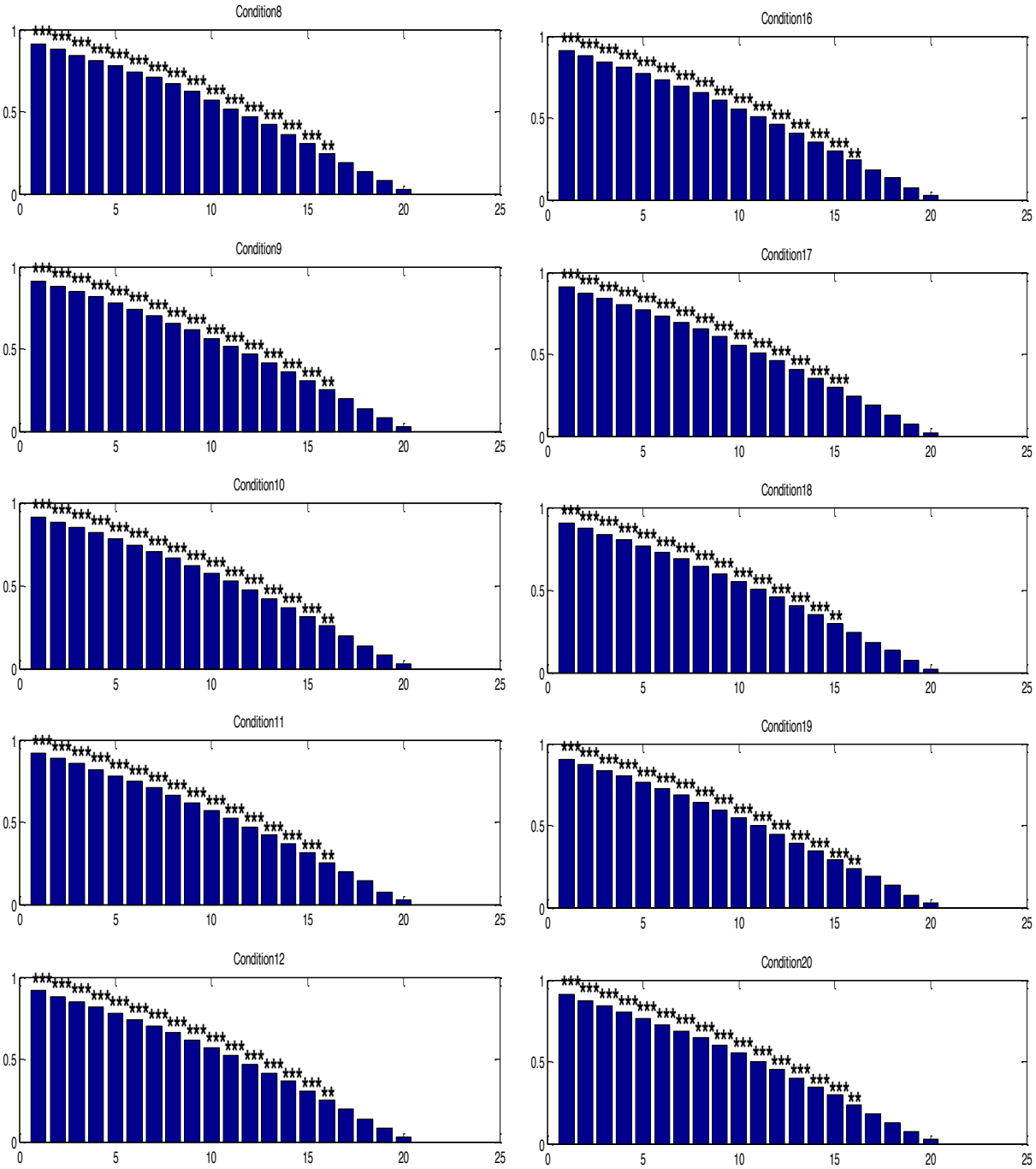


FIGURE 6.19 Données hyperscanning-EEG, corrélations canoniques moyennes sur toutes les fenêtres, pour chaque condition (couple #9).

L'ensemble des composantes montre une corrélation importante, ce qui est contraire au comportement souhaité de n'avoir que les premières corrélations canoniques d'importantes. Trois astérisques indiquent un p-score inférieur à 0.001, deux astérisques indiquent un p-score inférieur à 0.01 et une seule astérisque indique un p-score inférieur à 0.1 (au sens Bartlett's chi squared). Paramètres utilisés ici : identiques à ceux de la figure précédente.

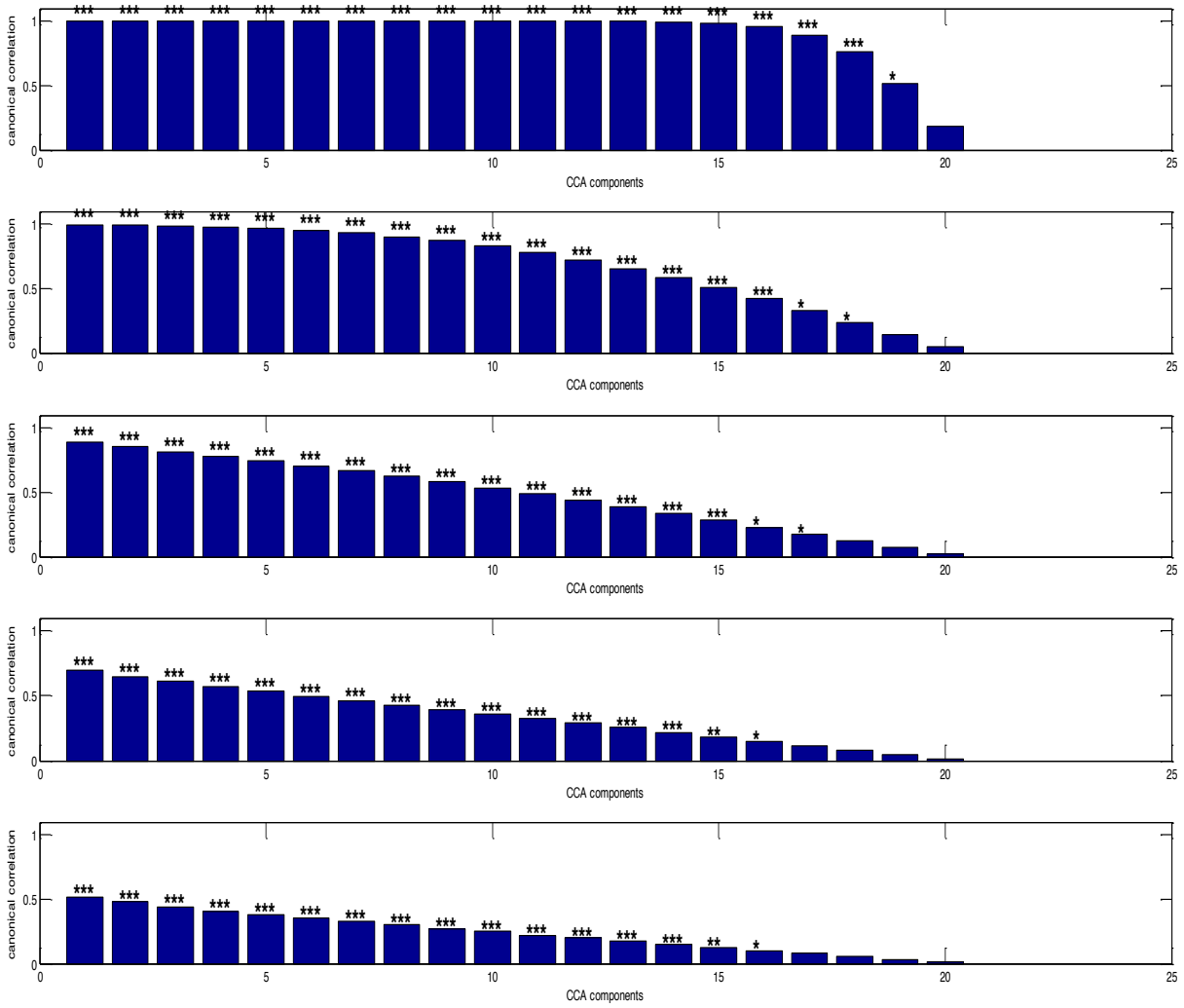


FIGURE 6.20 Données simulées, corrélations canoniques moyennes sur toutes les fenêtres, évolution du nombre d'échantillons par fenêtre.

