



HAL
open science

La réorganisation fonctionnelle des aires cérébrales du langage et de l'organisation visuospatiale. Influence des régularités environnementales lors d'un entraînement non verbal : études en IRMf

Laurent Lefebvre

► **To cite this version:**

Laurent Lefebvre. La réorganisation fonctionnelle des aires cérébrales du langage et de l'organisation visuospatiale. Influence des régularités environnementales lors d'un entraînement non verbal : études en IRMf. Linguistique. Université de Mons-Hainaut, 2006. Français. NNT : . tel-00134711

HAL Id: tel-00134711

<https://theses.hal.science/tel-00134711>

Submitted on 5 Mar 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Faculté de Psychologie et des
Sciences de l'Éducation



La réorganisation fonctionnelle des aires cérébrales du langage et de l'organisation visuospatiale

Influence des régularités environnementales lors
d'un entraînement non verbal : études en IRMf

Directeur de thèse :
Professeur Francis Lowenthal
Service de sciences cognitives

Dissertation doctorale présentée par
Laurent LEFEBVRE
en vue de l'obtention du grade de docteur
en psychologie

Première partie :

le contexte théorique

Introduction

Histoire des neurosciences

Dès le début du XIX^e siècle, un intérêt croissant est apparu concernant l'étude des localisations cérébrales des fonctions cognitives dans le cerveau. Deux conceptions s'opposent : une première vue, prônée par Franz Joseph Gall, affirme que le cerveau est composé de parties spécialisées et que les aspects de la perception, de l'émotion ou du langage sont localisés dans divers systèmes neuronaux anatomiquement distincts. A la même époque, Jean-Pierre-Marie Flourens défend une position diamétralement opposée, postulant que les fonctions cognitives sont des propriétés globales existant grâce à l'activation intégrée du cerveau entier. Flourens a développé pour ce faire l'idée d'« *aggregate fields* », champs reprenant l'ensemble des zones cérébrales impliquées pour une même fonction.

L'approche phrénologique proposée par Gall, également appelée « localisationniste », sera à l'origine de la psychologie expérimentale, fin du XIX^e siècle. Initialement, ses fondateurs, Gustav Fechner et Wilhelm Wundt se sont centrés sur l'étude des mécanismes psychophysiques, c'est-à-dire l'analyse des relations quantitatives pouvant exister entre les stimuli physiques et les sensations subjectives. Le succès important de leur démarche a encouragé les psychologues à étudier des comportements plus complexes à partir d'une approche rigoureuse : le behaviorisme. Fondé par Watson, suivi par Skinner, le behaviorisme postule que la psychologie ne peut être approchée que par l'étude des stimuli observables et des réponses engendrées, et non par les processus non-observables qui interviennent entre le stimulus et la réponse. Cette approche a permis la mise en évidence de résultats intéressants sur les principes généraux du comportement et de l'apprentissage.

Néanmoins, dans les années 1960, les limites du behaviorisme favorisent l'émergence d'une nouvelle approche qui s'intéressera, cette fois, aux processus cognitifs et aux représentations internes mis en jeu pour élaborer la réponse à partir du stimulus. Cette approche, la psychologie cognitive, va cibler plus précisément certains aspects de la cognition et plus généralement, de la vie mentale. La cognition regroupe l'ensemble des activités qui découlent du fonctionnement cérébral chez l'homme et chez l'animal : sensori-motricité, perception, langage, apprentissage, mémoire, représentation des connaissances, décision et raisonnement.

L'étude de la cognition ne peut toutefois pas être étudiée par une seule discipline. Elle implique nécessairement une interaction forte entre divers domaines de recherche qui ont pourtant longtemps été considérés comme relativement séparés. Les scientifiques actuels distinguent entre autre l'intelligence artificielle, la linguistique, la modélisation mathématique, les neurosciences et la psychologie cognitive, regroupés sous le terme de « sciences cognitives » (Tiberghien, 2002).

Chacune de ces disciplines a développé son propre champ de compétence et ses propres modèles. Les études actuelles tentent maintenant d'intégrer ces différents champs et de réunir les apports de chacun d'eux afin d'unifier des domaines finalement moins distincts que présumé.

Notamment, les neurosciences associées à la psychologie et l'informatique vont permettre d'accroître considérablement les connaissances dans un domaine fondamental de la psychologie : la neuropsychologie. Celle-ci a été définie par Hécaen (1972) comme la « *discipline qui traite des fonctions mentales supérieures dans leurs rapports avec les structures cérébrales* ». La neuropsychologie moderne tente de développer les connaissances fonctionnelles et neuroanatomiques du cerveau.

Il est traditionnellement acquis que la naissance de la neuropsychologie apparaît suite aux travaux de Broca et de Wernicke au milieu de XIX^e siècle. Par des observations anatomocliniques, ces deux neurologues ont établi un lien précis entre les fonctions cognitives atteintes et les zones cérébrales lésées (la zone frontale inférieure gauche soutenant la production langagière pour Broca, et la zone temporale supérieure gauche, la compréhension du langage oral pour Wernicke).

Suite à ces études princeps, la neuropsychologie se développera par l'étude de patients cérébrolésés adultes, en vue d'établir des liaisons entre structures cérébrales et processus cognitifs. Cette démarche est d'ailleurs largement inspirée du courant phrénologique prôné par Gall et Purzheim. La neuropsychologie souffrira toutefois du fait que les études corrélationnelles entre les atteintes cérébrales et cognitives ne puissent se dérouler que post-mortem, avec tous les problèmes de validité expérimentale que cela entraîne.

Le développement des technologies informatiques récentes va alors résoudre ce problème. En effet, la découverte de techniques d'imagerie va permettre l'investigation in vivo de la partie anatomique et fonctionnelle de l'activité mentale : le cerveau. L'imagerie fonctionnelle, selon Dehaene (1997), deviendra alors le principal outil des neurosciences cognitives et de la neuropsychologie, et va « *jeter un regard neuf sur des questions de psychologie et de neuropsychologie demeurées en suspens* ».

Cette avancée fondamentale dans la compréhension de l'être humain sert aujourd'hui de fondement à l'analyse du lien entre les diverses fonctions cognitives et leurs substrats anatomiques.

En corollaire du développement de l'informatique, une autre discipline va également permettre l'essor de la neuropsychologie : les neurosciences. Celles-ci vont permettre de mieux comprendre l'aspect neurobiologique de la physiologie cérébrale. Les premières études cellulaires du système nerveux, remontent aux années 50, et vont prouver combien les neurosciences peuvent apporter à la psychologie et inversement. Les neuroscientifiques vont en effet récupérer les méthodes expérimentales rigoureuses du behaviorisme et les appliquer à l'approche

cellulaire pour analyser les stimuli sensoriels résultant de réponses neuronales, et mettre ainsi en évidence les supports biologiques des fonctions cognitives. Cette technique va permettre d'étudier le comportement et la cognition en passant de la description à l'exploration des mécanismes sous-tendant les représentations internes du monde externe.

Les premières études en neurosciences ont été publiées par Mountcastle (1957). Cet auteur va utiliser des approches cellulaires pour analyser les processus sensoriels dans le cortex cérébral de chats. Son travail représente une avancée aussi considérable dans la compréhension de l'organisation du cerveau que la découverte des neurones par Ramon y Cajal (1894). Mountcastle observe, au travers de techniques physiologiques cellulaires, que le cerveau filtre et transforme l'information sensorielle dans le cortex, et que ces transformations sont le fondement de la perception. Les systèmes sensoriels analysent, décomposent, et ensuite restructurent les informations sensorielles brutes selon certaines règles et selon certaines connexions. Mountcastle va démontrer notamment que certaines cellules nerveuses spécifiques dans le cortex primaire répondent à des stimuli particuliers, certaines répondant à un toucher superficiel, d'autres à une pression plus intense, parfois même aux deux. Il constate que les différents types de cellules sont isolés en colonnes verticales et comprennent des centaines de neurones qui s'étendent de la surface corticale à la matière blanche située en dessous. Mountcastle affirme alors que chaque colonne sert d'unité intégrative, qu'elle compose un module logique, et que ces colonnes sont le mode élémentaire de l'organisation corticale.

Alors que les études de cellules uniques ont énormément apporté à la compréhension du fonctionnement anatomique cérébral, le développement technologique va permettre de s'intéresser à l'aspect fonctionnel du cerveau, par l'étude des divers réseaux et des nombreux neurones s'activant de concert. Il est en effet établi aujourd'hui que les neurones, en des points distincts des zones corticales, peuvent travailler ensemble en tant qu'unités fonctionnelles (Pulvermüller, 1999).

Pour mesurer l'activité de larges populations de neurones, deux grandes approches sont communément utilisées. La première, à l'aide de dispositifs d'électrodes, va étudier l'activité électrique du cortex. La seconde, permettant de scanner le cerveau dans sa globalité, se base sur l'étude de la modification du débit sanguin cérébral consécutif à l'activité neuronale. Ces approches sont encore complétées par l'étude de patients cérébrolésés et par des méthodes moléculaires, tels que la délivrance de marqueurs ou d'autres molécules à des neurones spécifiques.

Les deux grands thèmes actuels des neurosciences sont l'activation du cerveau et la neuroplasticité. Le premier s'intéresse à la manière dont les communications se développent entre cellules, comment ces cellules fonctionnent et échangent. La plasticité caractérise le fait que le système nerveux peut s'adapter ou changer selon les événements vécus durant la vie. L'expérience peut ainsi modifier l'activation du système nerveux.

En effet, les connexions entre neurones ne sont pas fixes mais modifiables. Ainsi, des études chez les invertébrés ont montré que des formes simples d'apprentissages, comme l'habituation, la sensibilisation ou le conditionnement classique, résultent de changements fonctionnels et structurels entre neurones.

L'intérêt croissant pour ce carrefour de la biologie et de la psychologie que forment les neurosciences, soutenu par les apports de l'informatique, amènera encore sûrement de nombreuses découvertes primordiales dans la compréhension du système cérébral humain.

Chapitre I : Eléments de Neuroanatomie

Ce chapitre aborde les aspects neurophysiologiques du cerveau : les parcellisations corticales et sous-corticales, ainsi que la principale carte cytoarchitectonique utilisée par les neuropsychologues, celle de Brodmann (1909).

Le système nerveux humain contient environ 300 milliards de cellules, classées en deux catégories : les cellules gliales et les neurones.

Les **cellules gliales** (appelées également neurogliales ou glies) sont des cellules présentes dans le cerveau, environ 10 fois plus nombreuses que les neurones. Elles se retrouvent aussi bien dans le système nerveux central que périphérique. Les types de cellules gliales sont différents selon le système. Il est fréquent de distinguer trois types de cellules : les astrocytes, les oligodendrocytes et les microglies :

- L'astrocyte est une large cellule en rapport direct avec la vascularisation du cerveau. Elle est en contact fréquent avec les vaisseaux sanguins à des endroits spécifiques appelés « *end-feet* » (les points de connexions). Cela permet à l'astrocyte de transporter des ions à travers les parois vasculaires et de créer entre les tissus du système nerveux central et le sang une barrière appelée la « *Blood-brain barrier* ». Elle protège le système nerveux central des divers composants sanguins, notamment chimiques, susceptibles d'affecter l'activité neuronale (e.g. des drogues ou des agents neuroactifs comme la dopamine). Elle explique également la non applicabilité de certains traitements contre la maladie de Parkinson (le parkinsonien a un déficit de dopamine dans les ganglions de la base) car injecter de la dopamine dans le sang ne pourrait atteindre les cellules nerveuses ;
- l'oligodendrocyte, présente dans le système nerveux central, est à la base de la myélinisation des axones. Dans le système périphérique, elle est appelée « *cellule de Schwann* » ;
- enfin, la microglie, plus petite, joue un rôle quand des tissus sont endommagés. Elle est surtout présente dans des zones cérébrales endommagées et joue un rôle phagocytaire : elle supprime les cellules détruites (Godaux, 1990).

Le **neurone** est le principal élément de communication du système nerveux : il transmet l'information au sein du cerveau, et vers le système nerveux périphérique.

Il existe deux types de neurones dans le cortex : les neurones pyramidaux et non-pyramidaux (Petit et Crivello, 2002). Les premiers envoient leurs axones vers les structures sous-corticales (efférences corticales), le cortex du même hémisphère (efférences intracorticales) et vers l'autre hémisphère via le corps calleux (efférences callosales). Les neurones non-pyramidaux se projettent quant à eux localement au sein même du manteau cortical. La distribution de ces deux types de cellules est relativement peu homogène dans le cortex, ce qui a permis d'élaborer des cartes de distribution architecturale par des critères cytoarchitectoniques (i.e. marquage des cellules), myéloarchitectoniques (i.e. marquage des fibres myélinisées), angioarchitectoniques (i.e. observation de l'arrangement des vaisseaux sanguins) et pigmentoarchitectoniques (i.e. observation de la densité de lipofuscine¹ dans les neurones).

I.1. Les aires cérébrales

I.1.1. Les structures corticales

Les études sur le cerveau ont amené les scientifiques à parcelliser celui-ci, afin de s'accorder sur les localisations. Les recherches fonctionnelles ont par ailleurs permis de définir une topographie cérébrale fonctionnelle du cortex. Les neuroscientifiques distinguent généralement la face corticale où différents lobes se distinguent (i.e. la face externe du cerveau ; voir figure 1) et la partie sous-corticale, composée d'une partie du lobe limbique et d'un ensemble complexe de petites structures (i.e. interne ; voir figure 2).

¹ La lipofuscine est un pigment lipidique, de couleur brunâtre qui peut s'accumuler dans certains tissus

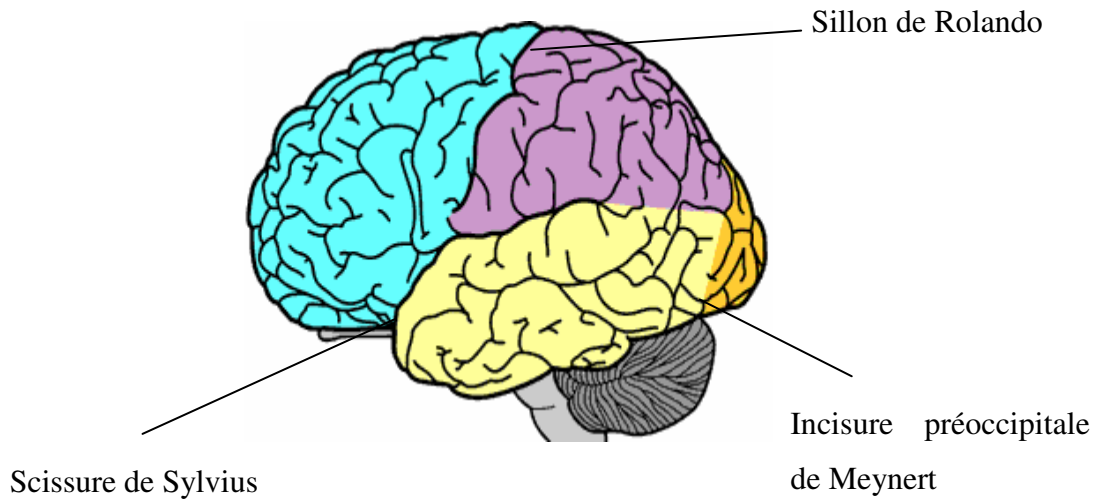


Figure 1 : Parcellisation externe

Les limites entre les lobes sur la face corticale sont précises, quoiqu'arbitraires :

- le lobe frontal (bleu), situé au pôle antérieur du cerveau, est limité postérieurement par le sillon de Rolando, et en bas par la scissure de Sylvius ;
- le lobe pariétal (mauve) est limité antérieurement par le sillon de Rolando, postérieurement par une ligne virtuelle qui part de l'encoche que fait le sillon pariéto-occipital et en bas par la continuité virtuelle de la scissure de Sylvius ;
- le lobe occipital (orange) est limité antérieurement en bas par l'incisure préoccipitale de Meynert et la continuité virtuelle de celle-ci verticalement ;
- le lobe temporal (jaune) est limité supérieurement par la scissure de Sylvius et postérieurement par l'incisure préoccipitale de Meynert.

Houdé et al. (2002) ont tenté de définir les rôles fonctionnels des différents lobes.

1.1.1.1. Le lobe frontal

Il s'agit du lobe de l'action, de l'organisation du mouvement jusqu'aux fonctions de planification et de prise de décision (i.e. les fonctions exécutives). L'anatomie fonctionnelle du lobe frontal se décline de manière postéro-antérieure, des régions motrices vers les aires multimodales associatives. Dans les zones périrolandiques antérieures siègent les aires motrices et prémotrices qui commandent et préparent le mouvement. Plus antérieurement, les aires du contrôle de l'activité oculomotrice et de la mémoire de travail ont été mises en évidence. Enfin, une zone particulièrement importante, la zone de Broca, se situe dans le lobe frontal inférieur gauche. Sa partie la plus postérieure soutient le traitement phonologique (i.e. représentation plus motrice du langage) alors que la zone du stockage, de la sélection du mot, et du traitement syntaxique se situe dans la partie antérieure.

1.1.1.2. Le lobe pariétal

Lobe de la perception, le lobe pariétal contient dans sa partie antérieure les aires sensibles primaires et dans sa partie inféro-postérieure, les zones d'intégration multimodale, reliant les informations issues des domaines visuel, auditif, tactile et olfactif.

La partie supérieure du lobe pariétal est quant à elle dédiée au traitement de l'espace.

1.1.1.3. Le lobe occipital

Il est le siège du cortex visuel. Sa partie postérieure, appelée V1, est une zone de perception dite « primaire », s'activant dès la perception visuelle du stimulus. La partie plus antérieure du lobe occipital traite quant à elle les caractéristiques physiques du stimulus, à savoir sa forme, sa couleur et le mouvement de celui-ci.

1.1.1.4. Le lobe temporal

Sa partie supérieure est dédiée au traitement auditif des sons de l'environnement, tant dans le traitement que dans la compréhension de ceux-ci. Elle est composée d'une zone de perception primaire, appelée gyrus de Heschl, s'activant dès la perception du stimulus, et d'une partie dite « secondaire » qui détaille les caractéristiques physiques du stimulus auditif. La partie inférieure traite quant à elle la forme d'objets ou de visages, mais également des chiffres et des lettres. La structure temporale, en association avec la partie limbique qui se trouve en dessous, gère enfin l'encodage en mémoire à long-terme des informations déclaratives et épisodiques.

Si les structures corticales ont été relativement bien décrites ces dernières années, un intérêt croissant se manifeste pour les structures dites « sous-corticales », dont l'implication dans les fonctions cognitives fait l'objet d'une étude récente.

I.1.2. Les structures sous-corticales

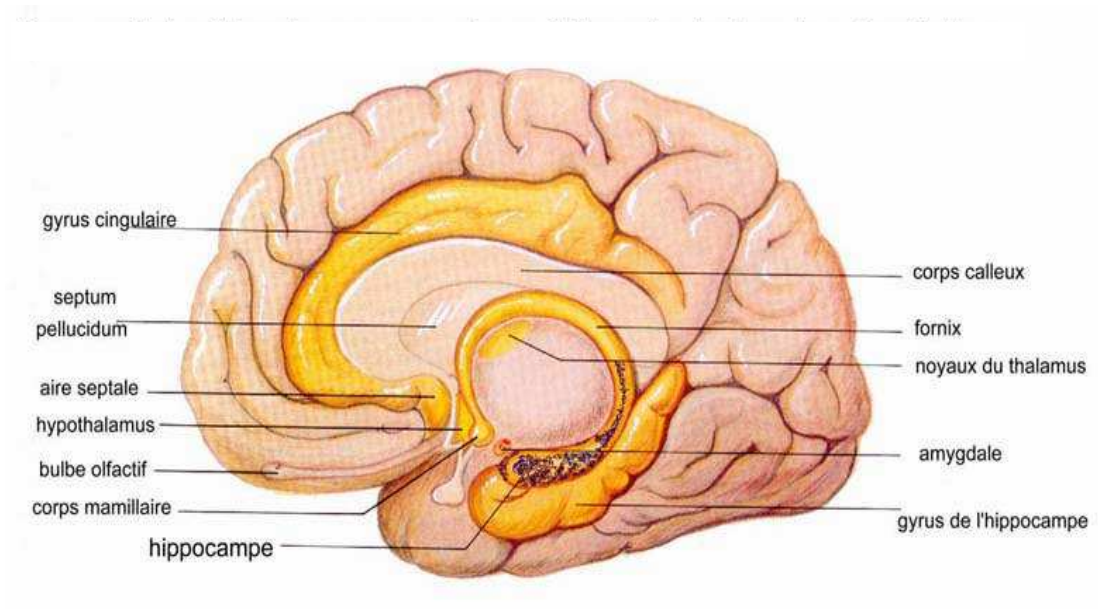


Figure 2 : Parcellisation interne²

² <http://www.inrp.fr/Acces/biotic/neuro/plasticite/images/hippocampe-dans-cerveau.jpg> (11/01/2006)

Les structures sous-corticales se composent de nombreuses structures souvent en interrelation. Longtemps, cette partie du cerveau a été décrite comme le siège des fonctions dites « primaires » de l'être humain, comme dormir ou manger. Les études actuelles tendent à montrer que ces structures auraient un rôle bien plus large dans le fonctionnement cérébral de l'homme. Elles se concentrent autour des ventricules cérébraux. Une description succincte des différentes parties est proposée, seuls les noyaux gris, particulièrement importants dans les fonctions cognitives, seront plus largement développés.

1.1.2.1. Le gyrus cingulaire (ou lobe limbique)

Le lobe limbique entoure le corps calleux et se poursuit avec les structures hippocampiques et parahippocampiques. Sa définition est relativement complexe, car le lobe limbique englobe des structures corticales, des faisceaux de fibres et des noyaux gris.

Il gère dans sa partie antérieure les informations émotionnelles et les manifestations neurovégétatives. Il joue également un rôle fondamental dans le cadre de l'intégration de données en mémoire à long-terme en association avec le lobe temporal.

1.1.2.2. Le corps mamillaire

Structure formant avec le thalamus, le fornix et l'hippocampe, le circuit de Papez. Ce circuit est décrit comme la zone neuronale permettant l'encodage en mémoire.

1.1.2.3. Le corps calleux

Il s'agit d'une structure enroulée autour du diencéphale³. Il est composé, d'avant en arrière, du rostrum (bec), du genou et du splénium. Le corps calleux est constitué de fibres inter-hémisphériques qui unissent des points symétriques du cortex des deux hémisphères. Il s'agit de la principale structure de communication entre les deux hémisphères cérébraux.

1.1.2.4. Le fornix

Structure également enroulée autour du diencéphale, il se compose d'un corps et de quatre piliers (colonnes) : les piliers antérieurs se terminent dans les corps mamillaires et les piliers postérieurs se terminent dans l'uncus et l'hippocampe. Il s'agit de la principale voie d'association du système limbique et il fait partie du circuit de Papez.