Paramètres utilisés ici :

- ***Taille de fenêtre, de haut en bas : 128, 256, 512, 1024, 2048 échantillons*** *(soit respectivement* ***1, 2, 4, 8 et 16 secondes*** *à Fs = 128Hz).*
- *Bande-passante : 4Hz*
- *F0 : 32Hz*
- *20 canaux signaux par dataset*

Avec peu de données (FIGURE 6.20, haut) la CCA retrouve une corrélation importante entre les 2 jeux de données indépendants, et ce pour une majorité de composantes. Ces valeurs décroissent lorsque la fenêtre s'agrandit, i.e., quand plus d'information sur le signal est disponible. L'effet général d'une faible taille de fenêtre est de « gonfler » la corrélation entre les premières composantes.

→ La taille de la fenêtre a une influence considérable sur les valeurs de corrélation canonique. Le fait de prendre une fenêtre courte peut suffire à retrouver une corrélation parasite, non présente dans le signal. La démarche initiale de prendre une série de fenêtres glissantes semble donc compromise…

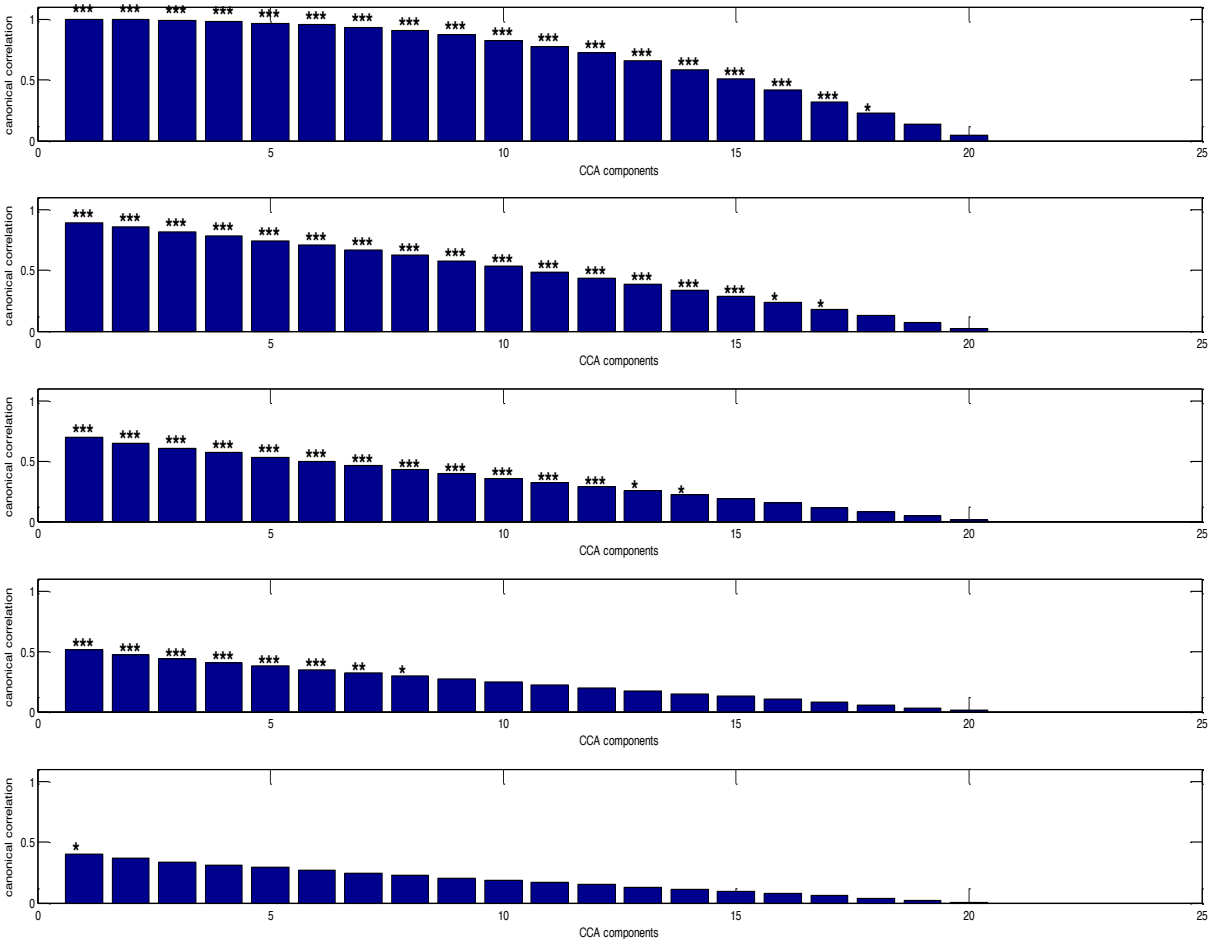


FIGURE 6.21: Données simulées, corrélations canoniques moyennes sur toutes les fenêtres, évolution de la bande passante.

Paramètres utilisés ici :

- *Taille de fenêtre: 512 échantillons*
- ***Bande-passante, de haut en bas : 2, 4, 8, 16, 32 Hz***
- *F0 : 32Hz*
- *20 canaux signaux par dataset*

L'impact de la bande-passante est également important, avec un effet plus linéaire que la taille des fenêtres. Ici l'ensemble des valeurs de corrélation augmente lorsque la bande passante diminue (FIGURE 6.21, haut).

→ La largeur de la bande passante a une influence considérable sur les valeurs de corrélation canonique. Le fait de prendre une faible largeur de bande peut suffire à retrouver une corrélation parasite, non présente dans le signal.