1.1.2.5. L'amygdale

L'amygdale est le centre de contrôle et de décodage des émotions, et en particulier des stimuli menaçants pour l'organisme. En effet, l'évolution a regroupé plusieurs circuits du système d'alarme dans l'amygdale. Par conséquent, plusieurs inputs sensoriels convergent vers l'amygdale pour l'informer des dangers potentiels issus de son environnement. Cette information sensorielle lui parvient soit directement du thalamus, soit des cortex sensoriels.

1.1.2.6. L'hypothalamus

Il s'agit de la partie du cerveau qui orchestre le lien entre le système nerveux et le système hormonal.

³ Portion du cerveau constituée du thalamus, de l'hypothalamus, des noyaux gris centraux, de la capsule interne, du troisième ventricule, de l'épithalamus, du sous-thalamus et du métathalamus.

1.1.2.7. La région septale

Elle comprend le septum lucidum (fine couche gliale séparant les cornes frontales des 2 ventricules latéraux) et contient à sa base les noyaux du septum, l'aire septale et la portion basale de la face interne du lobe frontal.

Elle reçoit des afférences, entre autre, de l'hippocampe, de l'amygdale, du thalamus, de la formation réticulée, du gyrus cingulaire. Elle envoie ses efférences vers la formation réticulée ou vers l'hippocampe, par le fornix.

1.1.2.8. Les noyaux gris

Les noyaux gris sont particulièrement intéressants, car ils sont activés lors de nombreuses activités cognitives dites supérieures. Selon Petit (2002), les noyaux gris centraux représentent une grande partie de la substance grise à l'intérieur des hémisphères cérébraux, bordant les ventricules. Selon cet auteur, les noyaux gris peuvent être distingués en deux groupes fonctionnels distincts : les ganglions de la base et le thalamus.

Les ganglions de la base

Gazzaniga et al. (2002) définissent les ganglions de la base comme une collection de groupes neuronaux sous-corticaux dans la partie interne du cerveau localisée près de la portion antérieure des ventricules latéraux.

Les neurophysiologistes ne s'accordent toutefois pas sur la définition précise des éléments les constituant. Pour Gazzaniga et al. (2002), les ganglions de la base sont subdivisés en trois parties : le globus pallidus, le noyau caudé et le putamen (les deux derniers formant le néostriatum car phylogénétiquement les plus récents dans les ganglions de la base ; voir figure 3). Wise et al. (1997) définissent quant à eux les ganglions de la base comme un ensemble de structures, incluant le néostriatum, le globus pallidus, mais également le nucléus sous-thalamique et la substance noire. Il a parfois aussi été avancé que l'amygdale et ses nuclei associés (le complexe amygdaloïde) faisaient partie des ganglions de la base, ce qui n'est néanmoins pas communément admis.

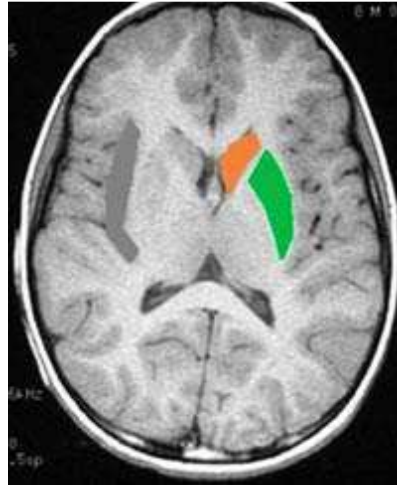


Figure 3 : Les ganglions de la base

En orange : le noyau caudé ; en vert : le noyau lenticulaire (putamen et globus pallidus)⁴

Quelle que soit la définition retenue, les ganglions restent très fortement interconnectés aux structures corticales, et forment un carrefour entre les régions corticales sensorielles, motrices et limbiques. Ils reçoivent des informations par des voies dites « afférentes » et se projettent, en retour, via des voies « efférentes » principalement vers le lobe frontal par le thalamus. La caractéristique principale de l'anatomie fonctionnelle des ganglions de la base réside dans leur participation à une série de boucles cortico-baso-thalamo-corticales. Ils jouent donc un rôle primordial dans les échanges d'informations entre les divers lobes corticaux.

Le thalamus

« *Le thalamus est un regroupement de noyaux qui forme une masse oblique de forme ovoïde, à l'extrémité avant du tronc cérébral, et qui borde le 3^e ventricule* » (Petit, 2002). Il entretient un ensemble important de liaisons avec différentes régions corticales, sous-corticales et le cerebellum. Toutes les voies sensorielles ainsi que les informations sous-corticales passent par cette structure centrale. Il est également impliqué dans les situations d'éveil, de stress et de danger.

⁴http://www.lecerveau.mcgill.ca/flash/a/a_06/a_06_cr/a_06_cr_mou/a_06_cr_mou_2a.jpg
(le 10/01/2006)

Les descriptions neuroanatomiques des différentes structures cérébrales ont permis aux neurophysiologistes d'observer les relations neuroanatomiques entre les zones du cerveau. Toutefois, la taille des zones décrites ne permet pas des localisations fines, observées notamment lors d'études fonctionnelles. Dès lors, comme dit précédemment, afin de faciliter les localisations cérébrales corticales comme sous-corticales, des études cytoarchitectoniques ont été élaborées, basées sur la lamination du cerveau.

1.2. Les populations de neurones et la cartographie cérébrale

Les travaux des histologistes du XIX^e siècle ont abouti à la description des principales connexions du cerveau grâce à un ensemble de techniques permettant de visualiser les neurones, leurs prolongements et même leurs synapses.

De ces travaux ressortent un certain nombre de principes qui semblent gouverner l'organisation cérébrale. Un de ces principes pourrait se définir par : « *qui se ressemble s'assemble* ». Les neurones qui reçoivent les mêmes informations, sont connectés aux mêmes cibles, et ont une activité fonctionnelle semblable. Ils se regroupent les uns près des autres et forment une « population » de neurones. Dans le cortex cérébral, une des premières formes de groupement reconnues par les histologistes est la « couche » cellulaire. Chaque couche corticale comporte des cellules en majorité du même type et possédant des connexions communes.

L'organisation du cortex en couches (la lamination) détermine une architecture complexe qui sert de critère pour délimiter des *aires corticales*, c'est-à-dire des zones du cortex qui se distinguent les unes des autres par l'épaisseur relative de leurs couches cellulaires. Six couches principales composent le cortex. Les couches I à IV sont appelées « couches laminaires externes », les couches V et VI étant les « couches laminées internes ». Dans les champs corticaux sensoriels primaires, une distinction supplémentaire est effectuée : les couches au-dessus de la couche IV sont dénommées « couches supragranulaires », les couches situées en dessous sont appelées « couches infragranulaires ». La division en couches est basée sur la distribution, la densité et la taille des corps cellulaires (voir figure 4) :

- la couche I, moléculaire, contient peu de neurones, et correspond surtout aux extensions des dendrites apicales et aux axones orientés horizontalement ;
- la couche II, granulaire externe, contient de petits neurones pyramidaux et de nombreuses cellules étoilées ;
- la couche III, pyramidale externe, contient des neurones pyramidaux et des cellules non pyramidales avec des axones intracorticaux ascendants et descendants ;
- la couche IV, granulaire, contient différents types de cellules étoilées et pyramidales ;
- la couche V, pyramidale interne, contient de larges neurones pyramidaux. Les cellules de Betz, les plus grandes, se trouvent dans cette couche au niveau du cortex moteur précentral ;
- la couche VI, multiforme, contient surtout des cellules pyramidales.

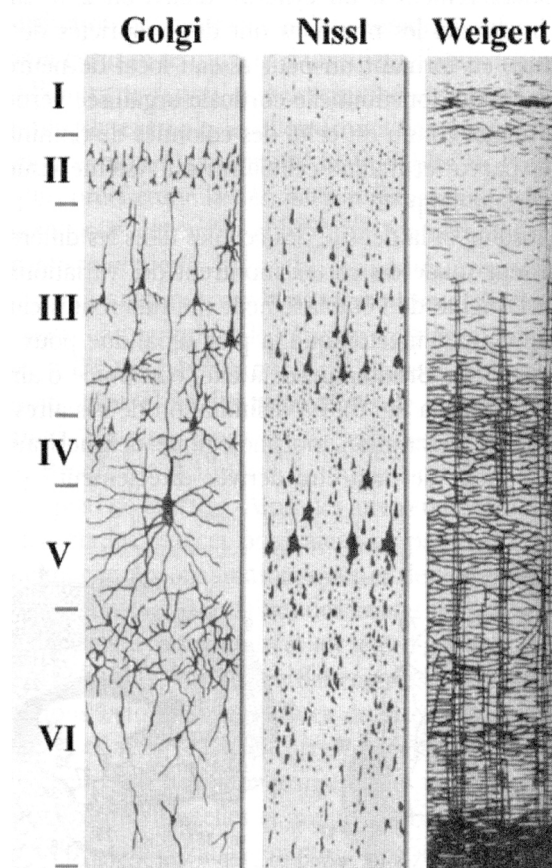


Figure 4 : les six couches cellulaires différenciées du cortex selon trois types de coloration (Golgi, Nissl et Weigert) (Houdé et al., 2002)

Ces couches se superposent en fonction de leur développement (âge et migration cellulaire). Tous les neurones les composant peuvent participer aux mêmes activités et, grâce à leur branchement axonal intracortical, communiquer leur activation aux autres couches. Ainsi, les neurones ne sont pas seulement distribués en couches mais également en colonnes traversant perpendiculairement les différentes couches. Une colonne correspond grossièrement à un cylindre d'environ 250 microns de diamètre, au sein duquel les neurones ont des propriétés de décharge similaires.

Ces couches laminaires ont permis la description cytoarchitectonique de zones corticales, basée sur l'épaisseur relative des différentes couches dans le cortex. La carte cytoarchitectonique la plus utilisée pour l'Homme est celle de Korbidian Brodmann, constituée d'aires numérotées de 1 à 52 (voir figure 5). Elle fait aujourd'hui autorité dans le domaine de la localisation cérébrale.

I.3. Les aires de Brodmann

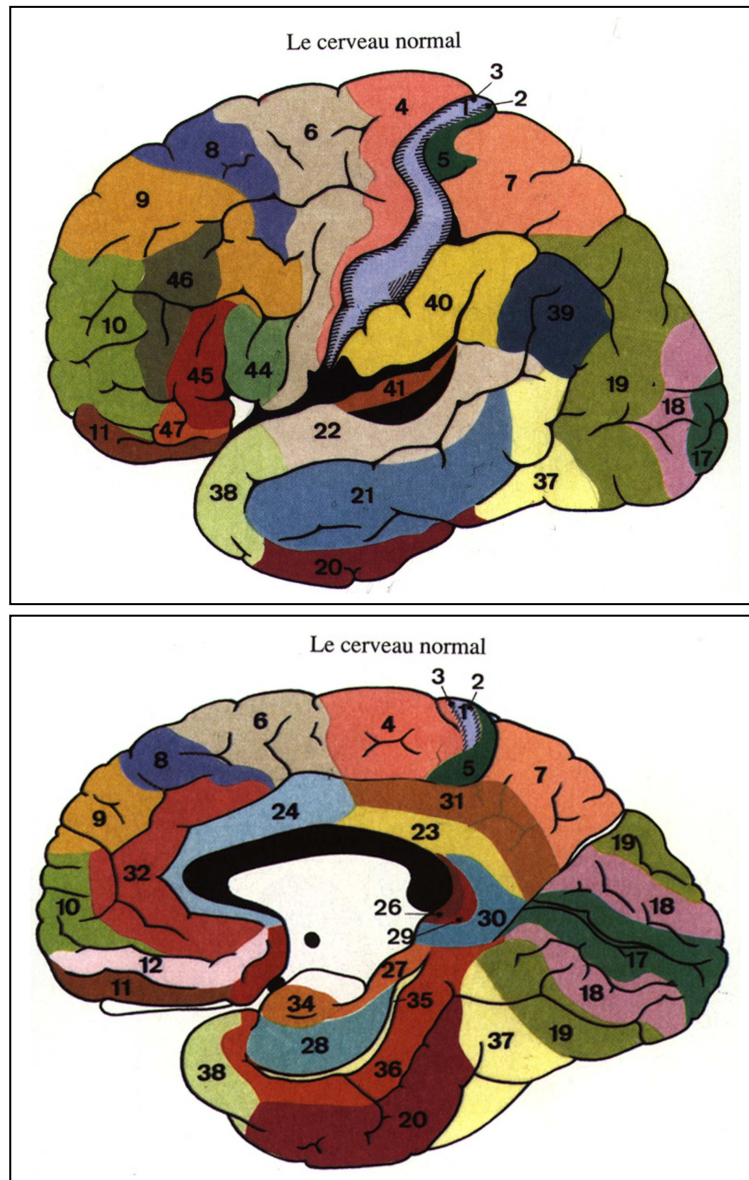


Figure 5 : Aires corticales (en haut) et sous-corticales (en bas) selon la description cytoarchitectonique de Brodmann (1909)

Dans la littérature actuelle, il est courant de se référer à la numérotation de Brodmann pour situer les activations cérébrales observées lors d'études, c'est-à-dire « *en faisant une analogie topographique entre une région corticale mise en jeu et sa correspondance potentielle "dans Brodmann"* » (Petit et Crivello, 2002).

Il est utile toutefois de préciser que les limites des zones de Brodmann sont parfois ambiguës, la numérotation des aires ayant à l'origine été utilisée pour cartographier le cerveau du singe. Or, les homologues de structures entre espèces sont

complexes. Ainsi, comme le précisent Petit et Crivello (2002), les aires associées au même numéro selon les espèces ne sont pas nécessairement homologues au niveau de leurs connexions anatomiques et de leurs fonctions.

Il est toutefois possible d'associer aux zones de Brodmann leurs correspondants anatomiques voire, pour certaines, fonctionnels (voir tableau I) :

BA	Description
1-2-3	Régions rolandiques relatives aux aires sensorielles primaires. Elles appartiennent au lobe pariétal et constituent le gyrus postcentral.
4	Aire motrice primaire, elle appartient au lobe frontal.
5	Aire sensorielle associative, elle appartient au lobe pariétal. Elle permet la reconnaissance au toucher d'objets familiers.
6	Cortex prémoteur, il est subdivisé en une aire prémotrice dans sa partie inférieure et une aire motrice supplémentaire dans sa partie supérieure. Il appartient au lobe frontal. Il favorise la coordination harmonieuse des mouvements automatiques et volontaires nécessaires à la réalisation d'un geste complexe.
7	Cortex pariétal supérieur, cette région est impliquée dans la vision spatiale.
8	Aire frontale supérieure impliquée dans l'oculomotricité et les modifications pupillaires, elle est activée lors de tâches de discrimination visuelle.
9-10	Aires frontales associatives. Ces régions ont un rôle essentiel dans les fonctions intellectuelles et psychiques les plus élevées. Elles sont importantes pour la concentration, les critères moraux et sociaux et le comportement.
11-12	Régions du cortex préfrontal impliquées dans la mémoire des traits et caractéristiques des objets. Elles correspondent au gyrus orbital.
13-14	Aires agranulaires situées sur la face intérieure du lobe frontal. Elles seraient impliquées dans le contrôle du mouvement respiratoire et de la vasomotricité ⁵ .
15-16	Aires agranulaires de l'insula ⁶ . Sa partie antérieure intervient dans la production du langage, la partie postérieure intégrant les informations en provenance de différentes modalités.

⁵ Capacité des vaisseaux sanguins à se contracter ou se dilater.

17	Aire visuelle primaire. Elle est située au niveau du pôle occipital. Sa destruction provoque des amputations du champ visuel ou la cécité totale. Au contraire, son excitation provoque des hallucinations visuelles (scintillements, éclairs, etc...).
18-19	Cortex visuel associatif situé au niveau du lobe occipital. Une lésion au niveau de ces aires peut entraîner des troubles de l'orientation spatiale et une désorganisation visuelle.
20-21-22	Aires temporales associatives (inférieure, médiane, supérieure) : circonvolution temporale supérieure ou T1 pour l'aire 22 ; médiane ou T2 pour l'aire 21 et inférieure ou T3 pour l'aire 20. Ces régions jouent un rôle dans la perception et la compréhension du langage, ainsi que dans l'encodage en mémoire.
23 et 31	Cortex cingulaire postérieur. Il est impliqué dans l'encodage en mémoire à long-terme.
24	Cortex cingulaire antérieur. Des expériences d'excitation et de destruction de l'aire 24 semblent indiquer qu'elle joue un rôle dans les réactions émotionnelles, la dilatation des pupilles, le dressement des poils et peut provoquer des modifications cardio-vasculaires variables. Son excitation peut par exemple conduire à un arrêt respiratoire et une perte de tonus musculaire (inhibition de la motricité volontaire).
25-33	Parties du lobe frontal.
26-27	Lobe temporal/limbique.
28	Cortex entorhinal. Cette aire limbique reçoit des projections nerveuses de toutes les régions du néocortex et envoie à son tour des projections vers l'hippocampe.
29-30	Région limbique.
32	Aire prélimbique, parfois intégrée au gyrus frontal supérieur.
34	Zone parahippocampique.
35-37	Gyrus fusiforme. Il correspond à la 4ème circonvolution temporale. Cette aire est impliquée dans les processus mnésiques.
36	Région périrhinale, limbique.

⁶ Structure située en profondeur de la scissure de Sylvius, entièrement recouverte par les lobes corticaux frontaux et temporaux.

38	Aire temporale/limbique associative située dans le lobe temporal. L'excitation de cette région provoquera une augmentation de la tension artérielle.
39	Gyrus angulaire. Cette zone fait partie du lobe pariétal inférieur. Des lésions dans cette région vont provoquer une cécité verbale ⁷ , une aphasie de conduction ou une aphasie de Wernicke s'il y a également des lésions dans le cortex temporal.
40	Gyrus supramarginal. Cette aire associative est située dans le lobe pariétal inférieur.
41-42	Aires auditives primaires du gyrus de Heschl. Elles sont situées dans le cortex temporal supérieur, en position postérieure et interne sur la circonvolution temporale T1. Ces aires enregistrent les sons sans les interpréter. Une destruction unilatérale va provoquer une baisse significative de l'acuité auditive ; une destruction totale provoque la surdité.
43	Zone dysgranulaire et homotypique qui semble être impliquée dans le processus gustatif.
44-45	Aires de Broca (parfois encore associées à BA47). Ces zones appartiennent au lobe frontal. Une lésion dans cette partie du cerveau peut être responsable d'une aphasie de Broca. Ce trouble est souvent accompagné d'une agraphie. L'aire 45 est également activée lors de l'analyse d'informations visuelles ou auditives.
46	Région du cortex frontal impliquée dans la mémoire spatiale. Elle a un rôle régulateur de la motricité.
47	Partie postérieure de la face orbitaire du lobe frontal. Son excitation peut provoquer des troubles végétatifs intenses, une inhibition respiratoire et des variations de la pression artérielle. Elle a un rôle régulateur de la motricité et est également activée lors de l'analyse d'informations visuelles ou auditives.
48-49	Régions parahippocampiques.
51	Cortex rudimentaire de la région prépiriforme et du tubercule olfactif.
52	Insula.

Tableau I : Description fonctionnelle des aires de Brodmann

⁷ Incompréhension du langage écrit alors que la vision est normale.

Le processus de création de neurones, qui forment les couches laminaires ayant permis ce genre de carte cytoarchitectonique, débute tôt dans le développement des vertébrés. Des mécanismes indépendants de l'activité neuronale contrôlent la différenciation des types de cellules dans le système nerveux central et la croissance initiale des processus neuronaux. Ces mêmes mécanismes favorisent par la suite l'aiguisement et le raffinement des circuits jusqu'aux connexions matures, qui permettront l'élaboration de liens cérébraux complexes, à même de soutenir la cognition. Il est dès lors fondamental de comprendre comment se développe le système neuronal.

Chapitre II : Le développement neuronal

Le développement du réseau neural chez les êtres vivants est un sujet fondamental en neuropsychologie, car comprendre ses fondements, c'est éventuellement pouvoir en extraire les mécanismes et envisager alors certaines thérapies. Il est aujourd'hui communément admis que l'apparition des circuits neuronaux, moteurs ou cérébraux, se base sur un processus particulier : la compétition neurale.

Alors que la compétition est communément utilisée en neurobiologie, cette notion n'est pas encore bien comprise. Ainsi, le type de compétition selon qu'il implique les axones ou les synapses, ou encore le rôle de l'activité électrique, sont autant de phénomènes encore mal maîtrisés. Pour les populations biologiques, par contre, le concept de compétition est bien développé et a été étudié par de nombreux modèles formels (e.g. MacArthur, 1970 ; Yodzis, 1989 ; Grover, 1997) Le concept de compétition dans la population biologique produit un cadre théorique utile pour réfléchir sur la compétition en neurobiologie, et donc sur la plasticité cérébrale (Van Ooyen et Willshaw, 2000).

Van Ooyen (2001), dans une revue très complète de la littérature, a tenté de mettre en évidence le fonctionnement de la compétition neurale, encore appelée compétition synaptique. En fait, l'établissement et le raffinement des circuits neuronaux impliquent la formation de nouvelles connexions et l'élimination de connexions déjà existantes (Donoghue, 1995 ; Strata et Rossi, 1998). Puisque l'innervation des muscles du squelette chez les mammifères par des nerfs moteurs est le système le plus accessible pour étudier le développement des connexions nerveuses (Ribchester, 2001), la majorité des modèles sur la compétition décrit le système neuromusculaire (Purves et Lichtman, 1980 ; Lohof et al., 1996). L'hyperinnervation initiale suivie d'une élimination est un phénomène très répandu dans le développement du système nerveux et apparaît, par exemple, dans le développement des connexions entre neurones moteurs et fibres musculaires ou dans la formation des colonnes de dominance oculaire dans le cortex visuel (Wiesel, 1982).

II.1. Le développement motoneural

Van Essen et al. (1990) ont proposé une définition relativement générale de la compétition neurale. En parlant du système musculaire, ils définissent la compétition comme un processus dans lequel il y a plusieurs « concurrents » qui interviennent dans le comportement, et ce processus est gouverné par certaines règles telles que un ou plusieurs participants émergent comme vainqueurs. Cette définition n'explique toutefois pas comment la compétition se déroule.

Colman et Lichtman (1992) vont tenter d'apporter une réponse à ce questionnement. Ces auteurs distinguent deux manières de concourir, qui correspondent à deux types de compétition selon qu'il y ait ou non des interactions entre les participants : la compétition indépendante et la compétition interdépendante.

La compétition indépendante. Les vainqueurs ne proviennent pas des interactions entre les participants : un participant n'influence pas la performance des autres participants lors de la compétition. Dans la compétition axonale, cela se traduirait par le fait que les axones innervent la même cellule postsynaptique mais ne s'affecteraient pas. La cellule postsynaptique aurait le rôle de « juge » et déciderait, sur base de certains critères de performance, quel axone l'innerverait. La compétition vue comme un concours individuel découle de l'idée de « l'apprentissage compétitif » (phénomène du « *winner-take-all learning* ») proposé par Kohonen (1982). Dans les modèles de réseaux neuronaux basés sur l'apprentissage compétitif, les changements dans la force synaptique sont calculés seulement pour les synapses connectées à la cellule cible qui répond le plus fortement au stimulus, et pour les synapses qui se trouvent à la périphérie de la synapse vainqueur. Le terme « compétitif » réfère au processus (hypothétique) par lequel s'effectuerait le choix de la cellule vainqueur (voir aussi Swindale, 1996).

Cette optique est toutefois peu probable : il est en effet établi que les axones s'affectent les uns les autres.

La compétition interdépendante. Dans ce genre de compétition, les vainqueurs émergent du résultat d'interactions, directes ou indirectes, entre les participants. Les actions d'un participant affectent ici les performances des autres participants durant le processus de compétition. La compétition interdépendante est le type de compétition considéré dans les populations biologiques. Selon cette approche, deux espèces sont dites en compétition si elles exercent des effets négatifs sur la croissance de l'autre population. Dans la population biologique, les interactions négatives entre espèces peuvent être de deux types :

- *la compétition de consommation.* Il s'agit d'un système de consommateurs et de ressources (e.g. prédateurs et proies) où chaque consommateur essaie de consommer un maximum de ressources. En neurobiologie, la compétition est communément associée à la dépendance de ressources partagées (Purves et Lichtman, 1985 ; Purves, 1988). En particulier, il est possible que les axones soient en compétition pour des facteurs neurotrophiques (i.e. pour des substances de croissance délivrées par les cellules postsynaptiques). Durant les premiers stades de développement, quand les contacts synaptiques initiaux sont réalisés, ces facteurs neurotrophiques ont un rôle bien établi dans la régulation de la survie neurale (Primi et Clarke, 1996). Snider et Lichtman (1996, cités par Lichtman et Colman, 2000) observent toutefois que les facteurs neurotrophiques peuvent également être impliqués à des stades ultérieurs du développement, durant d'autres croissances et éliminations de neurones. Par exemple, ces facteurs servent à réguler le degré d'arborisation des axones (Cohen-Cory et Fraser, 1995). Une classe importante de facteurs neurotrophiques sont les neurotrophines, dont le NGF (*nerve growth factor*) est le plus connu (Bothwell, 1995).

- *La compétition interférente.* Plutôt qu'une gêne au niveau de la dépendance à des ressources partagées, il y a dans ce type de compétition une interférence directe entre les individus. Cela apparaît, par exemple, s'il y a des interactions directes négatives (e.g. des interactions agressives ou toxiques) entre les individus. Appliqué à la compétition neurale, les terminaisons nerveuses devraient chercher à se détruire via des protéases. La compétition d'interférence apparaît également si certaines ressources ne peuvent être obtenues que par occupation, plus ou moins exclusive, de certaines parties de l'espace. Cette compétition pour l'espace est une compétition interférente primaire puisque chaque individu consommateur cherche à monopoliser les espaces, plutôt que les ressources (Yodzis, 1989). Dans la compétition pour l'espace, la ressource essentielle est l'espace lui-même (e.g. dans les sites de nids pour les oiseaux nicheurs, ou dans le cas des plantes, la lumière qui ne peut être atteinte qu'en occupant une certaine portion de l'espace sur le sol). Dans le cadre de la compétition neurale, la ressource essentielle peut être aussi l'espace lui-même ou, par exemple, certains composants matriciels extracellulaires.

Cette compétition est particulièrement observée lors de l'innervation neuromusculaire chez le nouveau-né.

Durant le développement prénatal, les axones des neurones moteurs grandissent jusqu'au muscle cible et, à proximité du muscle, chaque axone s'arborise pour innover un grand nombre de fibres musculaires. A la naissance, le *endplate*⁸ de chaque fibre musculaire est en contact avec plusieurs axones, provenant de divers neurones (innervation polyneurale ou multiple ; voir figure 6A). Durant les semaines suivantes, les axones retirent certaines de leurs branches jusqu'à ce que chaque fibre musculaire soit innervée par l'axone d'un seul neurone moteur (innervation mononeurale ; voir figure 6B). Au niveau du endplate, la terminaison de chaque axone consiste en un ensemble de synapses, ou de boutons synaptiques.

⁸ Zone de réception des connexions synaptiques

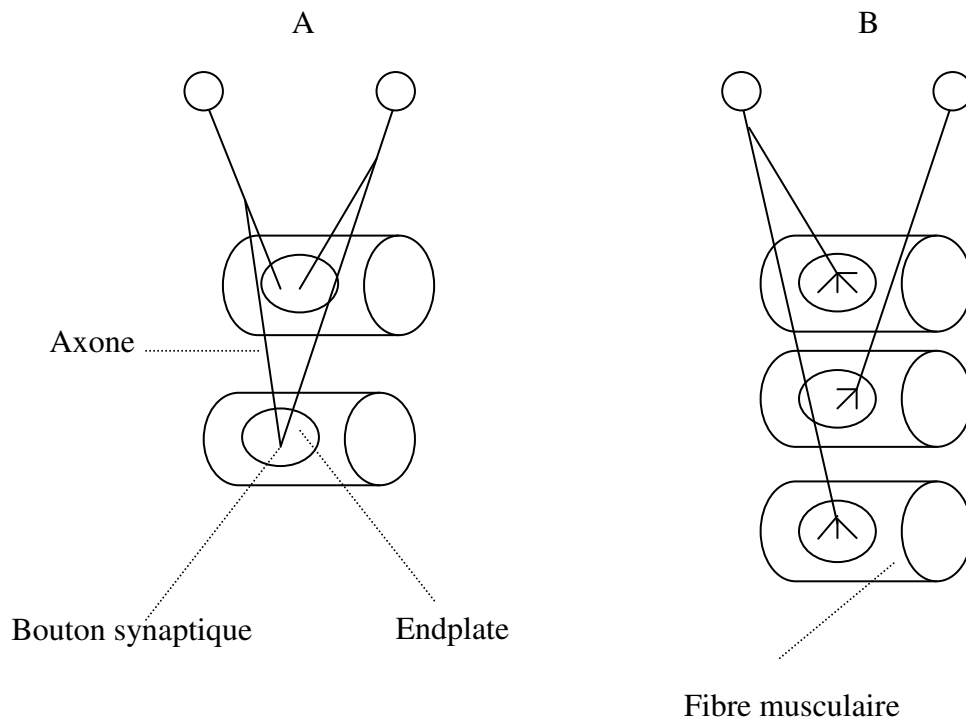


Figure 6 : Le développement des connexions entre neurones moteurs et fibres musculaires. (A) A la naissance, chaque fibre musculaire est innervée par des axones provenant de divers neurones moteurs (innervation polyneurale). (B) A l'âge adulte, chaque fibre musculaire est innervée par l'axone d'un simple neurone moteur (innervation mononeurale). Le nombre de boutons synaptiques de l'axone restant à chaque endplate a par contre augmenté. (Purves, 1994).

Durant l'élimination de l'innervation polyneurale, le nombre et la taille des boutons synaptiques des axones « vainqueurs » augmentent, alors que les boutons synaptiques des axones « perdants » se rétractent graduellement. Quand il ne reste plus de boutons, ces axones se rétractent à leur tour. Le passage de l'innervation polyneurale à la phase mononeurale est appelé « *synapse elimination* », mais ce terme n'est pas réellement adapté puisqu'il y a simultanément apparitions et disparitions de boutons et que la zone synaptique du endplate s'accroît durant la phase d'élimination polyneurale (Purves, 1994). En fait, une connexion neuromusculaire est suffisante : une innervation multiple de la même fibre serait redondante et donc inutile (Lichtman et al., 1999). Toutefois, un neurone moteur, via ses branches axonales, peut contacter plusieurs fibres musculaires. Le nombre de fibres contactées par un neurone moteur donné est appelé « taille de l'unité motrice » (« *unit motor size* »).

L'innervation mononeurale permet un contrôle optimal de la force musculaire : les différents niveaux de contraction du muscle sont générés par activation d'un nombre croissant de neurones moteurs, et donc de fibres musculaires. L'innervation mononeurale n'apparaît toutefois pas dans tous les types de fibres musculaires. Par exemple, les fibres toniques⁹ se contractent lentement et ne génèrent pas de potentiels d'actions en réponse à des stimulations nerveuses. Elles ont de multiples endplates et de multiples axones pour un endplate particulier.

Certaines questions au niveau de l'innervation motoneurale restent encore aujourd'hui sans réponses. Ainsi, Fladby et Jansen (1987) observent que des axones innervant seuls des fibres, et où il n'y a donc pas de compétition, peuvent quand même se retirer. En fait, certaines observations semblent indiquer l'existence d'un mécanisme de mort intrinsèque par lequel certaines connexions initiales sont détruites, sans qu'il ne s'agisse de compétition (Fladby et Jansen, 1987 ; Liu et Westerfield, 1990). Il existerait également certaines contraintes présynaptiques telles que chaque neurone peut maintenir seulement un nombre limité de branches axonales.

II.2. Le développement neuronal cérébral

Un excès initial suivi d'une diminution de connexions pour une même cellule apparaît dans de nombreuses parties du système nerveux et pas seulement dans le système neuromusculaire (Purves et Lichtman, 1980). Dans le cerebellum par exemple, les cellules de Purkinje sont initialement innervées par plusieurs fibres qui, durant le développement, entrent en compétition jusqu'à ce qu'une seule subsiste (Crepel, 1982). De même, dans le ganglion ciliaire¹⁰ de lapins nouveau-nés, tous les neurones indépendamment du nombre de dendrites sont initialement innervés par le même nombre d'axones. Durant l'élimination d'axones subséquente, les neurones qui ont peu de dendrites perdent néanmoins tous les axones qui les innervent sauf un.

⁹ Les fibres *phasiques* sont sous la dépendance du système neurologique volontaire. Les fibres *toniques* et *tonico-phasiques* sont sous la dépendance du système neurologique involontaire, et règlent en permanence la tension sur les muscles toniques.

¹⁰ Le ganglion ciliaire représente le centre végétatif, parasympathique, périphérique du globe oculaire

Au contraire, les neurones avec de nombreuses dendrites restent innervés par un très grand nombre d'axones (Purves, 1994). Chez le rat, les cellules ganglionnaires submandibulaires sont initialement innervées par cinq axones, voire plus, mais ce nombre est réduit à un ou deux dès le premier mois de vie (Lichtman, 1977). Des changements dans le nombre de connexions apparaissent aussi chez les animaux dans le bulbe olfactif, l'hippocampe et le cordon spinal (Purves, 1994 ; Lohof et al., 1996).

II.2.1. Neurogénèse chez l'humain

II.2.1.1. Neurogénèse développementale

Changeux et Danchin (1976) constatent que le cerveau du nouveau-né pèse environ 300g contre plus de 1300g chez l'adulte : la croissance cérébrale est en fait particulièrement rapide durant les premiers mois de la vie. Elle n'est que très peu liée à la multiplication de cellules neuronales puisque le nombre de neurones est surtout composé avant la naissance, la multiplication neuronale se déroulant essentiellement entre le deuxième et le quatrième mois de vie foetale. Le poids du cerveau est en fait lié à un accroissement du volume occupé par les axones, les dendrites et la glie, ce qui de manière corollaire entraîne une diminution de la densité des neurones.

De plus, la maturation ne se produit pas uniformément dans le cerveau : il existe des variations importantes d'une région cérébrale à l'autre, les régions postérieures se développant plus précocement. De même, il existe des variations d'une couche à l'autre ; ainsi, l'arbre dendritique des cellules pyramidales de la couche V se développe plus tôt que celui des cellules de la couche III.

II.2.1.2. Mécanisme biologique de la neurogénèse chez l'adulte

Des expériences ont mis en évidence que certaines zones du cerveau d'un mammifère adulte génèrent de nouveaux neurones. Ainsi, Altman (1962) a observé une neurogénèse dans le gyrus denté de rats adultes (i.e. dans l'hippocampe). Il a alors constaté que des « cellules indifférenciées » dans la zone subgranulaire du gyrus denté devenaient « différenciées » après avoir migré dans la couche cellulaire granulée (*Granular Cell Layer*, GCL). Les travaux d'Altman ont toutefois laissé de nombreuses questions en suspens, pour plusieurs raisons :

- les techniques d'identification de nouveaux neurones versus de nouvelles cellules gliales n'étaient pas encore disponibles ;
- les méthodes d'alors n'étaient pas suffisamment développées pour écarter l'idée que la prolifération de cellules chez les rongeurs était de trop bas niveau que pour affecter les réseaux neuronaux existants ;
- les concepts de cellules neuronales parallèles et des divisions neuroblastes différenciées n'étaient pas encore développés.

Ontogénétiquement, la formation du cerveau débute par le développement d'un tube neural, élément de base pour les cellules qui formeront le cerveau. Les neurones (et les cellules gliales) se forment à partir de cellules souches situées dans une couche cellulaire entourant le tube neural, dans la zone ventriculaire, via *le phénomène de différenciation*. Les cellules souches peuvent en effet se scinder en deux parties symétriques et produire deux cellules souches, ou asymétriquement et produire une cellule souche et une cellule progénitrice. Toutefois, il semble qu'il existe un nombre maximal de divisions avant qu'une cellule souche ne meure. Les cellules progénitrices créées migreront quant à elles dans les diverses parties du cerveau en se convertissant en cellules neuronales ou gliales et prendront la place de cellules détruites (Lasley, 2000). Gould, Tanapat et al. (1999) ont d'ailleurs observé que la neurogénèse n'est pas un phénomène intra-utérin uniquement, mais peut continuer toute la vie. De nouveaux neurones corticaux sont ainsi produits bien après la naissance notamment dans le bulbe olfactif (Sawamoto et al., 2006) et l'hippocampe (Shankle et al., 1998 ; Kempermann et Gage, 1999).

Ormerod et Galea (2001) affirment que le gyrus denté, la région subventriculaire et les bulbes olfactifs de mammifères adultes incorporent de nouveaux neurones dans leurs circuits existants (voir aussi Kempermann et Gage, 1998). Selon eux, dans le gyrus denté, les cellules situées entre le GCL et le hilus (la zone subgranulaire) se divisent (voir figure 7). Une ou plusieurs des cellules créées alors migrent le long du glie radial dans le GCL, où elles se transformeront en neurones (Cameron et al., 1993). De même, les cellules indifférenciées situées dans la zone subventriculaire se divisent et migrent dans les bulbes olfactifs, où elles se transforment également en neurones (Lois et Alvarez-Buylla, 1993).

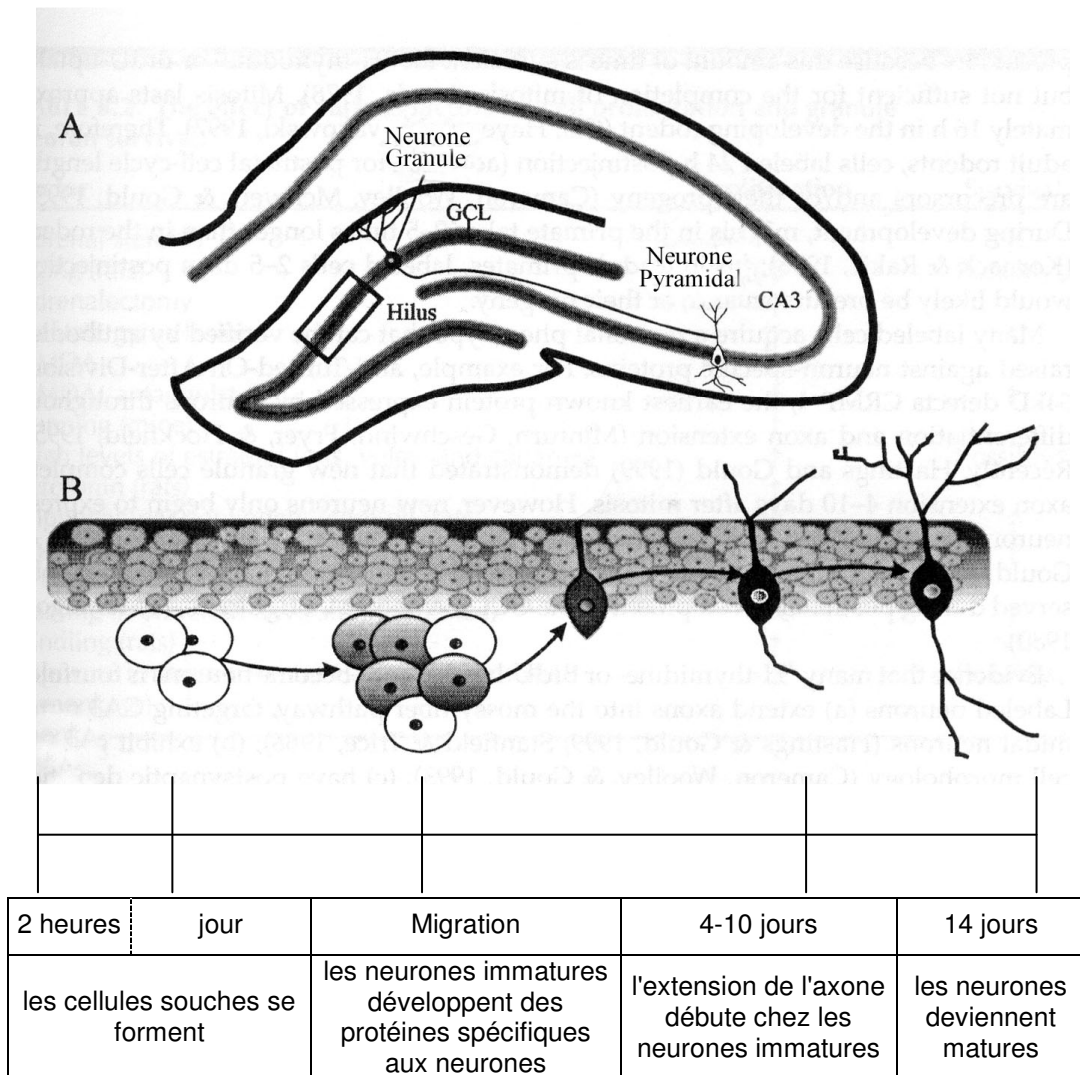


Figure 7: (a) Représentation coronale d'une section hippocampique et schéma de la maturation neuronale (b) développement de la maturation neuronale (Ormerod et Galea, 2001)

Un ensemble de procédures peut être utilisé pour démontrer que, *in vivo*, les cellules souches se divisent et qu'une certaine proportion de cellules sœurs a acquis un phénotype neuronal (et est donc devenue des neurones).

Au-delà de l'accroissement de volume cérébral, la maturation cérébrale consiste également en une maturation fonctionnelle des cellules et de leurs connexions. Durant les premiers mois de vie, une prolifération des connexions neuronales et une myélinisation axonale sont observées, préparant l'organisation des réseaux neuronaux complexes. Pour ce faire, il existe dans les premiers mois une arborisation exubérante, supérieure à la connectivité retrouvée chez l'adulte.

II.2.1.3. Fonctionnement de la neurogénèse adulte

L'intérêt pour la neurogénèse adulte a pris de l'importance lorsque Goldman et Nottebohm (1983) publient la preuve d'une neurogénèse dépendante de la saison dans le système relatif à la chanson chez le canari adulte. Par la suite, les études sur la génération de nouveaux neurones furent nombreuses. Notamment, Gould, Beylin et al. (1999) ont démontré que plus de 4000 neurones granules peuvent être produits dans le gyrus denté d'un rat adulte en deux heures de prolifération. La plupart de ces neurones croissent et deviennent un ensemble de connexions fonctionnelles parmi les 1,2 millions de neurones estimés dans leur GCL. Des résultats analogues ont pu être observés chez la musaraigne (Gould et al., 1997) et chez les ouistitis et macaques (Gould, Reeves et al., 1999). Kolb et al. (1998) ont d'ailleurs observé dans le cortex d'un animal ayant subi une lésion à son dixième jour, que de nouveaux neurones venaient remplir la partie lésée. Après examen du développement dendritique de ces neurones deux semaines plus tard, les neurones étaient immatures, avec des champs dendritiques très simples. A l'âge adulte, ces champs dendritiques ont considérablement évolué, pour atteindre une complexité comparable à celle observée chez le cerveau sain. Kolb et al. (2001) ont montré par la suite, en comparant des animaux lésés chez qui les tissus ayant repoussé ont été conservés ou retirés, que les tissus reformés supportent bien les récupérations fonctionnelles des fonctions perdues.

Dans le même temps, Eriksson et al. (1998) ont trouvé de nouveaux neurones dans les tissus du cerveau de patients humains qui ont reçu de la bromo-deoxyuridine pour surveiller les croissances de tumeurs précédant le cancer. Il s'agissait là d'une des premières observations de neurogénèse dans le cerveau humain adulte. Cette découverte dans le gyrus denté d'adultes humains confirme l'intérêt de l'étude de la neurogénèse chez des mammifères adultes. Comme dit précédemment, l'hippocampe, la zone subventriculaire et les bulbes olfactifs seraient les structures les plus plastiques dans le cerveau adulte, or ces zones dégénèrent chez les patients alzheimer et parkinson (Laasko et al., 1996). Ainsi, concernant l'hippocampe, West et al. (1994) observent que le gyrus denté resterait relativement intact chez les patients alzheimer, ce qui serait dû à une prolifération continue, alors que des régions tel le CA1 dégénéreraient. En élucidant les mécanismes qui contrôlent la prolifération de cellules dans le cerveau adulte humain, il deviendrait possible de tenter de freiner cette perte et les symptômes associés aux désordres neurodégénératifs.

II.2.1.4. Facteurs influençant la neurogénèse

Le développement de l'organisation synaptique du cerveau peut être affecté par différents facteurs (Greenough et al., 1987). La mise en évidence de ces facteurs est fondamentale, car n'importe quelle perturbation qui prolonge la neurogénèse ou la réinitie affectera le nombre de neurones et/ou de cellules gliales dans le cerveau. De la même manière, les événements qui stimulent l'activité du développement neuronal sont capables d'affecter la forme de l'organisation synaptique. Parmi ces facteurs, se retrouvent l'expérience, les hormones, le stress, les neuromodulateurs, les facteurs neurotrophiques, les blessures et les stimulants neuromoteurs, l'âge, la saison (appelée photopériode), les apprentissages dépendants de l'hippocampe ou encore l'exposition à un environnement complexe (Ormerod et Galea, 2001). Ces facteurs peuvent favoriser ou non la prolifération des neurones, ou leur survie (voir tableau II).

<i>Facteur</i>	<i>Prolifération</i>	<i>Survie neuronale</i>
Corticoïdes adrénales	-	
Age (rats)	-	sûrement -
Adrenalectomie	+	+
Lésions du gyrus denté	+	+
Augmentation du niveau d'estradiol	+	sûrement +
Sérotonine	+	
Apprentissage hippocampo-dépendant		+
Photopériodes courtes	+	+
Environnement enrichi		+
Exposition au stress	-	sûrement -

Tableau II : L'effet de divers facteurs sur la prolifération cellulaire et la survie de neurones
(Ormerod et Galea, 2001)

Les événements qui amènent une neuroplasticité peuvent être de type environnemental (apprentissage, stress, environnement riche) ou hormonal (adolescence, ménopause ou maladie). La neuroplasticité permet en fait d'incorporer l'expérience dans des réponses pertinentes lorsqu'il y a confrontation avec l'environnement.