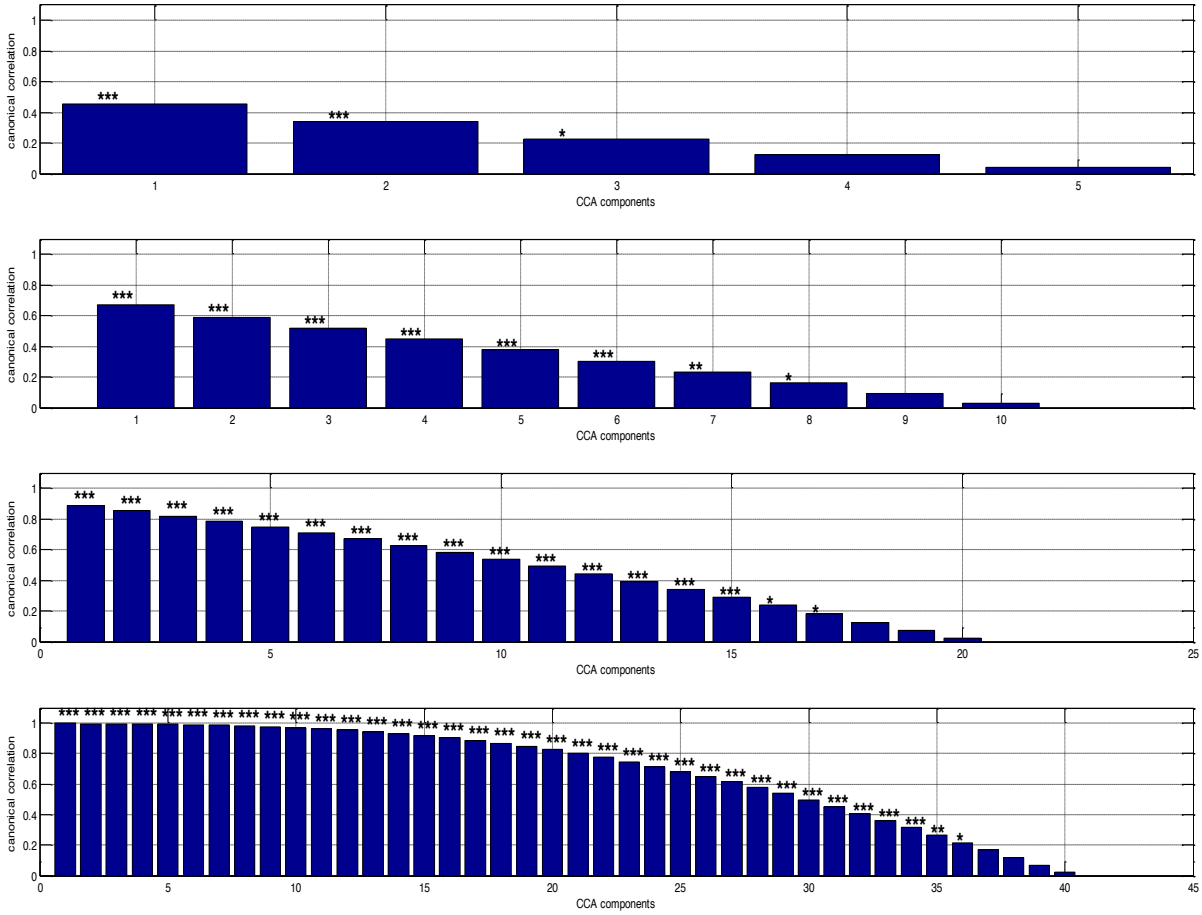


FIGURE 6.22 Données simulées, corrélations canoniques moyennes sur toutes les fenêtres, évolution du nombre de signaux par jeu de donnée.

Paramètres utilisés ici :

- *Taille de fenêtre: 512 échantillons*
- *Bande-passante, de haut en bas: 4 Hz*
- ***De haut en bas : 5, 10, 20 et 40 canaux par jeu de données***

Plus le nombre de variables dans chaque jeu de donnée est important, et plus la chance de retrouver une corrélation entre ces signaux est forte. Ceci est illustré en FIGURE 6.22, où les valeurs pour les même coefficients (par exemple tous les R1, tous les R2, etc.) croissent lorsque le nombre de variables augmente.

→ L'influence du nombre de variables pose les questions de savoir combien et quels canaux EEG considérer dans l'analyse. Ce choix a une influence directe sur les valeurs de corrélation canonique.

6.6.4 Conclusion

La procédure d'analyse décrite ici, à savoir, appliquer une CCA par fenêtres glissante sur un signal filtré passe-bande, **ne permet pas de mettre en évidence des résultats univoques**. En effet des corrélations parasites peuvent être retrouvées très facilement du fait d'une très grande sensibilité aux différents paramètres (taille des fenêtres, bande passante lors du filtrage, nombre de variables au sein de chaque jeu de donnée).

Pour la suite de l'analyse, il semble judicieux de se tourner vers de nouvelles méthodes d'analyse multivariées. Il peut également être envisageable de revenir à des méthodes univariées (cohérence, cross-corrélation, etc.) à condition de ne sélectionner qu'une partie des électrodes afin de diminuer la complexité combinatoire.

6.7 Résultats préliminaires sur une mesure de synchronie de phase temps-fréquence et multivariée

6.7.1 Introduction

Cette section est une étude de performance sur la mesure de dépendance multivariée étendue au cas temps-fréquence. Cette mesure a un intérêt direct comme première étape pour isoler des moments et des fréquences de couplage de phase entre les signaux électroencéphalographiques des sujets en interaction.

Dans un premier temps, nous proposons une extension des mesures de dépendance linéaire/non-linéaire (Pascual-Marqui, 2007) pour l'analyse temps-fréquence en se basant sur la méthode de Welch. On dresse ensuite un état des lieux exhaustif des paramètres influents sur l'estimation de cette mesure de synchronie. On explicite un problème dans leur estimation (déterminants nul) qui apparait quand on dispose de trop peu de données en entrée, ce qui est le cas lorsque l'on cherche à dresser une carte temps-fréquence de la synchronie entre groupes de données multivariées. Régulariser les matrices cross-spectrales peut éventuellement apporter une solution à ce problème d'estimation, nous verrons quand et comment exactement.

<u>Intérêt de la méthode</u>

Lorsqu'elle est appliquée à des séries temporelles univariées, la mesure de dépendance non linéaire de Pascual-Marqui est équivalente à la mesure classique de Phase-Locked Value (PLV). Les avantages de l'extension temps-fréquence décrite ici par rapport aux mesures classiques de PLV sont les suivantes :

- **Prise en compte de la non-stationnarité dans le domaine fréquentiel.**
  Les mesures usuelles font l'hypothèse implicite que le couplage de phase est stationnaire localement en fréquence. Il a été montré qu'il est impossible d'estimer l'amplitude et la phase instantanée d'un signal de façon fiable lorsque sa nature spectrale est de type large bande

(Chavez et al., 2006). La plupart du temps ces deux considérations conduisent à estimer les mesures de synchronie sur des signaux filtrés au sein de bandes spectrales fixes et étroites. Cette procédure peut accroitre artificiellement la corrélation entre des signaux n'étant pas forcément corrélés (faux-positifs). Surtout, en filtrant à travers des bandes fixes on peut masquer des phénomènes de synchronie de phase dont la fréquence de synchronisation varie de façon continue au cours du temps.

- **Mesure multivariée : applicable entre groupes de n>2 signaux**
  Les mesures de synchronie de phase usuelles ne s'appliquent que entre paires de signaux, ce qui peut nécessiter de travailler dans un espace à haute dimensionnalité d= (n^2-n)/2 paires parmi les n signaux initiaux. Pour réaliser l'étape préliminaire d'extraire des périodes de plus fortes synchronie, il est plus intéressant de n'avoir qu'un seul terme qui soit une mesure d'ensemble du couplage de phase global entre les signaux EEG de chaque sujet. Pour un nombre de signaux n restreint mais supérieur à 2, c'est ce que permet notre mesure multivariée.

6.7.2 Présentation de la méthode

Le calcul des mesures de synchronisation de phase entre deux séries multivariées peut s'exprimer sous la forme de ratios de déterminants de la matrice inter-spectrale (4.3).

Extension de la méthode pour l'analyse temps/fréquence de la synchronie de phase

Nous proposons ici une extension de la méthode de Pascual-Marqui (2007) permettant l'analyse temps-fréquence. La méthode de base n'offre qu'une mesure spectrale du couplage de phase, i.e. estime un seul terme de synchronie de phase pour chaque fréquence sur l'ensemble des fenêtres temporelles considérées. Nous incorporons la dimension temporelle à cette mesure en appliquant la méthode de Welch basée sur des fenêtres glissantes (FIGURE 6.23). Nous obtenons ainsi un terme par fréquence et par fenêtre temporelle considérée, ce qui permet d'effectuer une analyse temps-fréquence du couplage de phase. Ce développement ne modifie pas les bornes minimales et maximales de la mesure, toujours comprise entre 0 (pas de synchronie de phase) et 1 (parfaite synchronie de phase).

Un problème d'estimation

Estimer les matrices inter-spectrales revient à estimer les matrices de covariance dans le domaine de Fourier. Cette estimation est connue pour être très imprécise, ce qui rend nécessaire de moyenner les estimations sur de nombreuses fenêtres temporelles. Dans la plupart des cas, on ne prend pas en compte l'information temporelle (moyennage sur la totalité des fenêtres temporelles disponibles) afin de diminuer la variance dans l'estimation et/ou améliorer la définition en fréquence.

Dans notre cas, nous cherchons au contraire à connaitre les variations temporelles de la mesure de dépendance multivariée. C'est pourquoi on ne peut plus moyenner les estimations d'inter-spectres sur l'ensemble des fenêtres temporelles successives. Dans le cas extrême d'une absence totale de moyennage, les matrices cross-spectrales estimées sont souvent mal conditionnées et elles affichent des déterminants très faibles voire nuls. Cet effet est d'autant plus vrai pour des matrices inter-spectrales auxquelles on a enlevé la partie inter (FIGURE 6.24). Il est alors impossible de calculer les mesures de synchronie de phase qui reposent sur des ratios de ces déterminants.