II.2.1.4.1. Le stress

Différentes études ont montré que l'exposition à des stressseurs écologiquement pertinents supprime rapidement la prolifération cellulaire dans le gyrus denté de rats adultes, de musaraignes ou d'ouistiti (Gould et al, 1997 ; Gould et al, 1998). Ainsi, l'odeur d'un prédateur est naturellement aversive pour les rongeurs et bloque rapidement la prolifération de cellules dans le gyrus denté de rats comparés à des individus contrôles (Galea et al., 1996). Gould et al. (1997) trouvent également chez des musaraignes subordonnées une suppression de la prolifération de cellules dans le gyrus denté lorsqu'elles sont exposées pendant une heure à un mâle dominant. De même, lorsqu'un ouistiti est placé dans la cage d'un autre ouistiti pendant une heure, la prolifération neuronale dans le gyrus denté est arrêtée.

En fait, les événements stressants élèvent le niveau de stéroïdes et, du fait de leur dépendance au stress, provoquent une augmentation du glutamate, d'acétylcholine et/ou de sérotonine dans l'hippocampe. Puisque chaque facteur pris indépendamment influence la prolifération cellulaire, chacun pourrait potentiellement favoriser l'arrêt de la prolifération.

II.2.1.4.2. L'âge

Kuhn et al. (1996) ont montré que la prolifération de neurones diminue dans le gyrus denté de rongeurs sénescents.

II.2.1.4.3. Les pathologies expérimentalement induites

Des recherches ayant utilisé une variété de pathologies expérimentalement induites chez les rongeurs ont montré que les augmentations compensatoires peuvent être expliquées par la présence de lésions. Diverses études ont ainsi montré que des lésions dans l'amygdale accroissent la production de nouveaux neurones dans le gyrus denté de rats adultes (Racine, 1972 ; Parent et al., 1998).

II.2.1.4.4. La saison

De nombreuses modifications cérébrales dues à une neurogénèse apparaissent chez les oiseaux selon les saisons. Ainsi, durant la saison des amours, quand le mâle doit apprendre les chants afin d'attirer les femelles ou de défendre son territoire, le système nerveux relatif au chant incorpore de nouveaux neurones (Nordeen et Nordeen, 1990). Plus spécifiquement, de nouveaux neurones se développent au niveau du centre vocal supérieur de l'adulte mâle au printemps. De même, chez la femelle canari, la testostérone provoque des changements saisonniers au niveau du centre vocal supérieur, en favorisant la survie des nouveaux neurones (Rasika et al., 1994).

II.2.1.4.5. L'apprentissage dépendant de l'hippocampe

Rasika et al. (1994) ont montré que l'hippocampe subit des changements saisonniers chez les oiseaux, dus à une neurogénèse, lorsqu'il est impliqué dans les comportements de cache de nourriture. Gould, Beylin et al. (1999) ont découvert que les apprentissages impliquant l'hippocampe favorisent en fait la survie de neurones. Plus spécifiquement, ils trouvent plus de neurones développés chez les rats entraînés à des tâches impliquant l'hippocampe que chez des rats entraînés à des tâches non-hippocampiques. Greenough et al. (1999) tempèrent toutefois ces résultats en affirmant que l'apprentissage hippocampique peut aider les nouvelles cellules à survivre uniquement si cet apprentissage apparaît durant une période optimale de leur maturation.

II.2.1.4.6. L'expérience

Cela fait maintenant plusieurs années que l'influence de l'expérience sur la récupération de lésions corticales a été démontrée (Will et Kelche, 1992). Les changements neuronaux sur base de l'expérience peuvent en fait apparaître à divers niveaux de l'organisation neuronale. Ainsi, Poldrack (2000) explique que l'expérience sensorielle permet des changements à un niveau moléculaire (la transcription de gènes), à un niveau cellulaire (densité synaptique, propriété des champs synaptiques), à un niveau cortical (organisation de cartes spatiales) ou encore au niveau de systèmes (plasticité cross-modale). Certains changements plastiques semblent clairement résulter des changements au niveau de l'activité synaptique (e.g. la synaptogénèse, le sprouting ou l'extension de cartes corticales).

Toutefois, l'expérience affecte le cerveau différemment selon le niveau de développement neuronal. Ainsi, Kolb et al. (2001) observent qu'un rat ayant subi des blessures corticales faites durant la première semaine de naissance sera plus réceptif à l'expérience, et particulièrement dans les deuxième et troisième semaines de vie. Par contre, si d'autres blessures sont provoquées plus tardivement, le rat ne sera plus autant influencé par l'expérience car le cerveau a déjà utilisé une partie de sa capacité plastique.

II.2.1.4.7. L'environnement

L'impact de l'environnement sur le développement a pu être mis en évidence lors d'études dans lesquelles des animaux jeunes et âgés sont placés dans un environnement enrichi. Ces études montrent que l'environnement enrichi peut grandement améliorer les réponses comportementales des animaux. Hebb (1949) a ainsi montré un apprentissage supérieur dans une tâche de labyrinthe classique chez les rats « avec environnement enrichi » par rapport aux rats de laboratoire. Dans les années 60, l'équipe de Rosenzweig, à Berkeley (cités par Stiles, 2000), a montré l'influence de l'environnement enrichi sur l'anatomie cérébrale et sur les modifications chimiques. Notamment, Greenough et Chang (1989) ont démontré dans un ensemble d'études sur le rat que la variation dans les conditions environnementales peut influencer les patterns de connectivité synaptique. Ils constatent certains changements dans la morphologie cérébrale chez les rats soumis aux conditions riches. Dans leur étude, des rats issus de la même lignée ont été observés sous trois conditions : des groupes étaient placés soit en cage individuelle (CI), en cage sociale (CS) ou dans un environnement complexe (CE). Les CI et CS étaient des cages standard contenant seulement de la nourriture et de l'eau. Dans la condition CI, le rat était seul alors que dans la condition CS, ils étaient en petits groupes. Dans la condition CE, les animaux étaient placés en petits groupes de 12 ou plus, dans de grandes cages remplies d'objets divers. Les animaux étaient libres d'explorer, et les objets de la cage étaient fréquemment changés. L'analyse des différents cerveaux des animaux dans les trois groupes révèle des différences significatives dans le nombre de dendrites par neurone : les animaux placés dans la condition CE disposent de 20 à 25% de dendrites de plus que les animaux placés dans les autres conditions. Ces effets n'ont toutefois pas pu être associés à une caractéristique spécifique de l'environnement enrichi.

Une étude de Kempermann et al. (1997) a affiné ces résultats. Ces auteurs ont mis en évidence que, comparativement aux souris vivant dans un environnement standard, une souris vivant dans un environnement enrichi a plus de neurones vieux de plus de quatre semaines mais toutefois pas plus de cellules vieilles de 24h que les autres souris. Ces auteurs concluent que l'environnement enrichi favorise la survie de neurones plutôt que sa prolifération. Ils constatent également que les facteurs

accroissant la survie de cellules sont corrélés avec une meilleure performance dans les tâches d'apprentissages impliquant l'hippocampe. Kempermann et al. (1998) constatent d'ailleurs que la neurogénèse, diminuée chez les rongeurs sénescents, peut être favorisée en plaçant les animaux dans des environnements riches, ce qui suggère que la survie de nouveaux neurones dans un cerveau âgé peut être régulée.

En conclusion, les phénomènes de prolifération de cellules et de survie de nouveaux neurones sont étroitement liés à l'adaptation de l'individu à son environnement. Quand certaines conditions changent, il peut être avantageux de rapidement incorporer des neurones immatures dans des circuits existants pour favoriser des compétences (e.g. visuospatial, langage). Les apprentissages impliquant l'hippocampe notamment favorisent la survie des cellules (surtout des cellules aux premiers stades de maturation), qui peuvent être d'une très grande importance dans l'apprentissage immédiat. Les nouveaux neurones via le processus d'extension de l'axone et/ou leur maturation permettent d'incorporer de nouvelles informations grâce à leur grande plasticité.

II.2.2. Résultats chez l'être humain adulte

De récentes études chez l'adulte ont montré que la flexibilité dans l'organisation de systèmes neuronaux n'est pas limitée aux premières phases de développement. Ainsi, Mogilner et al. (1993) ont mesuré la distribution de l'activité dans la région sensorimotrice attribuée à la main de l'adulte ayant une fusion congénitale des doigts (i.e. syndactylie). Les observations préchirurgicales du cortex sensorimoteur montrent une pauvre définition somatotopique et un manque de limites claires entre les doigts. Les enregistrements pris plusieurs semaines après l'acte chirurgical montrent un grand changement dans la carte somatosensorielle, incluant une définition claire de chaque doigt.

Ramachandran (1993) a quant à lui observé la réorganisation sensorielle suivant l'amputation du bras. Les patients examinés rapportent des sensations de membre fantôme dans les régions de la face et des parties de bras. Chez trois patients, Ramachandran (1993) était capable d'observer des champs de référence clairement articulés à travers les régions de la face qui maintiennent l'organisation somatotopique des doigts de la main. Par exemple, chez un patient, quand la pommette était touchée, les sensations étaient reportées dans la pommette et dans le pouce fantôme ; quand le menton était touché, la sensation était ressentie dans le menton, mais également dans le petit doigt. En fait, Ramachandran (1993) note que dans la zone somatosensorielle du cerveau, les régions innervant la face sont adjacentes à la main et aux régions des bras. Comme cela a été montré dans le cadre d'études chez l'animal, il semble que les régions du cortex adjacent envahissent la région non fonctionnelle du cortex somatosensoriel, ce qui expliquerait ces observations expérimentales.

Si d'une part, la croissance neuronale est active toute la vie, d'autre part, dès la naissance, l'être humain perd des neurones en plus grande quantité : ce phénomène est appelé *apoptose*.

II.2.3. Mort neuronale

Les phases de mort cellulaire et de perte synaptique suivent une période d'une surproduction très importante de neurones et de synapses, comme dit précédemment. Le taux régional moyen de la surproduction neuronale chez les mammifères non humains est estimé à 50% (Janowsky, 1993). Chez l'animal, 20% à 80% des neurones selon les différentes régions corticales sont perdues (Oppenheim, 1985). Des résultats similaires ont été obtenus pour la perte synaptique chez les humains (Huttenlocher, 1990). Mort cellulaire et rétractation synaptique semblent être liées à une compétition pour l'acquisition de ressources (voir chapitre II.1.) régulée par des inputs du système (Changeux et Danchin, 1976). Les processus soustractifs modulent des patterns locaux de connectivité et aident alors à établir des patterns stables dans les connexions cérébrales. Changeux et Danchin (1976) ont suggéré que l'activité

électrique neuronale spontanée et évoquée stabiliserait certaines connexions, les autres étant éliminées. Cette élimination sélective des synapses en excès a été proposée comme un mécanisme essentiel permettant d'établir les connexions dans les systèmes complexes à moindre coût génétique. En effet, les gènes n'ont besoin de coder qu'un schéma grossier de connexions neuronales, l'arbre détaillé des connexions étant déterminé par l'activité spontanée des neurones et les interactions de l'organisme avec son environnement.

II.2.4. Conclusion

En conclusion, développement neuronal et apoptose permettent ainsi une extraordinaire plasticité du cerveau. Teskey (2001) rapporte que des synapses peuvent apparaître ou disparaître en moins d'une heure, que l'arbre dendritique peut croître ou décroître en quelques heures ou encore que des neurones peuvent être créés ou supprimés en quelques jours (jusqu'à 4000 neurones créés dans le gyrus denté du rat (Gould, Reeves et al., 1999) ou de la musaraigne (Gould et al., 1997) en moins de deux heures).

Les modifications cérébrales, appelées communément plasticité cérébrale, peuvent donc se dérouler sur plusieurs échelles de temps, dans des réseaux organisés de neurones excitateurs ou inhibiteurs, voire conciliant ces deux types. Cette neuroplasticité va autoriser une fabuleuse capacité d'adaptation. Elle aura notamment un rôle fonctionnel fondamental dans le processus d'apprentissage qui conduit à l'acquisition de capacités nouvelles.

Chapitre III : La neuroplasticité

La capacité de changement et d'intégration du système nerveux, souvent qualifiée de plasticité, est nécessaire au développement humain. En effet, l'aptitude à apprendre de nouvelles habiletés et à former de nouveaux souvenirs se maintenant la vie durant est une condition nécessaire à l'adaptation à l'environnement. Même si la compréhension des mécanismes responsables de l'apprentissage et d'autres changements plastiques du cerveau adulte reste un des défis majeurs des neurosciences modernes, il est communément admis que ces phénomènes sont fondés sur des modifications soigneusement régulées de la force des liens synaptiques existant à un moment donné (Purves et al., 1997)¹¹. Des expériences conduites sur diverses espèces animales ont ainsi montré que cette force synaptique pouvait être altérée, modifiée, pour des durées qui vont de quelques millisecondes jusqu'à des mois, voire plus. Ce genre de modifications diffère grandement des changements qui ont lieu à la naissance de l'enfant, et qui reposent en grande partie sur des modifications du « câblage intercellulaire » par ajout ou retrait de connexions.

III.1. Définition

Poldrack (2000) observe que le système nerveux se modifie sur base du développement et de l'expérience à travers l'existence. Des changements apparaissent à de multiples niveaux de l'organisation neuronale, allant de modifications microscopiques (e.g. au niveau des molécules ou des synapses) à des modifications macroscopiques (e.g. au niveau de larges champs corticaux ou de réseaux neuronaux).

¹¹ Si la neuroplasticité est aujourd'hui bien étudiée, il faut évoquer un champ de connaissance très récent développé par l'équipe de Volterra à Lausanne, qui investit les connexions cérébrales au niveau de la glie, et l'influence de ces cellules sur les fonctionnement neuronal et synaptique. Si les premiers résultats sont extrêmement prometteurs, ils sont actuellement trop récents pour pouvoir être utilisés dans le présent travail.

Le concept de plasticité cérébrale peut se définir comme « *l'ensemble des processus continus permettant des modifications à court, moyen et long terme de l'organisation neurosynaptique dans le but d'optimiser le fonctionnement des réseaux du système nerveux central* » (Etard et Tzourio-Mazoyer, 2003).

Selon Stiles (2000), la plasticité se caractérise par :

- la référence à un processus : dans chaque cas, le terme de plasticité réfère à une certaine dynamique caractéristique du système neuronal qui permet un changement à un niveau structural ou fonctionnel ;
- l'adaptation : le changement observé est généralement adaptatif en recrutant des ressources nouvelles ou différentes en réponse à certaines demandes extérieures ;
- l'organisation : le processus est systématique, il reflète une interaction entre des caractéristiques structurales et des inputs provenant de l'environnement.

La plasticité naturelle intervient aussi bien lors des phénomènes d'élaboration des nouvelles connexions au cours de l'apprentissage que pour le maintien des réseaux neuronaux à l'âge adulte. Pantev et al. (1998) distinguent diverses réorganisations physiologiques des cartes fonctionnelles corticales :

- soit une redistribution à court terme, rapide et transitoire (e.g. sensorimotrice, au moment de l'apprentissage d'une séquence complexe) ;
- soit une redistribution durable (e.g. l'extension de la taille de la représentation corticale de l'aire motrice primaire de la main chez les violonistes ou de l'aire auditive primaire chez les musiciens).

Selon Shaw et McEachern (2001, p.3), la neuroplasticité est une propriété fondamentale des neurones et du système nerveux à tous les niveaux et pour toutes les espèces. Notamment, les données recueillies auprès d'humains et d'animaux montrent que la plasticité joue un rôle central dans le développement normal des systèmes neuronaux, permettant une adaptation et une réponse aux inputs exogènes comme endogènes (Stiles, 2000). Avec le développement, les systèmes neuronaux se stabilisent et les patterns optimaux de fonctionnement s'achèvent. Si la stabilisation réduit la capacité du système à s'adapter, elle ne l'élimine pas.

Ormerod et Galea (2001) définissent quant à eux la neuroplasticité comme une modification morphologique et/ou physiologique dans une cellule ou un groupe de cellules qui change la communication intercellulaire. Plus spécifiquement, ces changements apparaîtraient par des modifications au niveau des propriétés électrophysiologiques, du nombre de récepteurs ou de leur sensibilité, du nombre de synapses ou du nombre de cellules, modifications qui altèrent les relations cellulaires.

III.2. Historique

La plasticité neuronale a depuis longtemps été un thème important en psychologie et en neurosciences. Les pionniers dans ce domaine sont Golgi et Ramón y Cajal (cités par Teskey, 2001) qui réalisèrent une visualisation microscopique de l'anatomie d'un neurone, incluant le corps cellulaire, les dendrites et les axones. La base de la connaissance neuronale a alors été établie : les neurones sont des unités qui forment les signaux de base du système nerveux, chaque neurone étant une cellule qui est connectée à d'autres. Déjà en 1893, suite à ces découvertes, Tanzi (1893, cité par Teskey, 2001) proposa l'idée d'une plasticité neuronale qui pouvait influencer les jonctions entre neurones. Plus tard, Sherrington (1906) appela ces mêmes jonctions des synapses. L'idée que le cerveau est composé de neurones interconnectés, et qu'un changement dans le comportement est corrélé à un changement dans les propriétés cellulaires et synaptiques, continue encore aujourd'hui à servir de base aux théories de la neuroplasticité.

Depuis lors, la recherche de l'organisation de base des structures cérébrales, ainsi que les mécanismes et les règles expliquant comment le cerveau change, occupent les neurophysiologistes et les neuropsychologues. Les scientifiques qui se sont penchés sur les mécanismes sensoriels ont découvert par la suite l'existence de neurones inhibiteurs et excitateurs et l'organisation supérieure de ces neurones en champs réceptifs. Les travaux pionniers de Lashley (1950) sur la mémoire ont fortement contribué à la perception moderne du fonctionnement cérébral, et plus particulièrement de la plasticité. Il a observé que le cerveau n'est pas capable de

stocker une information spécifique dans un neurone bien précis, mais plutôt que la mémoire est distribuée à travers le cortex. Bien plus tard, Laasko et al. (1996) ont montré que les bulbes olfactifs, la zone subventriculaire, mais surtout l'hippocampe sont les structures les plus plastiques dans le cerveau adulte. Or, comme le rappelle Lespinet (1999), l'hippocampe est impliqué dans l'activité mnésique, qui sous-tend elle-même d'autres activités cognitives dites supérieures (e.g. le langage). Phénomènes plastiques et mémoire sont donc intimement liés. Cette observation concernant la mémoire fut ensuite largement étendue à de nombreux autres champs de la cognition.

III.3. Un modèle de la neuroplasticité

La neuroplasticité couvre un champ important dans le domaine des neurosciences, incluant le développement, la récupération fonctionnelle suite à des lésions cérébrales ou encore l'apprentissage. L'une des questions clefs, et sur laquelle les chercheurs sont partagés, est de savoir s'il y a un processus fondamental pour toutes les formes de neuroplasticité ou s'il existe différentes procédures distinctes.

Une simple définition de la neuroplasticité comme n'importe quel changement dans la forme ou la fonction neuronale n'est pas très intéressante dans la construction de théories ou dans le développement de modèles. Ce qui est nécessaire, c'est un cadre théorique général dans lequel les théories et modèles de la neuroplasticité peuvent être développés et testés. Selon Teskey (2001), la fonction primaire du cerveau est de générer un comportement approprié dans des contextes particuliers. Les animaux ont un cerveau qui n'est pas seulement sensible au contexte, mais également capable de changer le comportement d'un animal selon son expérience et son niveau de vie. Selon cet auteur, toute théorie générale de la neuroplasticité ou toute recherche sur le sujet doit dès lors être reliée au comportement. Le but des neurosciences est donc de découvrir les détails de l'activité cérébrale, incluant plasticité et comportement.

Un tel modèle a été proposé par Tinbergen en 1968. Cet auteur a adapté son cadre théorique aux questions de la neuroplasticité, en se fondant sur la position philosophique moniste et centrale en neurosciences qui définit le cerveau comme l'unique générateur du comportement. Tinbergen suggère qu'il y a quatre domaines communs à toutes les zones de la biologie, chacun requérant sa propre explication. Les quatre domaines, se complétant, correspondent aux mécanismes impliqués (la causalité proche), à l'ontogenèse (le développement), à la phylogenèse (la généalogie) et à l'évolution (la fonction). Chaque domaine est nécessaire pour une compréhension complète du comportement et donc de la neuroplasticité. Teskey (2001), reprenant les idées de Tinbergen, explique ces quatre niveaux en développant l'exemple de la mémoire olfactive chez le mouton.

III.3.1. La causalité proche

La causalité proche réfère aux mécanismes directs qui provoquent un comportement particulier ou qui causent un changement dans un comportement particulier. Elle décrit les phénomènes qui se déroulent sur peu de temps et permet de répondre à la question du « *Comment ?* ». Par exemple, dans l'exemple donné, cela permet de répondre à la question : « Comment les brebis reconnaissent-elles l'odeur de leurs propres agneaux ? ». Pour ce faire, les mécanismes sont décrits selon un certain nombre de niveaux organisationnels, tels l'individu, le cerveau, la structure, le réseau et la communication intercellulaire. Concernant l'exemple, Kendrick (1994) a démontré que les brebis pouvaient reconnaître l'odeur de leurs agneaux deux heures après leur naissance. Cela veut dire que le comportement de la brebis a été altéré par une expérience codant une odeur spécifique peu après la parturition. Le cerveau de l'animal, la corde spinale, le système nerveux périphérique et les muscles ont appris de nouvelles choses. A un niveau cérébral, ceci peut s'expliquer par une altération du flux sanguin et du support glial. A un niveau structurel, il y a eu vraisemblablement des changements au niveau des bulbes olfactifs. Au niveau des réseaux, des neurones interconnectés se sont comportés de manière différente. Il y a eu probablement un changement au niveau des communications intercellulaires par des phéromones, des hormones, notamment de croissance, ou des neurotransmetteurs

et au niveau cellulaire, de nouvelles cellules peuvent avoir été incorporées dans le système et d'anciennes cellules remplacées. Tous ces niveaux sont des mécanismes de causalité proche qui ont besoin d'être adéquatement décrits et mesurés. De plus, l'interaction et la relation entre ces niveaux doivent également être décrites dans le but d'obtenir une vision intégrative de la neuroplasticité.

III.3.2. Le niveau ontogénétique

La considération ontogénétique de Tinbergen est une approche du comportement qui intègre un « *life-span* », une perspective développementale. Par exemple, la question « Quels sont les comportements qu'un mouton exprime aux différents stades de sa vie ? » va porter sur l'évolution de l'animal, sur une perspective. La perspective développementale est en relation avec l'histoire développementale d'un organisme et les mécanismes qui modifient leurs comportements au travers de la vie. La compréhension d'un comportement se réfère aussi aux changements qui apparaissent à travers de longues périodes de temps (par opposition aux causalités proches). Les mécanismes développementaux, comme les changements hormonaux qui sous-tendent la réorganisation du corps juvénile créant de nouveaux comportements (e.g. l'activité sexuelle), sont aussi neuroplastiques. Il est ainsi possible d'imaginer un continuum temporel « causalité proche/perspective développementale » responsable des changements de comportements.

III.3.3. Le niveau phylogénétique

L'explication phylogénétique du comportement reprend l'ensemble des progressions dans l'évolution d'une espèce ayant formé un comportement, et les mécanismes le sous-tendant, issues de certaines organisations préexistantes. En pratique, les explications phylogénétiques du comportement sont souvent négligées or, la connaissance des relations phylogénétiques est pertinente pour comprendre certains mécanismes neuroplastiques particuliers chez certaines espèces. Ainsi, concernant la mémoire olfactive du mouton, il faut tenir compte en même temps des capacités et des limites de cette espèce.

Les considérations phylogénétiques impliquent aussi la relation généalogique entre toutes les formes vivantes, c'est pourquoi il est intéressant d'étudier les modèles animaux pour les appliquer à l'homme. L'évolution a modelé la biologie et les comportements sur de nombreuses générations, mais plusieurs mécanismes ont été toutefois très bien conservés. Cela a amené certains scientifiques à s'intéresser à des invertébrés relativement simples, plus faciles à étudier, comme modèles de systèmes plus complexes. Si l'étude des autres animaux peut mener à de grandes découvertes pour notre espèce, il faut rester prudent. Différentes espèces sont fort éloignées de la nôtre, ce qui limite la recherche des comportements, et de leurs générateurs biologiques, communs. Il est acquis toutefois que nous avons besoin des modèles animaux pour comprendre les comportements humains.

III.3.4. Le niveau fonctionnel

La dernière approche est la recherche du sens, de la fonction, au niveau adaptatif. Cela permet de répondre à la question du « *Pourquoi ?* », et par exemple, « Pourquoi les brebis apprennent-elles l'odeur spécifique de leurs agneaux ? ». En fait, historiquement, les animaux capables de reconnaître l'odeur spécifique de leurs petits ont un certain avantage (au niveau reproductif) par rapport à ceux qui n'ont pas cette capacité. Les évolutionnistes affirment que les mécanismes de neuroplasticité qui sous-tendent le comportement appris est créé, et maintenu, par une sélection naturelle des comportements pertinents. Les explications fonctionnelles permettent également de faire une distinction entre les mécanismes de neuroplasticité qui se déroulent normalement et ceux qui surviennent à cause de pathologies (e.g. une tumeur).

En conclusion, selon Tinbergen, la neuroplasticité est un phénomène biologique, et sa nature et son origine pourraient être mieux compris dans un cadre théorique se référant à cette discipline.

Si la compréhension du mécanisme peut être abordée de manière philosophique, la neuroplasticité reste une modification biologique.

III.4. La dynamique des réseaux cérébraux

La neuroplasticité est souvent vue comme la capacité du système nerveux à passer par des modifications fonctionnelles et morphologiques adaptatives. Elle se retrouve ainsi dans toutes les espèces. La plasticité synaptique (i.e. des changements dans la force ou l'efficacité de la transmission synaptique), une des nombreuses formes de neuroplasticité, a beaucoup été étudiée, et plus particulièrement les changements à long terme dans l'efficacité synaptique de la région CA1 de l'hippocampe.

Les principaux mécanismes de réorganisation sont la potentialisation de connexions existantes et la croissance de nouvelles connexions. Des dépressions extrêmes de l'activité, comme les déafférentiations ou la perte de cibles normales pour les projections neuronales, peuvent provoquer la croissance de nouvelles connexions parfois sur des distances considérables.

De nombreux auteurs ont tenté de modéliser la manière dont les réseaux neuronaux pouvaient se concevoir. L'une des théories les plus pertinentes a été proposée par Hebb en 1949. Cette théorie, probabiliste, est encore aujourd'hui la référence dans l'élaboration de réseaux de neurones.

III.4.1. La théorie de Hebb

En 1949, Hebb a proposé une théorie neurobiologique du fonctionnement cortical qui peut être considérée comme une alternative aux approches localisationnistes et holistiques traditionnelles. Pour rappel, les défenseurs de la théorie localisationniste proposent que de petites zones corticales soient pleinement capables de réaliser des opérations cognitives complexes. Selon cette idée, les processus psychologiques sont réduits à une seule zone et aucune autre zone n'y contribue. Au contraire, l'approche holistique présuppose que le cortex entier réalise l'activité de manière équipotentielle et ce, pour toutes les opérations cognitives.

La vue de Hebb est tout à fait différente. Selon cet auteur, les assemblages de cellules avec des topographies corticales définies formeraient des représentations neurobiologiques d'éléments cognitifs, comme les figures de la gestalt ou les mots. Contrairement à la position localisationniste, Hebb affirme que les neurones de parties très différentes du cortex peuvent être impliqués dans des fonctions cognitives distribuées. Le point de vue hebbien diffère également de l'idée holistique, réfutée par Hebb, qui propose plutôt des agrégats de zones définies.

En fait, le modèle hebbien est basé sur trois règles fondamentales du fonctionnement cortical :

1. les neurones coactifs deviennent associés ;
2. l'association peut apparaître entre des neurones adjacents ou distants ;
3. si les neurones deviennent associés, ils développeront une unité fonctionnelle.

La théorie de Hebb se fonde sur la force synaptique existant entre neurones, qui serait responsable de l'apprentissage. Cet auteur décrit notamment les « *synapses de Hebb* » qui, selon lui, se modifient selon leur degré d'activation : plus une connexion entre deux neurones est renforcée (i.e. activée), plus grande est la chance que ces deux neurones s'activent en même temps par la suite. Ainsi, le poids des connexions entre les neurones encode les invariants de l'environnement, développant une dynamique de l'apprentissage par modification du réseau selon l'expérience. Les liens synaptiques permettent l'établissement d'engrammes dans le cerveau qui représenteraient l'information apprise. Si Hebb n'a pu démontrer leur existence, des recherches ultérieures ont prouvé que ce concept était correct. La manifestation physique de ces connexions a été mise en évidence par Lomo (1966), qui l'appela « *potentialisation de fréquence* » (*frequency potentiation*). Cet effet est aujourd'hui appelé *potentialisation à long-terme*.

III.4.2. La potentialisation à long terme

III.4.2.1. Définition

La potentialisation à long-terme (LTP) se définit comme une « *altération durable dans la transmission synaptique* » (Cain, 2001). La LTP est habituellement considérée comme un mécanisme sous-tendant le stockage de la mémoire dans le cerveau. Elle est donc étudiée dans les zones du cerveau étroitement associées au stockage dans la mémoire des comportements, comme la formation hippocampique et, à un niveau moindre, le néocortex cérébral.

Le mécanisme de la LTP est simple. Après une intense stimulation d'inputs d'un neurone, une période de sensibilité se crée. Si par exemple, un input A active un neurone alors qu'un input B ne l'active pas, la co-activation transitoire de A et B pendant un temps pourrait potentialiser l'efficacité de B, ce qui rendrait B effectif et changerait les propriétés de réponse du neurone activé. Ce mécanisme porte le nom de « *neuromodulation coactive* ». A l'opposé, une activité non corrélée peut affaiblir ou diminuer l'efficacité des inputs, créant une dépression à long-terme. Selon Kaas (2001), le corrélât neuroanatomique de ce phénomène se situe au niveau des neurones, qui modifient le nombre et les localisations des contacts synaptiques à travers une croissance locale d'arbres dendritiques et axonaux. Withers et Greenough (1989) ont ainsi montré que des rats, confrontés à de nouvelles expériences d'apprentissage, à des environnements sociaux enrichis ou à la présentation de stimulations sensorielles, développent des dendrites plus complexes.

Le modèle communément accepté du stockage de l'information implique l'établissement de réseaux de neurones, de manière à encoder les aspects importants de l'expérience. Ces réseaux neuronaux, qui peuvent être relativement importants, impliquent des milliers, si pas des millions de neurones, et représenteraient l'expérience elle-même (Kudrimoti et al., 1999). La LTP serait le moyen par lequel ces réseaux sont formés et maintenus. Cela implique que :

- les réseaux soient capables d'être formés rapidement ;
- les interconnexions ou la géométrie des réseaux soient préservées à travers le temps afin d'éviter la perte d'expérience ;
- la réactivation de réseaux neuronaux résultant d'expériences antérieurement apprises soit possible (i.e. le rappel) ;
- l'activation partielle d'un réseau (e.g. par des caractéristiques dégradées) soit suffisante pour réactiver le réseau entier (i.e. la reconnaissance).

La rapidité de la formation de réseaux et leur stabilité à travers le temps sont des caractéristiques importantes lorsque les réseaux neuronaux sont identifiés comme capables de stocker de l'information. Il devient possible de concevoir comment la représentation neuronale de l'expérience peut activer des ensembles neuronaux et comment ces ensembles peuvent s'interconnecter lors de périodes d'activité neuronale grâce à la LTP, qui va servir de lien pour maintenir le réseau. En ce sens, la LTP peut être considérée comme un mécanisme général chargé de l'établissement et du renforcement des circuits neuronaux responsables de tâches spécifiques.

La capacité des zones autour de l'hippocampe à supporter des LTP a été établie par Racine et al. (1983). Ces auteurs ont également observé que d'autres régions soutenaient ce type de potentialisation, tels le néocortex ou le cervelet. Toutefois, le fait que la LTP ait été observée en premier lieu dans l'hippocampe soutient l'idée que l'hippocampe soit impliqué dans l'apprentissage. Cela a été confirmé par des observations cliniques faites auprès de patients épileptiques chez qui il a fallu retirer l'hippocampe, et qui présentaient par la suite de graves problèmes d'apprentissage et de mémoire.

III.4.2.2. Description neurophysiologique de la LTP

Il y aurait en fait deux temps lors de l'apparition d'une LTP, qui référerait à une potentialisation à court-terme (STP) avant la LTP proprement dit. La STP, qui représenterait l'encodage en mémoire à court-terme, se dégraderait après quelques minutes alors que la LTP persisterait durant un certain nombre de semaines dans l'hippocampe et ce, jusqu'à 8 semaines dans le néocortex (Trepel et Racine, 1998). Cette observation soutient différentes théories affirmant que la LTP serait plus longue dans le neocortex que dans les zones sous-corticales car il serait le site où les engrammes stockés en mémoire à long-terme sont établis. Cependant, personne n'a encore pu montrer qu'une LTP persiste tant qu'un apprentissage comportemental est réalisé.

Une propriété particulière rend les LTP attractifs comme modèle d'apprentissage : la « coopération », appelée également « associativité ». L'activation simultanée d'inputs synaptiques faibles et forts produit une LTP d'input faible, alors que l'activation d'inputs faibles seuls ne permet pas de produire de LTP (Levy et Steward, 1979). En général, une LTP produite par des activations simultanées de différents inputs est plus importante que la somme des LTP produites par une activation séparée de ces mêmes inputs (Cain, 2001 pour revue).

Les résultats concernant la LTP ont toutefois des limites. Premièrement, la majorité des travaux ont été réalisés sur des coupes de cerveau. Cette technique est utile pour étudier les mécanismes neuronaux de la LTP mais comporte certaines limites pour définir correctement si les LTP sous-tendent les apprentissages. Deuxièmement, la LTP implique des techniques de laboratoire qui sont relativement « grossières » lorsqu'elles sont comparées à l'anatomie et aux fonctions détaillées du cerveau. L'activation simultanée de centaines de neurones par pulsions électriques provenant d'un stimulateur n'est pas nécessairement idéale pour simuler ce qui se passe réellement. Si l'apprentissage sélectif altère des synapses d'une certaine manière dans un certain nombre de régions cérébrales, il est difficile, voire impossible de détecter les synapses modifiées. Troisièmement, les divers travaux ont concerné la LTP au niveau de l'hippocampe. Les travaux impliquant d'autres régions sous-corticales sont relativement peu nombreux, et les travaux sur le néocortical ont

seulement débuté ces dernières années. Enfin, aucune étude n'a encore pu montrer l'apparition d'une LTP lors d'un apprentissage naturel.

La LTP permet de décrire le mécanisme sous-tendant la création de réseaux neuronaux dans le cadre d'un développement normal. Il est nécessaire toutefois de décrire comment ces réseaux se redéfinissent lorsque ceux-ci sont partiellement, ou entièrement détruits.

III.5. La réorganisation fonctionnelle cérébrale

Une forme extrême de la neuroplasticité serait le complet remodelage d'une région du cerveau par un accroissement/décroissement de neurones.

En principe, il y a trois moyens pour que le cerveau montre des changements plastiques qui puissent amener une récupération. Premièrement, cela pourrait être des ***changements dans l'organisation des circuits restés intacts*** dans le cerveau. L'idée générale est que le cerveau se réorganise pour « *faire plus avec moins* ». Il est peu probable qu'une structure complexe intégrée comme le cortex cérébral puisse subir une réorganisation des connexions corticales de manière purement spontanée. Toutefois, lors de la récupération d'une blessure corticale, un changement dans l'organisation intrinsèque de circuits corticaux locaux dans des régions directement ou indirectement touchées par la lésion est envisageable. Par exemple, la récupération de fonctions motrices après accident, qui peut se dérouler sur plusieurs semaines voire des mois, est souvent attribuée à une réorganisation neuronale (Ward et al., 2003). Il semble que cela soit dû au recrutement d'autres réseaux relatifs à la motricité à la base de cette récupération.

Deuxièmement, cela pourrait être *la génération de nouveaux circuits*. La réorganisation cérébrale pourrait être stimulée par une certaine thérapie comportementale ou par l'application de certains traitements. Un stimulus pourrait influencer les processus dans le reste du cerveau ou pourrait améliorer la production de nouveaux circuits. Il semble peu probable que les changements neuronaux induits puissent avoir lieu lors d'une réorganisation intrinsèque du cortex. Dès lors, les changements neuronaux induits sont plus envisageables que des changements endogènes, peut-être parce que le traitement pourrait agir sur le cerveau entier plutôt que dans certaines régions localisées.

Troisièmement, cela pourrait être *une génération de neurones et de cellules gliales* pour remplacer certains neurones perdus, l'existence de cellules souches qui croissent en neurones et en cellules gliales ayant été démontrée. Il est dès lors possible que la neurogénèse puisse être stimulée après la lésion, spécialement durant le développement, et que ces neurones remplacent ceux perdus lors de lésions ou de maladies.

Ces observations semblent indiquer qu'une réorganisation cérébrale peut se traduire selon différentes formes et à différents moments : elle survient lors du développement du cerveau mais également lorsqu'il s'agit de réorganiser des fonctions plus anciennes.

Concernant la récupération cognitive suite à une lésion cérébrale, elle peut aussi prendre plusieurs formes. Tout d'abord, un processus de récupération dite « spontanée », plus ou moins important et temporellement proche de l'apparition de la lésion, a lieu. Ensuite, une réorganisation cérébrale plus profonde s'opère, tant endogène qu'exogène, selon différents patterns.

III.5.1. Modèles théoriques de la récupération « spontanée »

Les premiers modèles, décrits fin du XIX^e siècle début du XX^e, se fondent sur l'idée d'une réorganisation du fonctionnement cérébral. Trois théories initieront la pensée moderne de la réorganisation fonctionnelle (Seron, 1979).

III.5.1.1. Le modèle hiérarchique de Jackson (1883)

Ce modèle suggère que dans le cas d'une lésion destructive, plus le centre cérébral atteint est élevé dans la hiérarchie fonctionnelle du système nerveux central, plus les possibilités de prise en charge de la fonction perturbée sont importantes.

Pour Jackson, une fonction donnée est représentée plusieurs fois (i.e. à plusieurs niveaux) dans le système nerveux central et n'est donc pas localisable dans une seule région. En fait, les niveaux supérieurs d'intégration (qui sont les parties du système nerveux central apparaissant le plus tardivement dans l'évolution phylogénétique des espèces) contrôlent une fonction donnée d'une manière plus fine et plus différenciée que les niveaux inférieurs. Ces niveaux supérieurs d'une part seraient plus excitables et d'autre part inhiberaient les niveaux inférieurs d'intégration. Ainsi, un niveau supérieur est plusieurs fois représenté dans des fonctions hiérarchiquement inférieures. En cas de destruction d'une fonction inférieure, les centres restants où la fonction supérieure est représentée également peuvent assurer la fonction, c'est le principe de *compensation fonctionnelle*.

Par contre, l'atteinte d'un niveau supérieur est plus grave car il y a :

- 1) une désorganisation fonctionnelle du centre supérieur ;
- 2) une désinhibition parallèle et une désorganisation des centres inférieurs.

III.5.1.2. Le principe de substitution de Munck (1881) et l'équipotentialité fonctionnelle de Lashley (1928)

Dès la fin du XIX^e siècle, Munck propose le *principe de substitution*, qui suggère que des régions cérébrales non engagées dans une activité au moment de l'atteinte cérébrale peuvent se substituer à la zone lésée. Lashley, en 1928, évoque une variante de la théorie de Munck, affirmant que toute zone cérébrale peut, en cas d'atteinte, prendre en charge une fonction ordinairement accomplie par une autre : il s'agit de la *théorie de la récupération due à l'équipotentialité fonctionnelle* des aires cérébrales.

Ces hypothèses théoriques furent étayées par les observations cliniques de von Monakov (1914) sur le diaschisis. Le diaschisis correspond à « un choc fonctionnel transitoire », à la désactivation d'une région intacte distante mais anatomiquement et fonctionnellement connectée à la région lésée. En effet, il est aujourd'hui reconnu qu'une lésion entraîne une modification et une diminution des afférences des centres connexes, ce qui amène un état de choc. Cette inhibition provisoire disparaît progressivement et un tableau d'amélioration en résulte alors, la récupération étant en rapport avec la levée progressive de la désactivation. Ce mécanisme de restauration était initialement considéré comme prépondérant. Si sa signification fonctionnelle reste imprécise, car il est difficile de corréliser le devenir clinique du patient en fonction du diaschisis, il est certain qu'il participe au processus de réorganisation fonctionnelle intracérébral.

III.5.1.3. Les théories consécutives

Plusieurs théories neuropsychologiques se sont fondées sur ces thèses anciennes. Ainsi, Mishkin (1957) propose la distinction, au sein d'un centre fonctionnel, d'un foyer central et d'un champ périphérique. Selon lui, la récupération survient pour autant que le foyer fonctionnel n'est pas gravement touché et elle est meilleure encore lorsque l'atteinte est limitée à une partie dudit champ fonctionnel. Cette conception s'accorde notamment avec les observations recueillies en clinique humaine par Luria (1970), qui a montré que la gravité du tableau aphasique lors de lésions traumatiques était variable selon la localisation de la lésion dans ou hors de la zone du langage.

Luria a souvent discuté du problème de la récupération fonctionnelle et présente une théorie composite qui reprend le principe de diaschisis de von Monakov, la reprise fonctionnelle par transfert hémisphérique, la prise en charge de la fonction perturbée par les aires avoisinantes (surtout lorsqu'il s'agit des niveaux supérieurs d'intégration) et enfin la théorie de réorganisation fonctionnelle complète.

Selon Luria, deux phénomènes sont importants dans la réorganisation cérébrale : l'hypersensitivité de dénervation et le bourgeonnement axonal. L'hypersensitivité correspond à une augmentation de la réactivité neuronale d'un neurone partiellement isolé suite à la rupture d'une partie de ses connexions. Le bourgeonnement axonal collatéral (appelé également « *sprouting* ») implique soit l'existence d'une régénération des terminaisons axonales du neurone lésé lui-même, soit la possibilité pour les neurones non lésés de remplir par bourgeonnement axonal l'espace libéré suite à la lésion.

III.5.1.4. Les variables intervenant dans la récupération post-lésionnelle (Seron, 1979)

La liste des variables impliquées dans la récupération consécutive à une lésion est reprise dans le tableau III.

<i>Variables générales</i>	<i>Variables spécifiques</i>	
	<i>neurologiques</i>	<i>comportementales</i>
1. âge du sujet	1. type de lésion	1. gravité des troubles
2. état de santé général	2. mode d'installation de la lésion	2. nature des troubles
3. dominance cérébrale	3. étendue et localisation	
4. sexe		
5. environnement pré- per- et post- lésionnel		

Tableau III : Liste des variables intervenant dans la récupération post-lésionnelle (Seron, 1979)

A ces variables principales s'en ajoutent encore quelques-unes, comme par exemple, la présence ou l'absence de troubles associés, la personnalité antérieure du patient, sa motivation à récupérer, la prise de conscience des troubles, etc. Seron constate entre toutes ces variables de nombreuses interactions.

III.5.2. Les différents types de réorganisation

Suite à ces constatations, des modèles récents de réorganisation ont été proposés. Grafman (2000) a condensé ceux-ci dans un article récapitulatif.

Cet auteur affirme que pour réaliser une tâche cognitive complexe, un ensemble de modules est activé en coopération. Le cerveau humain peut donc être perçu comme un ensemble de modules fonctionnels pouvant être combinés pour résoudre une tâche. Lorsque certains modules dysfonctionnent ou sont détruits, le cerveau subit une réorganisation fonctionnelle. En comparant les marqueurs anatomiques des régions cérébrales chez un corpus de sujets, Crivello et Tzourio-Mazoyer (2003) précisent que les régions sous-tendant les fonctions primaires sont moins hétérogènes que celles sous-tendant les fonctions cognitives supérieures, ce qui pour eux indiquent que ces derniers soient plus sensibles au contexte environnemental ainsi qu'aux phénomènes de plasticité.

Quatre formes majeures de la neuroplasticité fonctionnelle peuvent être étudiées chez les humains :

- l'adaptation d'une zone homologue ;
- la réassignation cross-modale ;
- l'expansion de la zone ;
- la compensation par réattribution (« *compensatory masquerade* »).

L'adaptation d'une zone homologue consiste en l'hypothèse d'un processus cognitif suppléant l'activité déficitaire dans une région homologue de l'hémisphère opposé. Ce phénomène, dit de « démasquage », consiste en l'attribution à un autre réseau de la fonction perdue. La réassignation cross-modale apparaît quand des structures préalablement attribuées à une certaine sorte d'inputs sensoriels acceptent ensuite des inputs d'autres sens. L'expansion de la zone représente l'élargissement d'une région fonctionnelle du cerveau, notamment sur base de l'expérience. Enfin, la compensation par réattribution est l'attribution nouvelle d'un processus cognitif particulier pour résoudre une tâche. Une cinquième technique, exogène, peut être

envisagée, et consiste en la transplantation de nouveaux neurones. Cette technique est toutefois encore aujourd'hui relativement peu validée quant à ses effets bénéfiques sur le fonctionnement cognitif des patients.