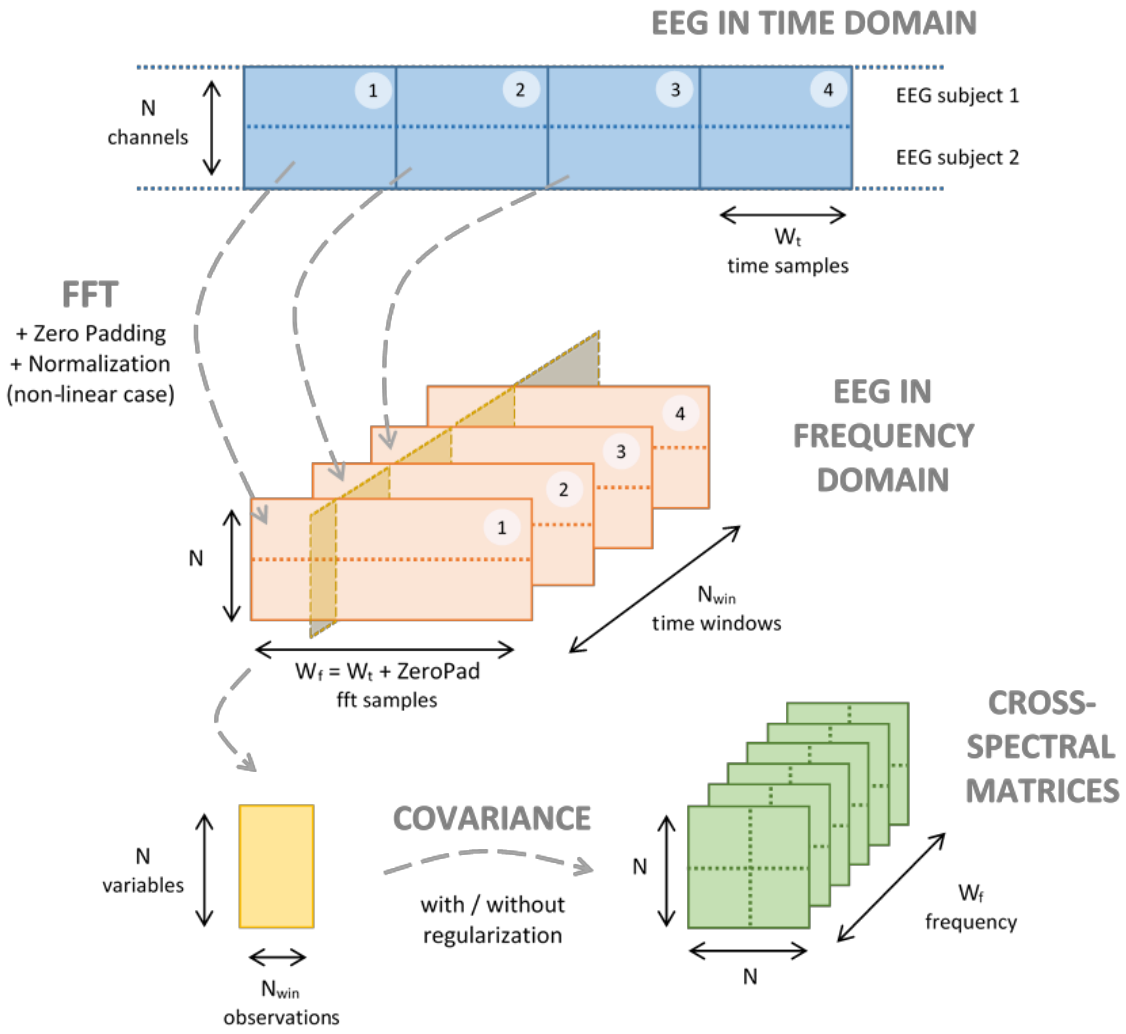


FIGURE 6.23. Vue schématique de l'estimation de matrices cross-spectrales par méthode de Welch.

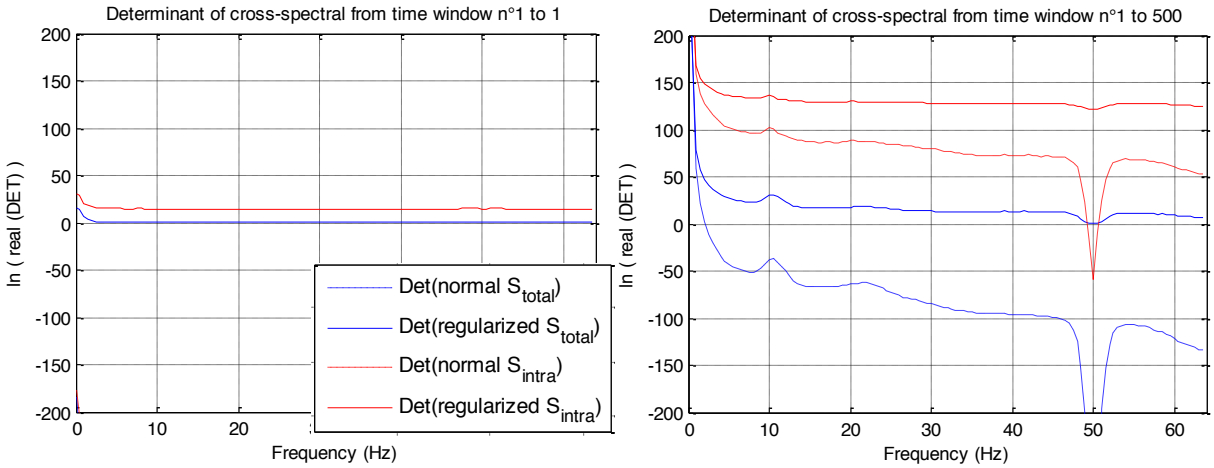


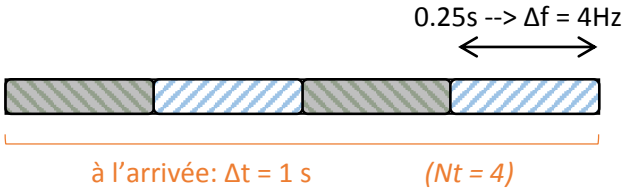
FIGURE 6.24 Déterminants des inter-spectres

Les valeurs de ces déterminants, estimés sur les données hyperscanning-EEG (couple #9) sont données à chaque fréquence pour une seule fenêtre temporelle (gauche) et sur la moyenne de 500 fenêtres temporelles successives (droite). Les déterminants sont soit calculés sur l'inter-spectre total (bleu) soit sur l'inter-spectre total auquel on a enlevé la partie inter-sujets (rouge). Attention à l'échelle logarithmique en ordonnées.

Différentes solutions sont possibles pour pallier à ce problème d'estimation des matrices cross-spectrales :

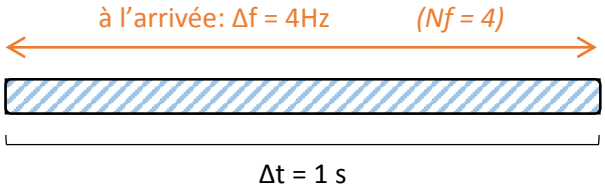
1. Moyenner dans le temps
   On peut améliorer l'estimation en moyennant sur plusieurs (et non toutes) fenêtres temporelles. Le choix du nombre de fenêtres *Nt* sur lequel moyenner se fait sur la base d'un compromis entre précision de l'estimateur et résolution temporelle de la mesure de synchronie de phase.

$$Time\ res\ \ \Delta t = \frac{\text{WINDOW_SIZE}}{N_t\ *\ Fs}$$



2. Moyenner en fréquence
   On peut également améliorer l'estimation en moyennant sur plusieurs bandes de fréquence. Le choix du nombre de fréquences *Nf* sur lequel moyenner se fait sur la base d'un compromis entre précision de l'estimateur et résolution spectrale de la mesure de dépendance.

$$Freq\ res\ \ \Delta f = \frac{N_f\ *\ Fs}{\text{WINDOW_SIZE}}$$



3. Régulariser
   Enfin une dernière solution peut consister à régulariser les matrices cross-spectrales estimées, ce qui a pour effet de « remonter » artificiellement leur déterminant (FIGURE 6.24). Cette régularisation peut consister à simplement sommer les matrices estimées avec la matrice identité. Inconvénient : on ne connait pas l'effet de la régularisation sur les mesures de synchronie de phase, ni la validité mathématique de leur expression après régularisation.
   ➔ (En pratique, cette régularisation ne semble pas donner de bons résultats.)