III.5.2.1. L'adaptation de zones homologues (ou démasquage)

Cette première forme de neuroplasticité apparaît comme la plus fréquente à un stade du développement humain relativement précoce. Elle sous-tend l'idée que des dommages faits à une zone particulière du cerveau (et donc aux opérations cognitives liées) peuvent être compensés par le déplacement des activations cognitives à d'autres zones du cerveau n'incluant pas le module affecté. Chungani et al. (1996) constatent que fréquemment la fonction est déplacée dans un autre module situé dans la zone homologue de l'autre hémisphère.

Kaas (1995) intitule ce phénomène le « démasquage ». Il s'agit de l'activation de connexions préexistantes mais latentes (infraliminaires) à l'état normal. Le démasquage peut être la conséquence d'une levée d'inhibition permettant l'expression de connexions synaptiques faibles et/ou de la transformation de synapses silencieuses en synapses fonctionnelles afin de pallier à une perte fonctionnelle.

Simos et al. (2000) ont par exemple réalisé une étude chez une patiente de 14 ans opérée d'une lobectomie antérieure gauche en raison d'une épilepsie pharmaco-résistante. L'examen préopératoire montrait une répartition bilatérale des aires du langage, prédominant toutefois dans l'hémisphère gauche. Deux mois après la résection, les auteurs observent l'apparition d'une claire dominance hémisphérique droite du langage sur les mêmes examens (n'ayant engendré aucune dysphasie). De plus, ils constatent la disparition d'activations gauches préopératoires mises en évidence dans des zones pourtant particulièrement impliquées dans le langage (notamment la région de Wernicke).

III.5.2.2. La réassignation cross-modale

Une deuxième forme de neuroplasticité, la réassignation cross-modale, implique l'introduction de nouveaux inputs dans une zone cérébrale qui en a été privée, via un autre canal d'accès à l'information. Par exemple, une étude sur les capacités de discriminations tactiles (Sadato et al., 1996) a montré que des personnes qui devenaient aveugles tôt dans leur existence ont des inputs somatosensoriels redirigés dans la zone du cortex occipital (dite zone V1), alors que des sujets contrôles ne montrent pas ce genre d'activation. La discrimination de formes géométriques ayant un sens (telles les lettres brailles) est ainsi traitée dans des zones du cortex visuel primaire. Chez les patients contrôles exposés au même exercice (détecter des lettres brailles alors qu'ils ont les yeux bandés), aucune suractivation de V1 n'est observée mais au contraire une diminution de l'activation de la zone. Ceci suggère que l'attention dévolue aux régions supportant les caractéristiques tactiles inhibe les systèmes compétitifs (comme le système visuel). Cette activité inhibitrice montre également que, même chez les adultes, il pourrait exister une liaison préalable habituellement inhibitrice qui pourrait si nécessaire devenir facilitatrice.

Grafman (2000) pense toutefois que cette sorte de neuroplasticité a ses limites. Il cite pour exemple les cellules de couleurs dans le cortex occipital, spécialisées pour l'input visuel et qui, selon lui, ne peuvent pas accepter d'autres formes d'inputs.

III.5.2.3. L'expansion des zones

Cette troisième forme de neuroplasticité démontre la flexibilité de régions du cerveau qui supportent une sorte particulière de connaissance ou d'opération cognitive. Il semble que la taille des zones corticales dévolues à une fonction traitant une information particulière peut s'élargir par la pratique ou par une fréquente exposition au stimulus. Pascual-Leone et al. (1994) ont démontré que l'apprentissage implicite d'une séquence visuomotrice induit une expansion de la zone sensorimotrice lors des premiers temps de l'apprentissage. Quand l'apprentissage est explicite, la zone corticale redevient normale. Cet élargissement est observé dès les

premières minutes de la pratique ou de l'exposition et peut ensuite persister chez les individus qui développeraient la compétence, ou qui sont entraînés à une habileté particulière utilisée de manière routinière.

La compréhension de l'expansion reste toutefois floue. Donoghue (1995) propose deux explications au phénomène: la première serait qu'avec l'utilisation, la région corticale dévolue à une opération particulière s'étend dans d'autres régions habituellement utilisées par une autre fonction, dans le but de recruter de nouveaux neurones dans le réseau. Cette hypothèse a toutefois été invalidée, certaines régions montrant des accroissements, mais d'autres des décroissements. Une autre hypothèse semble plus plausible, et permet d'expliquer cette décroissance : quand les unités de représentation utilisées (i.e. les composantes de la fonction impliquée) ne sont pas déterminées, le réseau entier doit s'activer. Quand les unités de représentation sont sélectionnées par contre, le réseau peut se relâcher et dépenser moins d'énergie.

III.5.2.4. La compensation par réattribution

La quatrième forme de neuroplasticité implique l'utilisation nouvelle d'un processus cognitif pour réaliser une tâche préalablement dépendante d'un autre processus, détérioré. Grafman (2000) donne l'exemple d'un individu qui doit expliquer le chemin qui sépare sa maison de son bureau. Une première manière, serait d'utiliser les coordonnées spatiales ; une autre manière serait d'utiliser les noms des repères spatiaux (e.g. les immeubles, ...). Une lésion importante pourrait affecter les deux processus mais bien souvent, l'un des deux est conservé. Ce patient pourrait alors après un certain temps, utiliser la stratégie conservée pour compenser la fonctionnalité perdue. Toutefois, la compréhension de ce type de neuroplasticité est encore insuffisante.

III.5.2.5. La transplantation neuronale

Une dernière technique de réorganisation cérébrale, plus expérimentale, consiste en la transplantation neuronale. Les résultats montrent que les neurones de différentes régions du néocortex peuvent survivre et s'adapter dans des régions corticales autres que celles pour lesquelles ils ont initialement migré. Par exemple, O'Leary et Stanfield (1989) ont transplanté des sections de cortex sensorimoteur et visuel du cerveau de fœtus de rats dans les sites controlatéraux. Ils ont constaté que les cellules survivaient au transplantage et commençaient à prendre les caractéristiques des cellules les environnant. Plus spécifiquement, ils observent que les projections de la couche V du cortex sensorimoteur transplanté créent de nouveaux axones permanents. Quant aux tissus transplantés dans le cortex visuel, ils développent également au départ des axones. Néanmoins, par la suite, la majorité des nouvelles connexions est perdue sauf celles qui relient le colliculus supérieur, cible sous-corticale visuelle, où elles sont maintenues. Enfin, les tissus transplantés dans les deux zones ont établi des connexions calleuses et thalamiques typiques de leur nouvel environnement.

III.6. Les stratégies d'observation des phénomènes neuroplastiques

Deux stratégies peuvent être mises en œuvre afin d'examiner la plasticité. Dans une approche longitudinale, les individus sont examinés avant et après (et parfois durant) l'apprentissage à la tâche. Les techniques d'analyse des résultats sont utilisées alors pour déterminer si une activité cérébrale (mesurée comme une différence entre des tâches où le sujet n'était pas entraîné, puis entraîné) a changé à cause de l'apprentissage de la tâche. Cette approche est intéressante pour examiner la plasticité consécutive à des lésions cérébrales.

Une autre stratégie (approche « *cross-section* ») consiste à comparer les individus de divers niveaux de compétences et à identifier les différences dans les fonctions neuronales ou de structures impliquées. Cette approche est souvent utilisée dans l'étude des changements qui apparaissent au cours de plusieurs années.

III.6.1. Les avantages et désavantages de ces méthodes

L'avantage d'une approche longitudinale est qu'elle fournit une puissance optimale pour identifier les changements, la variabilité inter-sujets étant plus grande que la variabilité entre les sessions d'un même sujet. L'approche cross-section souffre de cette approche inter-sujets, mais également des effets de cohorte, où les groupes diffèrent éventuellement par d'autres facteurs que celui qui est étudié. Les effets de cohorte peuvent aussi refléter les changements culturels à travers le temps : par exemple, les enfants ayant grandi durant ces 5 dernières années ont été habitués plus précocement aux ordinateurs que des enfants nés il y a 25 ans. La méthode longitudinale ne souffre pas des effets de cohorte mais par contre, elle peut souffrir des effets d'expérience et de pratique, les sujets pouvant acquérir des compétences particulières ou des habiletés durant la recherche.

III.6.2. Les possibles confusions et leurs solutions

III.6.2.1. L'expertise

Puisque la plasticité, par définition, implique des changements dans le comportement à travers le temps, il peut y avoir des confusions dans l'étude des changements, selon qu'ils soient issus de l'expertise du sujet ou d'un apprentissage.

Par exemple, la manifestation de l'apprentissage d'une habileté ou d'un acte répétitif, dans la grande majorité des tâches, est caractérisée par une baisse du temps de réponse et une augmentation dans la compétence. Dès lors, les comparaisons entre le prétest et le post-test peuvent être confondues avec des différences de performance. D'Esposito et al. (1997) ont ainsi observé que l'activation neuronale diffère en fonction du moment dans l'activité et de la vitesse dans la tâche, or les changements dans l'activation entre le prétest et le post-test pourraient refléter les changements dus à ces facteurs plutôt qu'un véritable changement dans la neuroarchitecture qui sous-tend la tâche.

Il ne faut pas perdre de vue que les modifications dans l'activité neuronale peuvent être issues d'un simple changement dû à l'habituation. Par exemple, il est évident que des régions préfrontales sont impliquées lors de la résolution de tâches difficiles. Toutefois, si la difficulté diminue du fait de l'habituation, ces régions montrent des changements qualitatifs dans leur activité, ce qui pourrait être erronément interprété comme reflétant l'acquisition de compétences. Ce problème peut être évité en ajustant systématiquement le niveau de difficulté de la tâche et le niveau d'acquisition de la compétence, ou en choisissant des tâches délibérément simples pour limiter l'effet d'apprentissage.

III.6.2.2. Les changements dans le temps

La plasticité est souvent confondue avec les effets de temps, qui peut amener plusieurs confusions possibles. Premièrement, de nombreux sujets montrent de l'anxiété lorsqu'ils sont amenés à entrer dans un scanner, or cette anxiété décroît au fur et à mesure des séances. L'anxiété initiale peut s'exprimer elle-même de diverses manières, par un mouvement parasite de tête ou un accroissement de la vigilance ou de l'attention (ce qui peut accroître l'activation initialement et ensuite amener une baisse).

Une manière d'éviter ce genre de problème est de préalablement habituer le sujet à la machine et au testing.

Chapitre IV : Notion de Neuroimagerie

Le fonctionnement cérébral a longtemps été une énigme pour les scientifiques. Les quelques informations dont ils disposaient consistaient en des études neuropathologiques de patients cérébrolésés. Depuis un siècle toutefois, les techniques d'imagerie médicale se sont grandement développées, et avec elles les connaissances du fonctionnement du cerveau. La cartographie fonctionnelle des activations cérébrales s'étoffe aujourd'hui au gré des nouvelles recherches quotidiennement présentées dans la littérature scientifique. Avant de présenter en détail les différentes techniques principales d'imagerie cérébrale, il convient de synthétiser les grandes conceptions sur le fonctionnement neuronal.

IV.1. Le fonctionnement neuronal

IV.1.1. L'intégration et la ségrégation fonctionnelles

Frackowiak et al. (1997) mettent en évidence deux notions distinctes et complémentaires dans la compréhension du fonctionnement neuronal : la ségrégation fonctionnelle et l'intégration fonctionnelle.

La ségrégation suggère qu'une zone corticale puisse être spécialisée pour certains aspects des processus moteurs ou perceptuels, et que cette spécialisation soit anatomiquement isolée dans le cortex. L'infrastructure corticale supportant une fonction peut dès lors impliquer de nombreuses zones spécialisées, dont l'union est réalisée par intégration fonctionnelle. La mise en évidence de ces réseaux multiples n'est pas évidente. Afin d'analyser ceux-ci, Frackowiak et al. (1997) proposent de s'interroger sur les activations parallèles issues du fonctionnement cérébral : la connectivité fonctionnelle.

IV.1.2. La connectivité fonctionnelle

La connectivité fonctionnelle entre deux zones implique (au niveau de la neuroimagerie) que l'activité de celles-ci croît et décroît ensemble. Elle se définit comme des corrélations temporelles entre des événements neurophysiologiques spatialement lointains. Cette définition fournit une caractérisation simple d'interactions fonctionnelles conjointes. Il est toutefois également possible de voir les relations comme des connectivités effectives, à savoir l'influence qu'un système neuronal peut exercer sur un autre tant à un niveau synaptique que cortical.

Pour observer ces influences intracérébrales, plusieurs techniques d'imagerie ont été mises au point dans le courant du XX^e siècle. Salmon (2000) affirme à ce sujet que si les techniques d'imagerie fonctionnelle peuvent apparaître fort localisacionnistes, la plupart des résultats démontrent l'existence de réseaux fonctionnels intégrés.

IV.2. Les techniques d'imagerie anatomique et fonctionnelle

IV.2.1. Généralités

Diverses techniques ont été mises au point afin d'acquérir des données concernant le fonctionnement cérébral : certaines étudient l'activité électrique du cerveau, d'autres le flux sanguins oxygénant les cellules.

Parmi les techniques recueillant les signaux électriques ou magnétiques issus du cerveau, l'électroencéphalographie (EEG), très utilisée en clinique et qui permet l'étude des potentiels évoqués, et la magnéto-encéphalographie (MEG) sont les plus connues. Ces méthodes enregistrent, grâce à des électrodes réparties autour de la tête, les variations en fonction du temps des courants électriques produits par l'activité de plusieurs centaines de millions de neurones. La localisation de la source de ces signaux est cependant assez imprécise. De plus, ces techniques ne donnent aucune indication sur le métabolisme, les enzymes et les neuromédiateurs mis en jeu lors de cette activité.

Afin de pallier au manque de résolution spatiale, d'autres techniques d'imagerie sont à la disposition des chercheurs et des praticiens. Ces techniques reposent sur l'utilisation combinée d'un rayonnement électromagnétique et d'un algorithme mathématique qui permet de reconstruire des images de coupes de cerveau. Le scanographe (encore appelé scanner X ou CT scanner (*Computed Tomodensitometry*)) et l'ultrasonographe d'abord, la tomographie par émissions de positons (PET-Scan) et l'imagerie par résonance magnétique nucléaire (IRM) ensuite, ont permis d'obtenir des images anatomiques du cerveau d'une finesse extraordinaire (des structures de quelques millimètres peuvent apparaître), acquises dans des temps de plus en plus courts et dans les trois dimensions de l'espace. Cette imagerie évalue les changements dans les processus métaboliques, tant à un niveau focal que diffus. Ceci inclut le système sanguin cérébral, l'oxygénation des tissus ou encore les changements biochimiques dans les cellules du cerveau, tels que les récepteurs de neurotransmetteurs. Ces méthodes sont en clinique essentiellement morphologiques mais peuvent également donner des informations précises sur le fonctionnement cérébral.

Le choix de la méthode d'imagerie à appliquer dépend donc de l'aspect neurophysiologique à investiguer :

- *l'aspect électromagnétique* : électroencéphalographie et magnéto-encéphalographie ;
- *l'aspect métabolique* (du glucose) : le PET-Scan ;
- *l'aspect anatomique* : le CT-Scan et l'imagerie par résonance magnétique ;
- *l'aspect hémodynamique* : le PET-Scan et l'imagerie par résonance magnétique ;
- *l'aspect neurochimique* : le Pet-Scan.

Toutes ces avancées en neuroimagerie anatomique ont aujourd'hui grandement augmenté notre capacité à détecter les processus pathologiques dans le système nerveux, à localiser ces processus précisément, et à diagnostiquer la maladie. Il est dès lors fondamental de bien connaître les diverses techniques mises à disposition des chercheurs et praticiens.

IV.2.2. Les techniques Rayons-X et CT-Scan

La technique des rayons-X consiste à provoquer le passage de rayons-X à travers le corps humain. Les tissus le composant atténuent la radiation, et l'intensité des radiations peut alors être mesurée avec un film sensible ou des détecteurs. Une image en négatif est ainsi obtenue, les noircissements dépendant de la quantité de matière traversée : plus il y a de matière (e.g. un os), moins les rayons passeront, ce qui noircira l'image.

Plus précisément, l'absorption des rayons X (RX) par la matière dépend de la nature des atomes rencontrés et de leur concentration. Elle augmente avec leur nombre atomique, ainsi les atomes lourds les absorbent plus que les éléments plus légers. Le niveau de gris d'un système de détection constitué d'un film photographique sera plus clair s'il y a une forte absorption des RX, le film étant plus impressionné et donc plus foncé dans le cas contraire.

Ce type de radiographie présentait toutefois certaines limites. Par exemple, la radiographie de l'encéphale, protégé par les os de la boîte crânienne, ne permettait pas une observation morphologique précise.

Grâce aux progrès de l'informatique, les années soixante ont vu l'apparition de la « tomographie computerisée » ou CT scan (*computed tomography*) connue dans le public sous le nom de scanner. Le CT-Scan (Tomographie par rayons-X) utilise le même principe que l'imagerie par rayons-X traditionnelle, en utilisant des faisceaux de RX qui traversent le patient et dont l'intensité est ensuite mesurée par un détecteur. En faisant tourner l'émetteur et le récepteur (dans la pratique, il y a un ensemble d'émetteurs et de récepteurs), une série de mesures traitées de façon informatisée est obtenue, et va permettre de reconstruire l'image. Les scanners traditionnels montrent des coupes transversales (c'est-à-dire perpendiculaires à l'axe vertical d'un sujet debout). Les appareillages les plus modernes permettent la visualisation de volumes. A partir de là, les ordinateurs intègrent l'information et construisent des images par sections croisées.

Cette technique permet notamment l'examen de l'intégrité fonctionnelle du système sanguin et du cerveau. La coupure de vaisseaux sanguins apparaît dans de nombreux problèmes neurologiques, telles les tumeurs cérébrales.

La tomographie par rayons-X a l'avantage d'une grande disponibilité en clinique traditionnelle, de pouvoir étudier de courts décours temporels, d'être sensible à la détection de calcifications et d'hémorragies aiguës. De plus, elle permet une excellente visualisation des os, tels le crâne ou les vertèbres. Elle est notamment particulièrement utile lorsque la résonance magnétique ne peut être utilisée, par exemple chez les gens munis de prothèses métalliques ou de stimulateur cardiaque. De plus, elle est moins sujette à des artefacts de mouvements. Le CT-Scan est préféré pour des désordres neurologiques évoluant rapidement, quand l'observation directe du patient est requise. En fait, de nombreux hôpitaux maintiennent le CT-Scan dans leur service des urgences pour conserver des techniques d'imagerie permettant une constante observation chez des patients instables. Cette technique a également un coût de fonctionnement nettement moindre que les autres techniques d'imagerie.

Les principaux désavantages du CT-Scan sont des effets gênants dus à la radiation par ions et le manque de sensibilité de ce test pour de nombreuses maladies communes, comparé toujours aux autres techniques d'imagerie.

IV.2.3. L'ultrasonographie

Les techniques ultrasons utilisent un élément électrique dans un transducteur afin de convertir l'énergie électrique en énergie sonore. Ces techniques opèrent sur le principe que le mouvement de la source d'un son relatif à son receveur altère la fréquence de ce son. Les techniques d'ultrasons sont surtout utilisées pour mesurer le débit sanguin permettant l'évaluation des artères, des carotides et des vertèbres du cou et, avec l'ultrasonographe Doppler transcrânien, les vaisseaux intracrâniens. L'utilisation de l'ultrasonographe est complexe, il est surtout utilisé pour des maladies cérébrovasculaires ischémiques. L'ultrasonographe est un outil important pour un enregistrement en temps réel d'une structure du cerveau durant des

procédures chirurgicales dans le cerveau, pour détecter les vasospasmes après une hémorragie subarachnoïde, et pour détecter les hydrocéphalies chez les nouveau-nés. Les derniers développements en neuroimagerie semblent toutefois indiquer que bientôt cette technique sera complètement supplantée.

IV.2.4. L'électroencéphalographie

L'électroencéphalographie est la première grande technique d'imagerie utilisée en recherche. Chronologiquement la plus ancienne, elle a permis aux scientifiques une avancée considérable dans la compréhension des mécanismes cérébraux.

IV.2.4.1. Historique

Le cerveau humain est le siège d'une activité spontanée biochimique et électrique. Cette activité électrique intracérébrale donne naissance à des fluctuations de différences de potentiel entre deux points du scalp de l'homme. L'enregistrement de ces fluctuations constitue l'électro-encéphalogramme (EEG). Cette même activité électrique provoque également des fluctuations du champ magnétique au voisinage de la surface du scalp. L'enregistrement de variations du champ magnétique en plusieurs sites du scalp est appelé magnéto-encéphalographie (MEG), développée ci-après.

La première publication consacrée à l'EEG remonte à 1929 et fut présentée par Hans Berger. L'ambition de ce psychiatre était d'expliquer par les tracés EEG la folie, ce qu'il n'arriva pas à réaliser. Pendant une cinquantaine d'années, l'EEG constitua toutefois la technique de choix pour l'évaluation indirecte des lésions du système nerveux.

Fin des années 70, plusieurs événements viendront modifier l'utilité de l'électroencéphalogramme. Ainsi, l'avènement des techniques d'imagerie non invasives (i.e. scanner cérébral, imagerie par résonance magnétique) sonnera le glas de l'EEG en tant que méthode indirecte d'évaluation structurelle du cerveau.

L'EEG peut être utilisé de deux manières (Guerit, 2000). Une première consiste à enregistrer, en temps réel et dans différentes conditions l'activité cérébrale spontanée du cerveau (e.g. sujet actif ou au repos, les yeux fermés ou les yeux ouverts). Il s'agit de l'EEG à proprement parler. La seconde manière consiste à étudier très précisément les modifications de l'EEG induites par des modifications contrôlées de l'activité cérébrale (stimulations sensorielles, préparation motrice, activités cognitives) : il s'agit des potentiels évoqués (PE) ou, plus généralement, des potentiels liés à l'événement (« *Event-Related Potentials* » ou ERPs).

IV.2.4.2. Les ondes électriques

La mise en évidence des PE chez l'animal est réalisée en 1875 par Caton. Les premiers enregistrements chez l'homme remontent eux à 1939. Contrairement à l'EEG qui allait connaître un progrès fulgurant dès son apparition, il faudra attendre plusieurs dizaines d'années pour que les PE connaissent un essor semblable. La raison de ce décalage est que les PE, d'une amplitude moindre et d'un déroulement temporel beaucoup plus rapide que ceux des ondes EEG, nécessitent pour être mis en évidence une technologie bien plus complexe. Ainsi, un enregistrement conventionnel de l'EEG représente une activité de 100 μV d'amplitude et une durée de 1 seconde, sous forme graphique d'une déflexion de 1 centimètre de haut et de 1,5 centimètre de long. Un PE auditif du tronc cérébral ne dépasse généralement pas 0,5 μV d'amplitude et 10 millisecondes de durée ; à l'échelle de l'EEG, il correspond donc à une activité sur papier d'une hauteur de 50 microns et d'une longueur de 150 microns, ce qui est inférieur à l'épaisseur même du tracé EEG.

L'électro-encéphalogramme enregistre l'électrogénèse globale et spontanée provenant des dendrites apicales du cerveau en utilisant des électrodes de surface posées sur le cuir chevelu (Okada, 1983). Cette technique offre une très bonne résolution temporelle qui a permis le développement d'une « chronométrie mentale » (Posner, 1986). Comme toute activité de surface, les courants électriques enregistrés sont atténués par les différents tissus interposés entre les cellules du cortex et les électrodes, ce qui constitue une limite.

IV.2.4.2.1. L'origine des ondes électriques

Il s'agit de potentiels d'un champ électrique extracellulaire recueillis à distance dans les cellules corticales. Les variations de différences de potentiel enregistrées sur le scalp sont créées par la modification des courants ioniques intervenant au niveau des membranes de neurones situés à l'intérieur du cerveau. Ces courants transmembranaires provoquent la circulation de courants dans l'espace extracellulaire et dans les différents milieux qui entourent le cerveau (i.e. liquide céphalo-rachidien, crâne, scalp). Le passage de courants dans ces tissus fait naître des différences de potentiel, qui sont enregistrées au moyen d'électrodes. Pour que cette dérivation soit possible, il faut donc une variation du potentiel de membrane (V_m) qui ne soit pas uniforme sur tout le neurone ; c'est ce qui se passe dans le cas des potentiels synaptiques.

Le concept de dipôle de courant intervient souvent dans les aspects biophysiques de la genèse de l'EEG. Un dipôle de courant est l'association d'une source et d'un puits de courant dans le milieu conducteur situés très proches l'un de l'autre. Une source de courant est une petite région de l'espace d'où émerge un courant électrique, alors qu'un puits de courant est au contraire une petite région où disparaît le courant qui circule dans le milieu. A l'échelle microscopique, les puits et les sources de courant sont provoqués par l'ouverture des canaux ioniques membranaires mis en jeu pendant les changements d'activité de neurones. Les courants transmembranaires provoqués par l'ouverture des canaux sont appelés courants « imposés » ou courants « primaires ». D'un point de vue macroscopique, un petit volume du cerveau dans lequel sont situés des neurones actifs peut être

considéré comme une région contenant une distribution complexe de puits et de sources de courant. L'activité électrique dans ce petit volume peut alors être schématisée par un dipôle de courant équivalent, qui peut être considéré comme la résultante de tous les dipôles décrits à l'échelle cellulaire. L'activation d'une cellule nerveuse est équivalente à l'apparition d'un dipôle électrique orienté selon l'axe dendrite-soma. Un dipôle électrique correspond à l'ensemble constitué par une même quantité de charges électriques positives et négatives séparées par une certaine distance.

Les entrées thalamiques excitatrices auront tendance à créer des puits dans les couches profondes du cortex et des sources dans les couches superficielles, tandis que les synapses des fibres transcallosales auront plutôt tendance, lorsqu'elles sont actives, à provoquer l'apparition de puits dans les couches superficielles et des sources dans les régions profondes (Kandel et al., 1991). Lorsque plusieurs groupes de cellules nerveuses sont activés au même instant, le potentiel recueilli sur une électrode sera la somme algébrique des potentiels créés par chaque groupe de cellules.

Une onde de polarité négative en surface correspond soit à une dépolarisation des dendrites apicales soit à une hyperpolarisation au niveau du corps de la cellule. Une positivité de surface correspond donc à une dépolarisation du corps de la cellule ou à une hyperpolarisation des dendrites apicaux. Si l'activité EEG provient bien des neurones de l'écorce corticale, elle ne trouve pas son origine à ce niveau mais bien dans l'interaction qui existe entre cortex et régions sous-corticales (particulièrement au niveau du thalamus).

IV.2.4.2.2. Les potentiels évoqués

Le déclenchement et le déroulement de processus mentaux, comme la sensation, la perception de stimulations, le traitement cognitif d'informations sensorielles, les mécanismes attentionnels, l'imagerie mentale ou encore la programmation d'actes moteurs mettent en jeu plusieurs zones cérébrales sièges de changements d'activités. Les modifications d'activité électrique donnent naissance sur le scalp de l'homme à des modifications de l'amplitude et de la répartition topographique, tant au niveau des potentiels électriques que du champ magnétique au voisinage de la surface du scalp. Ces modifications électromagnétiques et le déroulement des processus mentaux sont concomitants. Les signaux électriques synchronisés par rapport à l'apparition de ces processus mentaux portent le nom de « Potentiels évoqués ». L'enregistrement de la réponse magnétique du cerveau s'appelle quant à elle « Champ magnétique évoqué ». Ces réponses évoquées sont en général d'amplitude très faible par rapport à l'activité spontanée du cerveau. Elles doivent donc être extraites par une technique spécifique, dite de moyennage (consécutif à un processus d'« accumulation » de données), ce qui implique que l'événement déclenchant le processus soit répété plusieurs fois (plusieurs dizaines, voire plusieurs centaines de fois). Pour ce faire, les chercheurs partent du postulat que l'EEG enregistré endéans les quelques centièmes ou dixièmes de secondes après une stimulation sensorielle constitue la somme d'une activité de fond indépendante de cette stimulation (activité, tantôt positive, tantôt négative, considérée comme le bruit de fond) et d'une réponse stéréotypée suivant toujours la stimulation du même intervalle de temps (correspondant au signal recherché). Le fait de calculer la moyenne d'un nombre suffisant de traces EEG synchronisées par plusieurs stimulations successives entraîne l'annulation progressive du bruit de fond, et par conséquent, l'extraction progressive du signal recherché. Fondée sur le postulat qu'un signal déclenché par un stimulus est reproductible et que le bruit de fond est aléatoire (« bruit blanc »), la théorie démontre que le rapport signal/bruit augmente avec la racine carrée du nombre de mesures accumulées et moyennées. Lorsque les réponses sont extraites en chaque point de mesure sur le scalp, il est possible de reconstituer à chaque instant la distribution de la grandeur mesurée (potentiel ou champ magnétique) grâce à des méthodes d'interpolation. L'analyse visuelle de l'ensemble des courbes et de ces cartes fournit une première indication sur

l'emplacement des générateurs électriques intracérébraux et sur le déroulement temporel de leur activité.

Le fait de devoir recourir à la méthode de moyennage présente deux conséquences importantes sur le plan méthodologique. La première est qu'il est nécessaire de disposer d'un signal électrique indiquant à quel instant précis sont survenues les stimulations, afin « d'aligner » correctement les segments d'EEG qui interviendront dans la moyenne (Seron et Van der Linden, 2000).

La deuxième implication méthodologique est le fait que le PE ne peut être obtenu qu'en réponse à une série de stimulations ou de démarches cognitives identiques. Il faut dès lors tenir compte des fluctuations possibles de l'habituation, de la répétition ou de l'apprentissage.

IV.2.4.2.3. L'enregistrement des phénomènes électriques

L'enregistrement de l'EEG et des potentiels évoqués s'effectue par l'intermédiaire d'électrodes réparties à la surface du scalp, reliées à des amplificateurs différentiels à faible bruit. Il n'est pas possible de mesurer un potentiel absolu en un point unique du scalp. Les seules mesures réalisables sont des mesures de différences de potentiels entre deux points du scalp, ce qui implique que chaque enregistrement de l'EEG dispose de deux électrodes. Les amplificateurs enregistrent la différence de potentiel existant entre une électrode cible et une autre appelée « électrode de référence ». L'ensemble formé par ces deux électrodes, entre lesquelles une différence de potentiel est mesurée, est appelé « dérivation ». L'importance du concept de dérivation réside dans le fait qu'une modification de la différence de potentiel au sein de cette dérivation peut provenir d'une modification du potentiel électrique au niveau de l'une ou l'autre électrode, ou de modifications simultanées mais différentes au niveau des deux électrodes.

L'électrode de référence idéale serait une électrode insensible aux générateurs intracérébraux, de façon à ce que les signaux enregistrés par les amplificateurs ne représentent que les variations de potentiel des électrodes sur le scalp. Cette électrode de référence idéale n'existe toutefois pas. Classiquement, durant l'enregistrement, cette électrode est placée sur le nez et au niveau du lobule de l'oreille.

La position des électrodes d'enregistrement et les caractéristiques des milieux interposés peuvent être déterminées soit de façon théorique (en assimilant la tête à une sphère), soit, si possible, de façon réaliste (sur base d'une image anatomique obtenue après le marquage de la position des électrodes) (Guerit, 2000).

IV.2.4.3. Conclusion

L'intérêt principal de cette méthode réside dans la possibilité d'une étude en direct de l'activité cérébrale, avec une résolution temporelle de l'ordre de 100 ms. Elle présente néanmoins des limites : le support théorique faible, les moyens mathématiques souvent considérables à mettre en œuvre et le fait que seules les aires corticales proches de la surface du scalp sont susceptibles d'être valablement explorées.

IV.2.5. La magnéto-encéphalographie (MEG)

La magnéto-encéphalographie consiste à recueillir à la surface du scalp les variations de champ magnétique produites lors de la dépolarisation d'un ensemble de neurones. Elle peut donc se comparer à l'EEG, qui détecte sur le scalp les courants électriques produits lors de la dépolarisation de neurones. La valeur des champs magnétiques produits lors de l'activité neuronale est extrêmement faible (de l'ordre de quelques milliardièmes de la valeur du champ terrestre), l'enregistrement se faisant grâce à des détecteurs supraconducteurs (des SQUID) placés dans de l'hélium liquide. Les systèmes actuels comprennent plus de cents capteurs répartis autour de la tête, qui captent les variations de champ magnétique accompagnant la

dépolarisation et la repolarisation simultanée de centaines de milliers de neurones d'une région particulière du cerveau. L'activité de tous ces neurones est assimilée à un dipôle électrique unique. En fait, les champs magnétiques enregistrés sont provoqués par les mêmes courants primaires transmembranaires que ceux observés lors d'EEG.

Cette technique comporte toutefois certaines limites. Tout d'abord, un dipôle orienté radialement ne provoque aucun champ magnétique à l'extérieur de la sphère, à cause de la symétrie des courants de conduction dans le milieu sphérique, qui annule leurs effets. Cela implique que la magnéto-encéphalographie n'enregistre pas les structures cérébrales actives qui peuvent se résumer à des dipôles de courant orientés radialement (i.e. perpendiculairement au scalp). Une autre caractéristique importante est que plus le dipôle de courant s'enfonce vers le centre de la sphère, plus le champ magnétique décroît. Dans ce cas, le champ créé par le dipôle est atténué par celui issu des courants de conduction. Ce champ est nul lorsque le dipôle est au centre de la sphère. Donc, contrairement aux enregistrements de potentiels, la MEG est peu sensible à l'activité des sources cérébrales profondes.

En conclusion, la magnéto- et l'électro-encéphalographie présentent l'intérêt d'une résolution temporelle très élevée (de l'ordre de la milliseconde), et permettent d'étudier en temps réel les dépolarisations et repolarisations d'ensembles neuronaux. Cette résolution temporelle est obtenue cependant au prix d'une résolution spatiale relativement mauvaise. En fait, la difficulté est de localiser dans l'espace la position de plusieurs dipôles simultanément et des avancées dans le domaine des algorithmes mathématiques sont encore nécessaires, ainsi qu'une validation expérimentale subséquente. Un autre intérêt réside dans l'analyse de différences de potentiels dans des populations de neurones et non dans le reflet indirect d'un changement tel qu'une variation du débit sanguin ou de concentration d'hémoglobine.

IV.2.6. Le scanning radionucléide : le PET-Scan et le SPECT

Diverses méthodes d'étude de la fonction cérébrale ont émergé avec la tomographie par émissions de positons (PET) et la tomographie par émission d'un simple photon (« *single-photon-emission computed tomography* » (SPECT)). Ces techniques utilisent un composant radioactif (un traceur radioligand), et un modèle cinétique décrit le sort du traceur comme participant à un processus biologique.

IV.2.7. La tomographie par émission de positons (PET-Scan)

Cette méthode permet de mesurer la répartition du débit sanguin cérébral lorsqu'un sujet effectue une tâche cognitive. Elle est la seule méthode atraumatique qui permette actuellement une étude fonctionnelle, aussi bien physiologique que biochimique du cerveau humain vivant. Le PET-Scan offre une excellente résolution spatiale, mais a une relativement faible résolution temporelle. Il présente en outre l'inconvénient de nécessiter l'injection intraveineuse ou l'inhalation d'un radioligand (i.e. un marqueur radioactif) tel que l'eau marquée à l'oxygène 15 ¹². L'accumulation de ce ligand dans le cerveau et l'émission subséquente de positons provenant du ligand dans les tissus adjacents lors de la période radioactive permettent l'observation des activations cérébrales. Les positons sont l'équivalent en antimatière des électrons. La procédure est la suivante : premièrement, une molécule connue est injectée au sujet, par exemple du glucose ou une substance qui se lie sur une protéine particulière comme des médicaments du système nerveux (le récepteur d'un neurotransmetteur ou d'une hormone, une enzyme...). Dans chacune de ces molécules, un isotope radioactif est présent à la place de l'élément naturel. La désintégration radioactive de cet isotope, suite à la collision d'un électron et d'un positon, annihile les deux partis, convertissant leur masse en énergie sous la forme de deux photons (rayons gamma) qui quittent le cerveau selon un angle de 180° , et qui sont quantifiables à l'extérieur de l'organisme. Il devient alors possible d'observer

¹² Le fonctionnement du PET scan implique souvent des molécules utilisées dans le métabolisme non identiques à celles existant dans la nature. Ainsi, le glucose est généralement remplacé par une molécule dans laquelle un des -OH est remplacé par un fluor-18, émetteur de positons (il s'agit du F18-déoxyglucose).

directement la consommation de glucose, ou le nombre de récepteurs de la dopamine, des opiacés ou des benzodiazépines¹³ dans les diverses structures cérébrales.

La méthode PET-Scan permet de repérer les zones du cerveau activées lors d'un mouvement de la main, de la lecture d'un mot, de l'audition d'une phrase ou de la résolution d'un problème d'arithmétique tout aussi bien que les zones du cerveau dans lesquelles se trouvent des neurones qui libèrent de l'acétylcholine ou de la dopamine. La possibilité de mettre en évidence des régions du cerveau impliquées dans des tâches sensori-motrices ou cognitives est liée au fait que l'activité neuronale nécessite de l'énergie sous forme d'ATP délivrée aux cellules. En effet, l'activité neuronale dans une région du cerveau s'accompagne d'un accroissement de la consommation de glucose et d'oxygène. Comme ceux-ci sont fournis par l'apport sanguin (il n'y a pratiquement pas de réserve de glucose sous forme de glycogène dans le cerveau, contrairement au foie), il existe une corrélation entre la consommation locale de glucose ou d'oxygène et le débit sanguin local (Lou et al., 1987). Une augmentation régionale du métabolisme ou de la perfusion sanguine est donc le reflet indirect d'une activité neuronale accrue ; or la tomographie par émission de positons permet justement de mesurer la consommation régionale en n'importe quel point du cerveau. Donc, toute modification de l'activité fonctionnelle -sensorielle, motrice ou cognitive- d'un ensemble de neurones d'une région du cerveau doit être corrélée à une modification du débit sanguin dans la même région.

¹³ Anxiolytiques.

IV.2.7.1. Principe de la tomographie d'émission de positons

Les appareils de détection tomographique utilisent les caractéristiques particulières du rayonnement émis par les radioéléments émetteurs de positons à la suite de leur désintégration. Ils permettent de réaliser des images de coupes du cerveau qui représentent la distribution temporelle, régionale et quantitative de la molécule marquée administrée. Ce dernier point différencie la tomographie des autres méthodes car elle permet d'obtenir non seulement des images tomographiques de l'organe mais aussi la cartographie des concentrations locales de la molécule radioactive.

L'utilisation de la tomographie par émission de positons pour l'obtention d'images biochimiques ou physiologiques du cerveau humain requiert trois conditions :

- une molécule adéquate marquée à l'aide d'un isotope émetteur de positons ;
- un instrument permettant d'obtenir des images de coupes de cerveau de façon atraumatique ;
- un modèle mathématique permettant de transformer les valeurs locales de radioactivité en paramètres tels qu'un débit, une vitesse de réaction chimique, la consommation d'un substrat ou la densité de récepteurs d'un neurotransmetteur.

Pour qu'une molécule naturelle, comme un sucre ou un acide aminé, ou artificielle, comme un médicament, puisse être suivie à l'intérieur du cerveau de façon atraumatique, il faut qu'elle soit repérable de l'extérieur et par conséquent, qu'elle émette un rayonnement détectable.

IV.2.7.2. Les radio-isotopes émetteurs de positons

Parmi les 1680 nucléides existants, il n'y en a que trois qui soient des isotopes du carbone, de l'oxygène et de l'azote et qui émettent un rayonnement gamma détectable à l'extérieur de l'organisme ; ce sont tous les trois des émetteurs de positons. Les radio-isotopes largement utilisés en physiologie, biochimie ou pharmacologie tels que le carbone 14 ou le Tritium ne peuvent être utilisés chez l'homme pour obtenir des images fonctionnelles puisqu'ils n'émettent pas de rayonnement détectable à l'extérieur de l'organisme.

Les isotopes d'éléments fondamentaux comme le carbone, l'oxygène ou l'azote ont toutefois l'inconvénient d'avoir des périodes physiques très brèves : vingt minutes pour le carbone 11, dix minutes pour l'azote 13 ou deux minutes pour l'oxygène 15. Il faut donc produire ces radio-isotopes à l'endroit même où se trouve le sujet, en général à l'aide d'un cyclotron, et pouvoir synthétiser des molécules organiques en un temps très court grâce à des méthodes de radiochimie spécifiques.

IV.2.7.3. Les caméras à positons

Le fonctionnement des caméras à positons tire profit des caractéristiques particulières du rayonnement émis par ces radioéléments au cours de leur désintégration. Le principe de la détection elle-même est simple. Le positon émis par le radioélément se combine après un trajet de l'ordre d'un millimètre dans les tissus avec un électron négatif. Le négaton et le positon s'annihilent et leurs masses se transforment en énergie qui se manifeste sous forme de deux photons gamma émis simultanément à 180° l'un de l'autre. Les systèmes de détection actuellement employés sont constitués d'anneaux de détecteurs à scintillation disposés selon une géométrie circulaire ; ils ont un pouvoir d'arrêt élevé pour les photons et un bon rendement lumineux. Les anneaux sont placés les uns à côté des autres dans un plan longitudinal : un anneau comprend plusieurs blocs de détecteurs et permet l'acquisition de plusieurs coupes. Les caméras actuelles permettent ainsi d'effectuer simultanément plus de 60 coupes de cerveau espacées de 2,5 mm avec un champ de vue axiale de 16 cm, ce qui permet de voir simultanément la totalité du cerveau depuis le sommet jusqu'au tronc cérébral.

Plus spécifiquement, les cristaux en vis-à-vis sont reliés électroniquement et ne détectent un événement que s'ils recueillent simultanément un photon de 511 keV (masse énergétique du proton). Ceci permet de localiser la source d'émission sur la génératrice qui relie les deux cristaux. Si un seul des deux photons d'annihilation est détecté, la désintégration n'est pas prise en compte.

IV.2.7.4. Inconvénients de la méthode

Certaines contraintes et limitations restreignent l'utilisation du PET Scan. Elles sont plus particulièrement de trois ordres :

- 1) Le PET Scan nécessite un cyclotron, produisant l'isotope léger émetteur de positons. Ces isotopes ont toujours un temps de demi-vie (temps pendant lequel ils perdent la moitié de leur activité) très court. Dans le meilleur des cas, ils doivent être utilisés dans les douze heures qui suivent leur fabrication, parfois dans les minutes qui suivent. Il faut donc un cyclotron disponible à proximité ;
- 2) une incorporation chimique très rapide de l'émetteur de positons dans une molécule *ad hoc* ;
- 3) l'injection de cette molécule au patient et l'utilisation du PET scan.

Il faut donc la mobilisation de personnels compétents, d'équipements lourds et très coûteux, tous disponibles quasi en même temps, ce qui rend au final cette technique assez difficile à mettre en oeuvre.

IV.2.7.5. Conclusion

Un intérêt majeur de la tomographie par émission de positons vis-à-vis des autres méthodes d'imagerie est dû au fait qu'il est possible de localiser en profondeur au sein du tissu la valeur de l'activité de la source radioactive. En effet, les photons gamma qui arrivent au niveau des détecteurs ont perdu une partie de leur énergie car ils ont été plus ou moins absorbés durant leur parcours en fonction du coefficient d'atténuation du tissu et de l'épaisseur de tissu traversé (épaisseur qui diffère pour

les deux protons). Ces coefficients d'atténuation varient en fonction de la nature des tissus traversés (os, matière blanche, peau...). Le PET Scan autorise donc une bonne investigation des structures sous-corticales. Il permet également une analyse plus neurochimique du fonctionnement cérébral. Il reste néanmoins une technique lourde à mettre en œuvre, et n'est donc conseillé que lors de protocoles le nécessitant spécifiquement.

IV.2.8. La Tomoscintigraphie par émission photonique (SPECT)

IV.2.8.1. Généralités

La Tomoscintigraphie par émission photonique est en pratique appelée par son acronyme anglophone : le SPECT (*Single Photon Emission Computerised Tomography*). Le SPECT utilise les mêmes principes que ceux du PET, mais les radioligands n'émettent qu'un simple photon.

Cette technique d'imagerie fonctionnelle repose sur la détection *in vivo* de la distribution tridimensionnelle d'un traceur radioactif. Les traceurs utilisés ici ont la particularité d'être "porteurs" de radio-isotopes (radio-marquage) émetteurs de photons simples. Ces photons émis sont captés par des caméras spéciales, les caméras à scintillation (ou γ -caméras).

Les radio-isotopes sont variés : Technétium 99m, Iode 123, Thallium 201, Indium 111. Ce sont des émetteurs dits "gamma purs", c'est-à-dire qu'ils n'émettent que des photons γ . Le plus utilisé est le Technétium 99m car il est peu cher et facilement disponible. Sa durée de vie est de 6 heures, ce qui est compatible avec le temps nécessaire à l'acquisition des images par les γ -caméras. Cette acquisition dure en moyenne 30 minutes.

Les γ -caméras transmettent leurs données à un ordinateur qui calcule et reconstruit l'image de la répartition du traceur dans l'espace étudié par ces caméras. Les résultats sont affichés sous forme d'une série de coupes transversales, tel un scanner cérébral. L'élément essentiel est le détecteur qui est un grand cristal rectangulaire de iodure de sodium. Devant le cristal, un collimateur en plomb ou en tungstène permet de ne détecter que les photons qui arrivent perpendiculairement au cristal. La localisation du point d'arrivée d'un photon sur le cristal se fait grâce à des photomultiplicateurs placés sur l'autre face du cristal. Les images obtenues sont donc des projections en deux dimensions d'un objet tridimensionnel. Pour obtenir des images qui correspondent à des coupes du cerveau (tomographies), il est nécessaire de faire tourner la tête de la caméra autour de la tête du sujet. Ceci permettra d'obtenir alors 64 ou 128 images 2D qui correspondent à 64 ou 128 positions angulaires différentes. A partir de l'ensemble de ces matrices de données, il est alors possible de créer des images tomographiques du cerveau.