6.7.3 Etude de performances

Lors du calcul de la synchronie de phase *univariée* plusieurs paramètres doivent être choisis judicieusement :

- **Linéarité**

Spécifie si la DFT est normalisée (cas non-linéaire) ou non (cas linéaire) dans le calcul de la dépendance uni- ou multivariée. Cette normalisation élimine l'information d'amplitude des cross-spectres et permet d'analyser uniquement l'information de phase. Dans le cas linéaire, on parle de Multivariate Phase Coherence (MPC), dans le cas non linéaire on parle de Multivariate Phase Synchrony (MPS).
Le choix de ce paramètre dépend du type d'analyse que l'on souhaite réaliser. Par la suite dans cette étude de performance on ne considéra que le cas non linéaire car a priori seule l'information de phase nous intéresse.

- **Main window size**

La taille de la fenêtre principale est directement fonction de la résolution fréquentielle désirée, suivant la relation : $\Delta f = Fs/\text{WINDOW_SIZE}$. Il s'agit d'un paramètre important car il conditionne également la quantité d'information utilisée pour estimer les matrices cross-spectrales.
On étudiera les performances en fonction de différentes tailles de fenêtres.

- **Window type**

On peut également choisir un type de fenêtre particulier pour l'apodisation des données avant calcul de la FFT. Son effet est semblable à celui d'une fenêtre d'apodisation classique en analyse spectrale. Le choix du type de fenêtre repose donc sur les mêmes considérations (compromis largeur lobe principal et atténuation des lobes secondaires en fonction du contenu spectral attendu).
En pratique, les données EEG étant de nature complexe avec de nombreuses composantes spectrales, nous choisissons une fenêtre intermédiaire de type Hanning.

- **Overlapping**

Ce paramètre permet de choisir si l'on désire estimer les cross-spectres sur des fenêtres temporelles totalement disjointes (overlapping = 0%) ou se chevauchant en partie. Jusqu'à un certain point (environ 75%) l'overlapping permet d'améliorer la qualité d'estimation en moyennant sur un nombre plus grand de fenêtres. Au-delà, les performances ne sont plus vraiment améliorées car il n'y a plus suffisamment d'information nouvelle d'une fenêtre à l'autre, et les temps de calculs sont exagérément augmentés.
En pratique, ce paramètre n'a pas une grande influence sur les performances. On restera sur une valeur arbitraire de 75%.

Lorsque l'on s'intéresse à des mesures de synchronie de phase *multivariées* entre deux groupes de séries temporelles, on doit rajouter le paramètre suivant à ceux décrits précédemment:

- **Nombre de signaux par groupe**

Ce paramètre a une influence très importante sur la MPS, car il détermine la dimensionnalité des espaces entre lesquels on cherche à estimer une mesure de synchronie de phase. Il a également une influence sur la précision d'estimation des matrices cross-spectrales ?...
On étudiera les performances en fonction de différents nombres de signaux par groupe.

Enfin, estimer *les variations temporelles de la MPS* revient à ajouter une dimension supplémentaire à son estimation. Afin de conserver une variance acceptable dans l'estimateur, il est donc nécessaire d'abaisser par ailleurs le nombre de paramètres estimés en moyennant les mesures dans le temps et /ou en fréquence.

- **Moyennage fréquentiel**

(c.f. section précédente)
Ce paramètre a une influence directe sur la résolution spectrale de la MPS. Après moyennage fréquentiel, on obtient une seule mesure de MPS par fenêtre temporelle principale et par bande de fréquence considérée. En théorie, ces valeurs par bande spectrale devraient être similaires à des valeurs estimées sur signal filtré passe-bande et moyennées sur l'ensemble des bandes spectrales. On vérifiera ce point en pratique.
On étudiera les performances en fonction de différents moyennages fréquentiels.

- **Moyennage temporel**
  (c.f. section précédente)
  Ce paramètre a une influence directe sur la résolution temporelle de la MPS. Le choix du nombre de fenêtres temporelles sur lequel moyenner se fait sur la base d'hypothèses sur la durée des instants de synchronie. En effet un moyennage temporel trop important risque d'entrainer une résolution temporelle trop faible pour les détecter.

Quelques facteurs en plus pouvant jouer un rôle sur l'estimation de la MPS :

- **Temps de synchronie / temps total et durée minimale de synchronie nécessaire à la détection**
  Il ne s'agit pas d'un paramètre sur lequel on a une influence en pratique. Il est cependant vraisemblable qu'au sein de signaux réels analysés, les instants de synchronie ne correspondent qu'à une petite part de l'ensemble des signaux temporels considérés.
  Il est donc intéressant de se pencher sur la probabilité de détection par MPS lorsque le ratio (temps de synchronie / temps total)et le temps minimum de synchronie varie.

- **Contenu fréquentiel (signaux à large bande ou à bande étroite)**
  Il ne s'agit pas d'un paramètre sur lequel on a une influence en pratique.

- **Niveau de bruit**
  Il ne s'agit pas d'un paramètre sur lequel on a une influence en pratique.

Procédure de test

On génère Nchan sinus purs dont on fait varier la phase dans le temps de façon linéaire. Les phases entre signaux sont totalement décorrelées (elles varient à des fréquences différentes) et sont initialisées de façon aléatoire. Leur différence (phase relative) n'est donc jamais constante (FIGURE 6.26) à l'exception de cinq périodes d'intérêt de 10, 5, 2, 1 et 0,5 secondes où elles sont gelées pour obtenir une différence constante désirée (e.g. 0, 45 ou 90°).

On forme ensuite deux groupes de données multivariés formés chacun de Nchan signaux correspondants ou non. On définit deux signaux comme étant correspondants si la fréquence de leur sinus est identique (e.g. 10, 30 ou 50Hz). Enfin, à chaque voie on ajoute un bruit gaussien dont la variance est choisie pour atteindre un SNR fixé.

Résultats

Cette étude est purement empirique dans un premier temps, afin de guider un éventuel approfondissement théorique par la suite. Verdict :

- L'extension au cas multivarié n'est pas convaincante, du fait d'un phénomène de saturation de la mesure lors de l'augmentation du nombre de signaux par groupe (FIGURE 6.30). Cet effet limite l'analyse en imposant une borne supérieure aux nombre de signaux par groupe (≈5).

- Le type de régularisation employé n'est pas convaincant, son absence donne de meilleurs résultats quels que soient les paramètres. Peut-être n'y a-t-il pas assez d'information dans les matrices estimées ? On peut aussi considérer améliorer la procédure de régularisation.

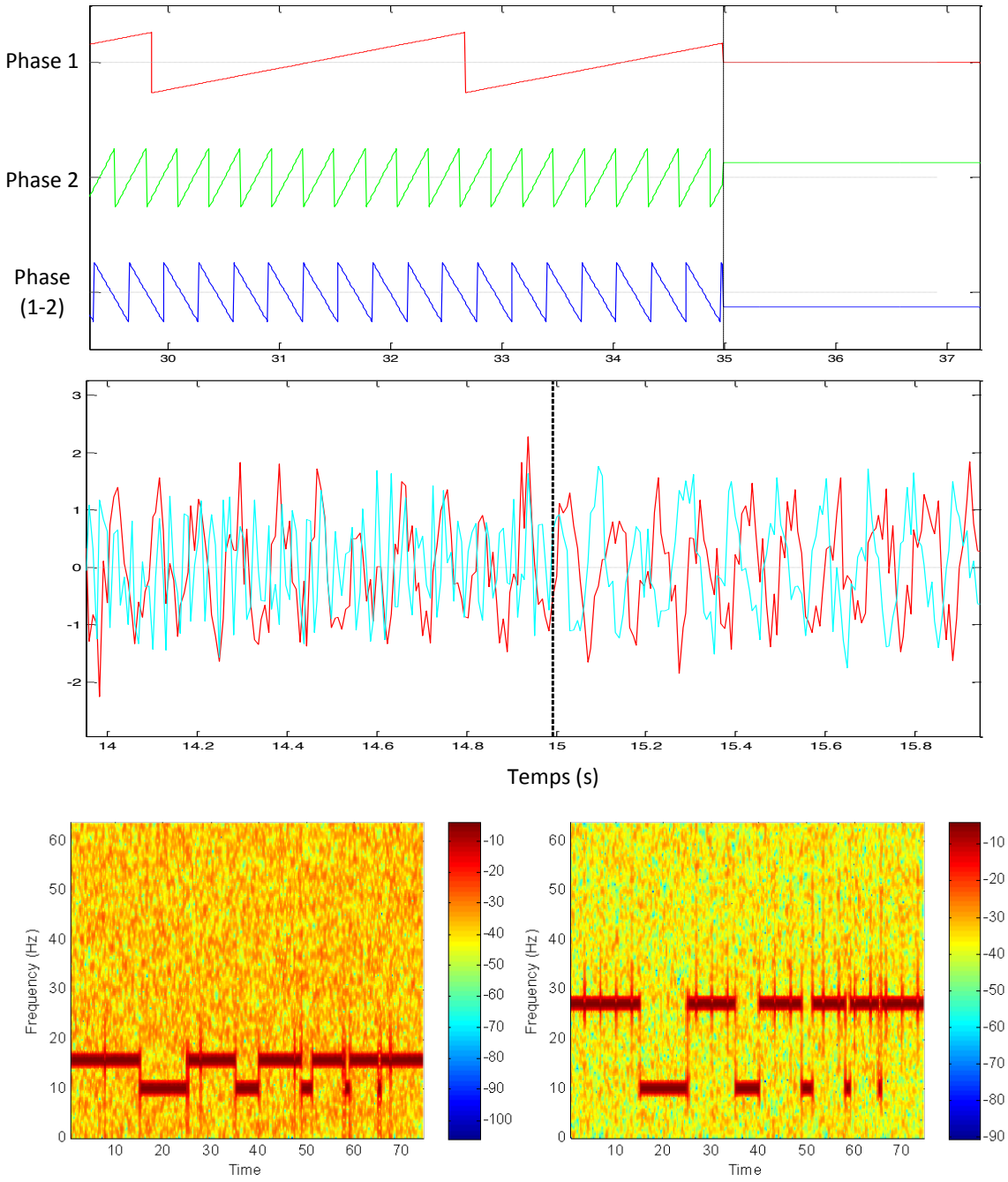


FIGURE 6.26 Exemple de signaux de test

(Haut) Exemple de phases générées pour deux signaux correspondants entre groupes uni- ou multivariés. La différence de phase n'est constante que dans des périodes d'intérêt. **(Milieu)** Sinus purs bruités dont la phase varie dans le temps. La phase relative entre signaux est complètement décorrélée (gauche) sauf au sein de périodes d'intérêt où elle est gelée (droite). **(Bas)** Représentation temps-fréquence de deux signaux de test générés. Moduler la phase revient à faire varier leur fréquence instantanée.

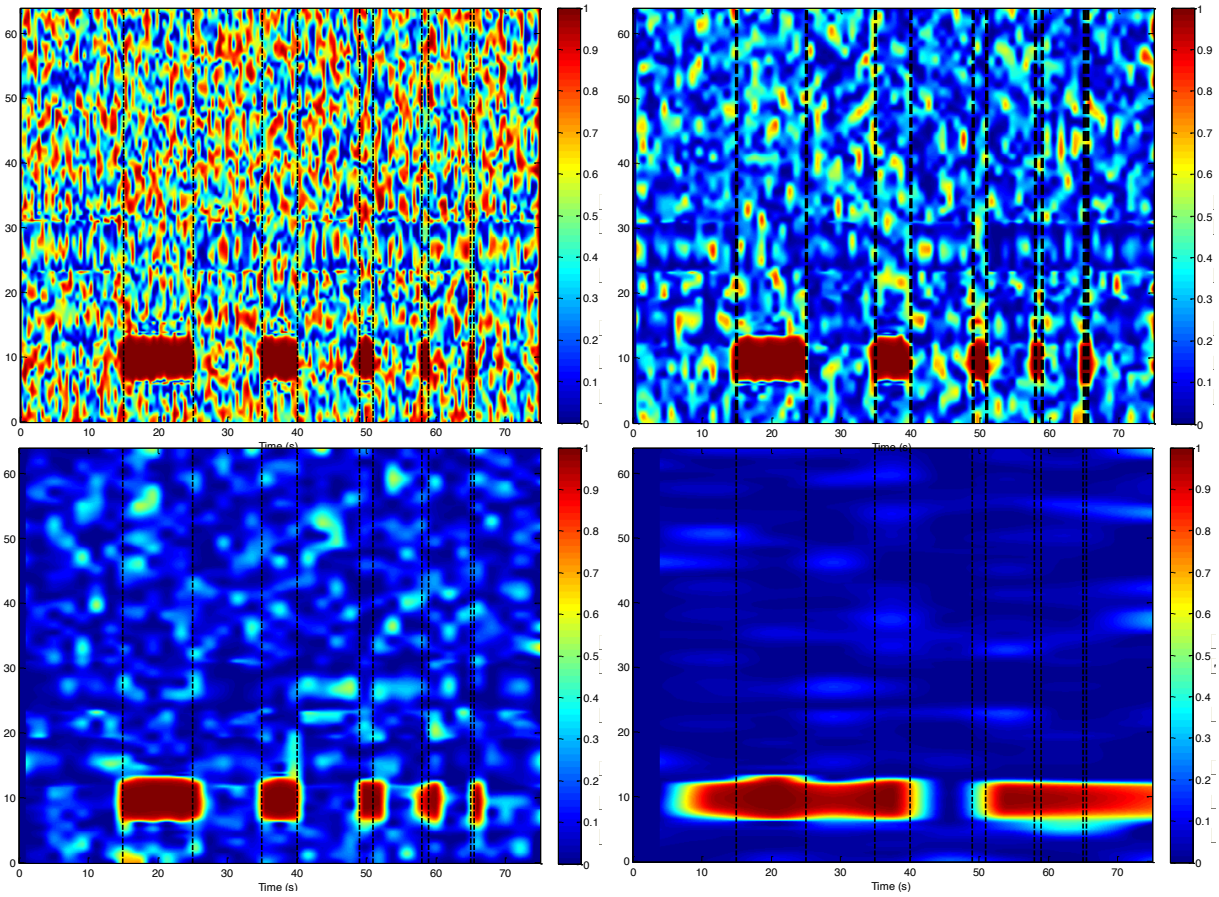


FIGURE 6.28 Effet du moyennage temporel

Mesure temps-fréquence de la synchronie de phase, cas univarié.

Paramètres: taille fenêtre = 0.5s, zéro-padding : x16, **moyennage: x1, x2, x4, x16**.

→ Comme attendu, le moyennage temporel permet une estimation plus robuste (atténuation du bruit de fond dû à la variance dans l'estimation) au détriment de la précision temporelle.

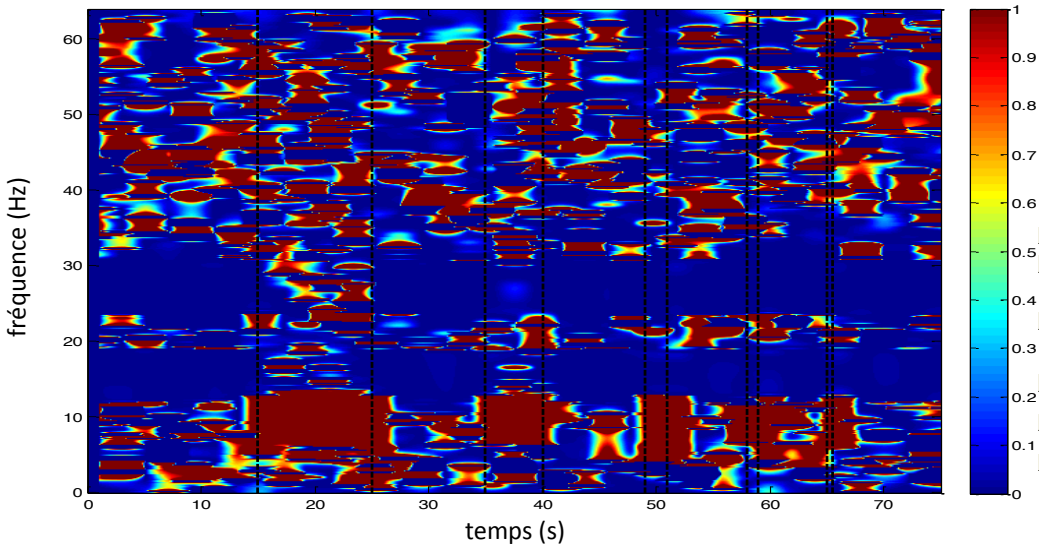


FIGURE 6.27 Effet de la régularisation dans le cas univarié

Mesure temps-fréquence de la synchronie de phase, cas univarié.

Paramètres: taille fenêtre = 0.5s, zéro-padding : x16, moyennage : x4 **+ régularisation.**

→ Le type de régularisation utilisé entraine un effet de seuil/saturation de la mesure de synchronie de phase, qui se retrouve déjà dans le cas univarié.

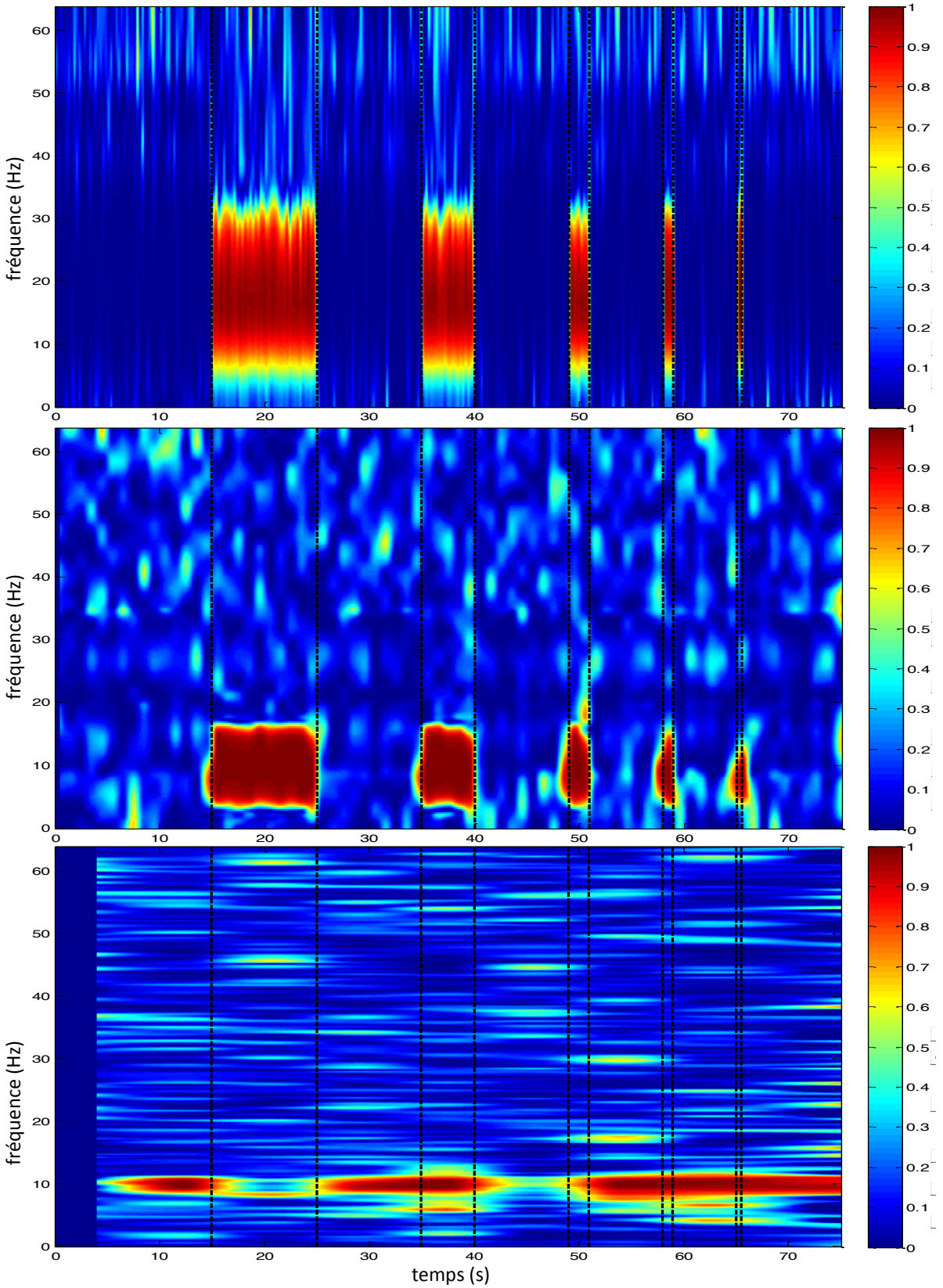


FIGURE 6.29 Effet de la taille de fenêtre temporelle
Mesure temps-fréquence de la synchronie de phase, cas univarié.
Paramètres: **taille fenêtre = 8, 32, 256 échantillons** (0.07, 0.25, 2 sec), zéro-padding : x16, moyennage: x4.
→ Résultat classique dans l'estimation de cartes temps-fréquence : faire varier la taille de la fenêtre temporelle nous place revient à choisir différents compromis de résolution en temps et en fréquence.

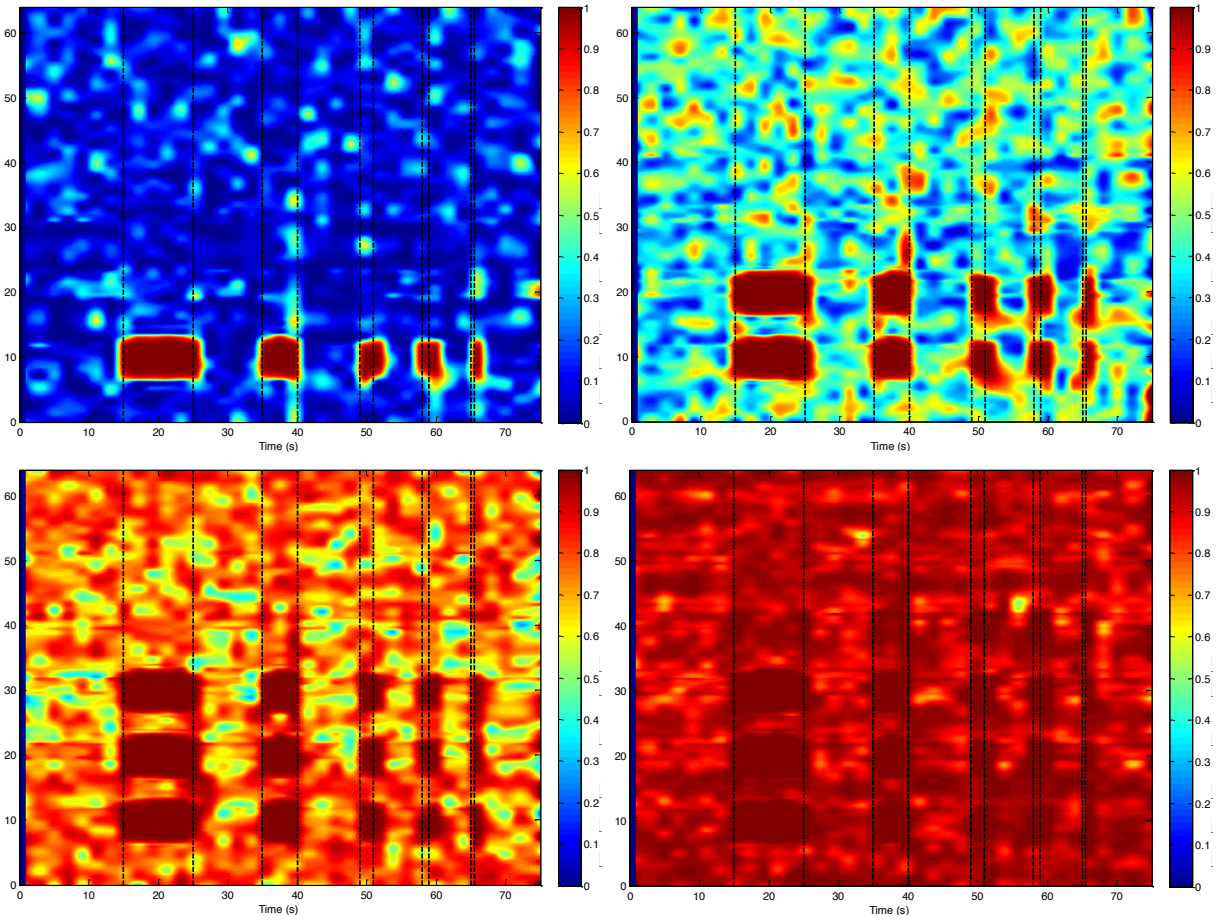


FIGURE 6.30 Effet de l'augmentation du nombre de signaux couplés par groupes
Mesure temps-fréquence de la synchronie de phase, **cas multivarié**.
Dans l'ordre : 1, 2, 3 et 4 signaux couplés par groupe respectivement à 10, 20, 30 et 40 Hz.
Paramètres: taille fenêtre = 0.5s, zéro-padding : x16, moyennage : x4.
→ A noter : on observe des cartes T/F avec un effet de saturation similaire lorsque l'on augmente le nombre de signaux par groupe tout en ne gardant qu'une seule paire couplée : cet effet s'explique donc avant tout par le nombre de signaux dans chaque groupe et non par leur couplage.

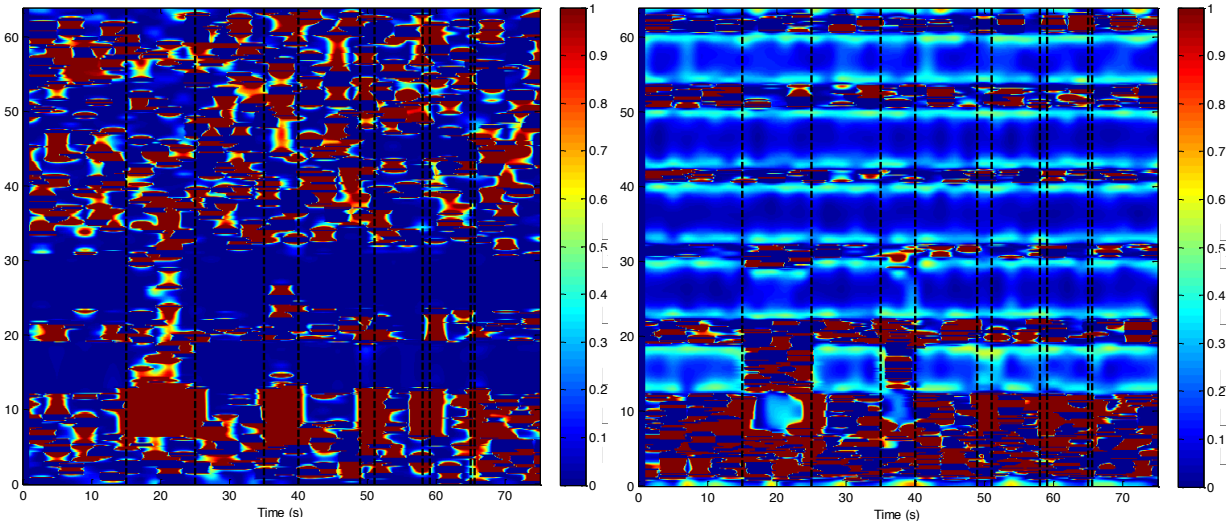
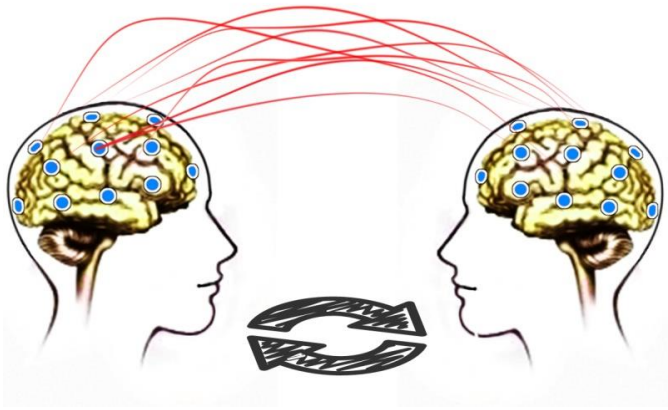


FIGURE 6.31 Effet de la régularisation lors de l'augmentation du nombre de signaux couplés par groupe
Mesure temps-fréquence de la synchronie de phase, **cas multivarié**.
Dans l'ordre : 1 et 4 signaux par groupe. Paramètres: taille fenêtre = 0.5s, zéro-padding : x16, moyennage : x4.
→ la régularisation utilisée fait apparaitre de nombreux faux-positifs qui risquent de biaiser les analyses.

Etude de l'interaction sociale par la neuro-imagerie synchrone de deux individus



Notre recherche vise à explorer les bases cérébrales de l'interaction sociale, par le biais notamment de l'électro-encéphalographie synchrone de plusieurs individus (hyperscanning-EEG). Cette thèse s'articule autour de trois volets théoriques, méthodologiques et expérimentaux complémentaires dans leur fonction. En premier lieu, nous proposons deux cadres conceptuels éclairant l'analyse des synchronies interindividuelles (couplage) chez l'humain. Le premier cadre s'intéresse aux conditions d'apparition du couplage, que l'on présente en considérant les principes fondamentaux qui semblent prédisposer à son émergence. Le second cadre théorique a pour but d'appréhender les rôles fonctionnels possibles du couplage. On y propose une taxonomie des processus de cognition sociale explorés au cours d'expériences sur le couplage entre sujets en interaction. En second lieu, des travaux en traitement du signal visent à développer des méthodes d'analyse adéquates pour les données produites au cours d'expérimentations en hyperscanning. On s'intéresse en particulier aux approches de séparation de source conjointe (JBSS) permettant de prendre en compte l'information inter-sujet dans la séparation. L'avantage de ces développements récents sur les méthodes classiques est démontré par une étude comparative de leurs performances sur données réelles acquises en hyperscanning-EEG. En dernier lieu, on contribue au champ des neurosciences sociales à travers une étude hyperscanning-EEG qui porte sur les effets du toucher affectif sur le couplage des activités cérébrales et physiologiques entre individus en interaction. Nous montrons que, chez des partenaires en couple, le toucher peut accroitre la dépendance des activités physiologiques, un résultat qui appuie le rôle particulier du toucher pour la communication et le support affectif au sein des relations intimes.

Mots clés : hyperscanning-EEG, couplage cérébral, couplage physiologique, empathie, toucher affectif, séparation de source conjointe (JBSS), mesures de connectivité.