Le traceur est injecté par voie veineuse. Il diffuse passivement dans les cellules cérébrales où il est transformé par le métabolisme naturel des cellules, et de fait reste "captif". Sa présence est ainsi proportionnelle au débit sanguin cérébral local au moment de l'injection.

IV.2.8.2. Conclusion

Cette méthode est très utilisée en médecine nucléaire pour le diagnostic clinique, mais moins en recherche fondamentale. C'est une méthode beaucoup plus légère à mettre en œuvre que la tomographie par émission de positons et bien moins coûteuse, mais elle a l'inconvénient d'utiliser comme traceur radioactif des hétéro-atomes¹⁴ (Technétium 99m, Thallium 201, Indium 111...) et de ne pas être une méthode quantitative. De plus, sa résolution spatiale est faible (8 mm). La résolution temporelle dépend quant à elle de la quantité de radioactivité injectée, elle peut être de l'ordre de la seconde, quelques minutes après l'injection.

¹⁴ Les hétéro-atomes sont des atomes qui ne sont pas des constituants naturels des molécules des tissus vivants comme le sont le carbone ou l'oxygène.

IV.2.9. L'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf)

IV.2.9.1. Introduction

L'IRMf est généralement considérée comme une technique pour observer la structure et l'activité du cerveau. Elle est fondée sur le fait qu'une activité neuronale change les niveaux d'oxygène dans les tissus et que l'hémoglobine, selon qu'elle soit oxygénée ou désoxygénée, a des propriétés magnétiques différentes. Il est aujourd'hui possible d'acquérir des images de la réponse du cerveau seconde par seconde, dans une résolution spatiale de l'ordre du millimètre, la rendant extrêmement utile dans le cadre d'investigations relatives au fonctionnement cérébral. De plus, comme Detre et al. (1998) le rappellent, cette méthode est non invasive et ne requiert ni cathéterisation de vaisseaux, ni traceurs exogènes, ce qui facilite son utilisation auprès de sujets.

L'imagerie par résonance magnétique se fonde sur un phénomène physiologique appelé « résonance magnétique nucléaire ». Le mécanisme de ce phénomène sera décrit ci-après, pour ensuite aborder la technique d'imagerie qui permet la visualisation de celui-ci. Finalement, la présentation d'un type d'imagerie particulière, dite « fonctionnelle », ses avantages et inconvénients concluront cette partie.

IV.2.9.2. Le phénomène de Résonance Magnétique Nucléaire (R.M.N.)

Les protons, présents dans tous les noyaux des atomes d'un corps, sont à la base du phénomène de R.M.N. Les noyaux atomiques des divers isotopes des éléments chimiques sont caractérisés par leurs moments magnétiques μ , proportionnels à une grandeur caractéristique de la particule en rotation sur elle-même appelée « spin » (ou moments magnétiques «*»*). Cette grandeur peut-être nulle, demi-entière ou entière. Quelques exemples sont donnés ci-après.

ISOTOPE	SPIN I	Nature du noyau
^1H (hydrogène « normal »)	1/2	1 proton
^2H (deutérium)	1	1 proton + 1 neutron
^3H (tritium, radioactif)	1/2	1 proton + 2 neutrons
^{12}C (carbone « normal »)	0	6 protons + 6 neutrons
^{13}C	1/2	6 protons + 7 neutrons
^{14}C (radioactif)	0	6 protons + 8 neutrons

Les isotopes indiqués comme normaux sont ceux naturellement abondants.

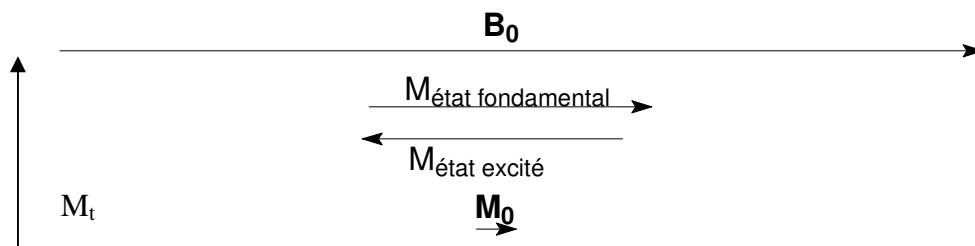
Lorsque le spin est non nul, le noyau possède un moment magnétique μ . Il se comporte alors comme un « micro-aimant ».

L'I.R.M. classique utilise exclusivement les propriétés de l'hydrogène de masse atomique 1, car cet élément est à la fois assez sensible en résonance magnétique et abondant dans la nature, en particulier dans les milieux biologiques (notamment l'eau et les lipides¹⁵).

En l'absence de champ magnétique extérieur, les moments magnétiques des noyaux d'hydrogène - souvent appelés protons puisque constitués chacun d'un seul proton - n'ont pas d'orientation préférentielle (le champ magnétique terrestre est trop faible pour influencer celle-ci de façon suffisante) et la somme de tous les moments magnétiques individuels est nulle. Par contre, si un champ magnétique B_0 intense est imposé, l'ensemble des noyaux d'hydrogène présente une aimantation macroscopique orientée dans le sens de ce champ. La situation est comparable à celle d'une boussole s'orientant dans le champ magnétique terrestre. L'intensité de ce champ varie habituellement entre 0,02 et 3 Teslas.

¹⁵ Beaucoup d'autres molécules biologiques importantes, telles les protéines et le matériel génétique, contiennent également des atomes d'hydrogènes nombreux mais, pour des raisons dont l'explication sort du cadre de ce travail, leur détection est difficile en I.R.M. quand elles sont peu mobiles.

La théorie de ce phénomène décrit que les noyaux d'hydrogènes placés dans un champ magnétique B_0 , une fois à l'équilibre, peuvent se trouver dans deux états d'énergie le long des lignes de champ, le plus stable (état fondamental) étant dirigé dans le même sens que B_0 , l'état excité étant dans le sens opposé. A chacune de ces orientations correspond une aimantation globale $M_{\text{état fondamental}}$ et $M_{\text{état excité}}$. Comme à l'équilibre il y a un très léger excès de noyaux à l'état fondamental, l'aimantation macroscopique M_0 est dirigée dans le même sens que B_0 (le schéma ci-dessous n'est pas réalisé à l'échelle, l'aimantation macroscopique étant très faible par rapport à B_0).



Le passage de l'état fondamental à l'état excité est provoqué par l'absorption d'une onde de radiofréquence selon l'équation fondamentale (appelée aussi équation de Larmor) :

$$\nu_0 = \gamma B_0$$

(ν_0 : fréquence de l'onde ; γ : constante caractéristique du noyau observé ; B_0 = champ magnétique extérieur ; dans un champ magnétique de 1 Tesla, le proton absorbe à environ 42,6 MHz).

A l'équilibre, l'aimantation macroscopique est dirigée selon l'axe du champ extérieur, appelée aimantation longitudinale M_1 . Elle n'a aucune composante dans le plan perpendiculaire, dit transversal, et donc l'aimantation transversale M_t est nulle.

$$M_1 = M_0 \cdot M_t = 0$$

Pour pouvoir détecter les deux composantes M_1 et M_t d'un tissu, il est alors nécessaire de placer le système hors de la position d'équilibre. Pour ce faire, de l'énergie sous forme d'une onde de radiofréquence est envoyée. Cette onde de radiofréquence R_f de fréquence, d'intensité et de durée choisies va amener un changement de l'orientation de l'aimantation macroscopique. Après ce basculement, le système n'est plus à l'équilibre, ce qui donne

$$M_l < M_0 \text{ et } M_t \neq 0.$$

L'appareillage de résonance magnétique est conçu pour détecter alors la magnétisation transversale M_t .

Après la fin de l'application de la radiofréquence (la durée de l'application de la R_f se mesure en microsecondes), le retour de M_l et M_t vers leur valeur à l'équilibre B_0 se produit à des vitesses mesurables dont la constante de temps s'appelle « temps de relaxation »¹⁶. Pour M_l il s'agit de T_1 , temps de relaxation longitudinale, et pour M_t , de T_2 , temps de relaxation transversale. Ces deux temps de relaxation sont différents pour un même tissu mais surtout sont différents d'un tissu à l'autre.

La théorie montre que la relaxation longitudinale s'accompagne d'un transfert d'énergie entre les noyaux et leur environnement (pour cette raison elle est appelée « relaxation spin-réseau »).

Par contre, la relaxation transversale se caractérise par un déphasage des spins mis en phase par l'onde de radiofréquence avec, de façon interne, échange d'énergie entre spins (un proton à l'état excité échange son énergie avec un proton à l'état fondamental). Pour cette raison, cette relaxation s'appelle également « spin-spin ».

Les inhomogénéités de B_0 provoquent elles aussi, un déphasage, de façon externe, qui contribue à cette relaxation. Par convention :

T_2 définit le temps de relaxation transversale intrinsèque ;

T_2^* définit l'ensemble des T_2 , c'est-à-dire à la fois intrinsèque et celle provenant de façon externe des inhomogénéités de B_0 .

La théorie démontre que $T_2 \leq T_1$ et qu'ils dépendent de l'environnement des noyaux. Ainsi, dans les champs magnétiques habituellement utilisés, le T_1 des protons de l'eau pure est de l'ordre de 3 secondes et varie généralement de 0,1 à 1 seconde selon le tissu biologique concerné et son état sain ou pathologique.

¹⁶ Les équations mathématiques montrent que le temps de relaxation est celui pendant lequel environ 63% des écarts à l'équilibre des composantes de l'aimantation macroscopique sont résorbés.

IV.2.9.2.1. Relaxation transversale T2

T2 caractérise la décroissance de l'aimantation transversale M_t au cours du temps. Elle correspond au déphasage progressif des spins qui avaient été mis en phase par l'onde radiofréquence. La perte de cohérence de phase entre les spins présente une origine extrinsèque (inhomogénéité de B_0) et intrinsèque (relaxation du spin). Par convention, $T2^*$ désigne l'ensemble des $T2$ int et $T2$ ext ; et $T2$ définit le seul $T2$ int.

IV.2.9.2.2. Relaxation longitudinale T1

Parallèlement à la diminution de l'aimantation transversale, une repousse de l'aimantation longitudinale apparaît, sans aucun rapport de temps. $T1$ est donc appelée relaxation longitudinale ou relaxation spin-réseau, étant donné qu'elle rend compte de la vitesse à laquelle le transfert d'énergie se fait entre les spins et leur environnement.

IV.2.9.3. L'imagerie par résonance magnétique

L'imagerie par Résonance Magnétique (IRM) a généralement des applications morphologiques. Elle correspond à la mesure du magnétisme nucléaire composant les tissus biologiques, induit par une altération du champ de force qui aura préalablement orienté de manière parallèle l'ensemble des moments magnétiques des protons composant ces tissus. L'IRM permet de réaliser des coupes anatomiques faisant apparaître des contrastes différents selon l'aimantation de chaque tissu.

Depuis quelques années, elle sert également à établir des images fonctionnelles (IRMf) du métabolisme d'organes. L'IRMf permet d'imager les variations de débit sanguin, de volume sanguin et d'oxygénation impliquées lors de l'activité mentale. La technique consiste à placer des tissus dans un champ magnétique important, ce qui amène certains isotopes (atomes) présents dans ces tissus à s'aligner dans le champ. De nombreux isotopes sont affectés, mais les IRM actuels utilisent des signaux dérivant de l'hydrogène, l'isotope endogène le plus

abondant. Dans le champ magnétique, ces atomes vont s'orienter dans l'axe du champ. L'intensité de l'image dépend prioritairement de la densité de ces protons, bien sûr, mais est également fortement influencée par l'environnement proche des molécules d'eau. L'excitation par une variation de la fréquence radio perpendiculaire au champ magnétique (variation appelée « *RF pulse* ») réoriente la magnétisation des tissus d'un plan longitudinal vers un plan transversal, accroissant alors le niveau d'énergie des tissus. Devenus parallèles à un large champ statique produit par la machine MRI, les protons recouvrent ensuite en quelques secondes leur alignement initial lorsque la variation est supprimée, mouvement dont va résulter un signal de résonance magnétique que des capteurs peuvent détecter. Durant ce temps, la magnétisation qui a alors été créée dans la direction transverse au champ magnétique stable induit un signal perçu par une antenne qui entoure l'objet ou le corps scanné. Si les protons de l'eau sont excités encore avant la récupération totale, un petit signal est obtenu. Le temps de récupération, décrit comme un « temps de relaxation longitudinal T1 », dépend du type de tissus contenant les molécules d'eau pertinentes. Par exemple, dans le fluide cérébrospinal, qui est proche de l'eau pure, les protons se relaxent après environ 3 secondes, alors que dans la matière blanche, où les molécules d'eau interagissent fortement avec les membranes lipidiques et des organismes intracellulaires, le temps de récupération est réduit à une demi-seconde.

Les avantages de l'IRM sont nombreux : absence de radiations ioniques, très bonne sensibilité au flux sanguin, capacité à produire des images de plans selon n'importe quelle orientation, capacité à percevoir l'accumulation de fer dans les tissus et haute sensibilité aux œdèmes. L'IRM est la procédure d'imagerie de choix pour la majorité des maladies neurologiques : elle est plus sensible que le CT-scan pour la démyélinisation ou d'autres maladies de la matière blanche, pour détecter des néoplasmes intracérébraux métastatiques¹⁷ ou encore pour diagnostiquer les maladies dégénératives ou les faibles hémorragies. Le CT-Scan détecte mieux, lui, les calcifications anormales, les problèmes aux os et articulations crâniens et vertébraux. Aujourd'hui, la passation d'un IRM est aussi rapide qu'un CT-Scan.

¹⁷ Multiplication cellulaire échappant à la régulation de la croissance. Il est courant de distinguer les néoplasmes bénins et les néoplasmes malins ou cancers.

IV.2.9.4. L'imagerie fonctionnelle

La technique Echo-planaire

Jusqu'à la fin des années 80, la décomposition du signal associée aux inhomogénéités du champ magnétique local (i.e. $T2^*$) était considérée comme une nuisance et une limitation de l'IRMf. Pour quelque peu atténuer cette relaxation, une technique était utilisée -le « spin-echo »-, dans laquelle un second recentrage « RF pulse » (« *refocussing pulse* ») suivait l'excitation initiale, éliminant les effets de déphasage. C'est seulement quand les chercheurs ont réalisé que la présence d'une substance paramagnétique dans le sang pouvait jouer le rôle de marqueur vasculaire en servant de contraste que les séquences sans « *refocussing pulse* » ont commencé à être utilisées. Ainsi, certains agents ayant des propriétés magnétiques (les substances paramagnétiques) modifient les temps de relaxation dans leur voisinage immédiat et peuvent être utilisés comme agents de contraste. Parmi ceux-ci, les sels de gadolinium (Gd^{+++}), hautement toxiques mais rendus inoffensifs quand ils sont « encapsulés » dans molécules permettant leur élimination de l'organisme, sont couramment utilisés.

Un progrès extraordinaire a lieu en 1991. Le groupe de Belliveau (1991), au MRI Center of the Massachusetts General Hospital (MGH) de Boston, a en effet montré qu'il était possible d'observer les activations cérébrales en utilisant l'imagerie par résonance magnétique chez l'homme. Belliveau a utilisé deux bolus (i.e. doses) d'un agent de contraste paramagnétique (le Gadolinium-DTPA) et a mis en évidence les variations de volume sanguin cérébral dans le cortex primaire stimulé par des flash lumineux par rapport à une situation contrôle. La soustraction des images de volume sanguin calculées pour ces deux conditions révèle l'augmentation de volume sanguin dans la région activée. Le transit de l'agent dans les microvaisseaux de cerveau se traduit par une baisse locale et transitoire du signal qui peut être mesurée en temps réel par la technique « écho-planaire » (Stehling et al., 1991) et transformée en image approximative et relative du volume sanguin. L'*Echo-planar imaging* (EPI), inventé par Sir Peter Mansfield en 1977, est une technique d'imagerie IRM extrêmement rapide, qui acquiert des images complètes en moins de 100 millisecondes, et permet des « instantanés » de la

distribution d'un agent de contraste pendant qu'il passe rapidement dans le cerveau. La rapidité de la technique écho-planaire permet de couvrir l'ensemble du cerveau en quelques secondes pour suivre le paradigme en temps réel.

Comparée à des techniques IRM plus lentes, la résolution spatiale EPI est un peu moindre (environ de 2 millimètres), mais la résolution temporelle est grandement améliorée (environ 100 millisecondes). De plus, le taux d'information capturé, qui est le signal sur bruit par unité de temps, est le plus grand pour l'EPI. Cependant, les images EPI souffrent plus que les autres techniques de la distorsion et de la perte de signal provenant de la non homogénéité du champ. De plus, la technique écho-planaire (EPI) nécessite de commuter des gradients intenses très rapidement, et induit des artefacts qui lui sont propres (images fantômes quand le système n'est pas parfaitement réglé, artefacts de susceptibilité près des interfaces os-tissu ou air-tissu s'accompagnant d'une dégradation du signal et de déformations de la géométrie de l'image). Enfin, une grosse limite de la méthode de Belliveau réside dans la nécessité d'injecter au moins deux fois un agent de contraste et d'avoir à attendre plusieurs minutes entre les diverses conditions expérimentales.

De ce fait, une seconde méthode, aujourd'hui couramment utilisée, a été développée : la méthode BOLD (*Blood Oxygen Level Dependent contrast*) conçue par Ogawa et al. (1990).

L'effet BOLD

L'influence de l'oxygénation sanguine capillaire sur la susceptibilité magnétique a permis d'utiliser un type de pondération d'image reflétant un effet spécifique, appelé BOLD. Son application principale est la recherche de zones d'activation cérébrale lors de la réalisation de tâches motrices, sensorielles ou cognitives.

Cette technique utilise un traceur endogène : l'hémoglobine. Le principe de la méthode repose sur le fait que la désoxyhémoglobine confinée à l'intérieur des globules rouges est paramagnétique car elle possède quatre électrons non appariés. Ces électrons célibataires sont susceptibles d'être aimantés très faiblement dans un

champ magnétique, alors que l'hémoglobine est diamagnétique et, de ce fait, invisible à l'IRM. La désoxyhémoglobine se comporte donc comme un traceur paramagnétique endogène présent dans la circulation sanguine. Elle induit une différence de susceptibilité magnétique entre le sang et les tissus périvasculaires, ce qui abaisse en permanence le niveau de signal IRM et contribue à diminuer le temps de relaxation transversale des protons de l'eau. Ceci revient à diminuer localement l'homogénéité du champ magnétique statique produit par l'aimant.

L'activation cérébrale physiologique s'accompagne d'une augmentation locale transitoire du débit sanguin cérébral et du volume sanguin cérébral d'environ 30%. Or, la consommation d'oxygène par les cellules augmente aussi mais de façon plus modérée (inférieure à 10%). La fraction de l'hémoglobine désoxygénée présente dans les globules rouges à concentration très élevée est alors modulée par les variations d'oxygénation du sang, le taux de désoxyhémoglobine diminuant dans ce cas précis. En effet, ces divers phénomènes entraînent une augmentation importante du débit sanguin local, saturé en sang oxygéné, alors que la consommation en oxygène de la région activée augmente en moindre proportion. Il y a alors diminution de la teneur locale en désoxyhémoglobine et, par là même, augmentation du signal pondéré en susceptibilité magnétique du fait des propriétés paramagnétiques de la désoxyhémoglobine détectable.

Si cette augmentation de signal RMN est très faible (quelques pourcents), elle peut néanmoins être détectée via des séquences écho-planaire, et ceci d'autant mieux que les champs magnétiques employés sont élevés (2 ou 3 Teslas). Des comparaisons statistiques voxel¹⁸ à voxel permettent ensuite d'identifier les régions dont la différence de signal entre repos et activation est significativement différente, définissant une carte d'activation. Sa superposition à une image anatomique acquise durant le même examen autorisera alors une localisation précise des zones activées.

¹⁸ Acronyme des termes « *volumetric pixel* ». Il s'agit d'un pixel en trois dimensions qui permet de représenter les volumes 3D par traitement numérique de coupes 2D issues des machines d'investigation (Scanner, IRM ...).

IV.2.9.4.1. Les caractéristiques des effets BOLD

La différence de susceptibilité entre le sang oxygéné et désoxygéné est faible (environ 0.02×10^{-6} cgs (unité de susceptibilité magnétique)). Les changements dans l'intensité de l'image en contraste BOLD sont donc ténus, moins de 15% dans un champ magnétique de 2 Teslas (T), même lorsque la saturation en oxygène de l'hémoglobine est réduite à 20% lors d'hypoxies aiguës. Dans des études d'activation cérébrales de 1,5 T, la modification du signal n'est pas supérieure à 2-4%. Le changement dans le taux de relaxation $T2^*$ associé à cette perte de signal augmente avec le champ magnétique statique du scanner IRM. De ce fait, le changement au niveau du signal est typiquement trois fois plus large à 4 T que dans un scanner 1,5 T, pour le même temps d'écho et de type de séquence. Etant donné l'accroissement du signal, il est important d'utiliser des champs magnétiques importants. A 4 T, des changements de signaux jusqu'à 30% ont été observés lors de stimulations visuelles, avec un bruit de 0,5% ou moins. Bien sur, pour des activations cérébrales dans le cortex associatif, les changements d'intensité sont généralement plus faibles, de 2% à 8% dans ce champ de force, et encore moins dans des champs d'1,5 T. En fait, à 1,5 T, il est souvent nécessaire de réaliser des moyennes d'images afin d'obtenir des résultats significatifs.

Les applications de cette méthode en neurophysiologie n'ont pas tardé à être publiées par de nombreux groupes. La méthode BOLD, qui a reçu le nom d'imagerie par résonance magnétique « fonctionnelle » pour la distinguer de l'imagerie par résonance magnétique classique purement morphologique, est devenue rapidement concurrente de la tomographie par émissions de positons pour l'étude des processus cognitifs, et la surpasse en terme d'utilisation en recherche aujourd'hui.

IV.2.9.4.2. Le choix de la valeur du champ magnétique

La plupart des études ont été publiées à 1,5 ou 2 Teslas, bien que des recherches ont été menées à champ plus bas ou plus élevé. La Food and Drug Administration (i.e. Ministère de la Santé américain) ne reconnaît d'ailleurs que des champs inférieurs à 2 Teslas pour les applications cliniques. Pourtant, puisque avec

la méthode BOLD le changement du niveau du signal observable durant l'activation est faible, il est évident qu'il faut essayer de maximiser l'effet et diminuer le bruit, ce qui peut être fait en recourant à des champs élevés (supérieur à 3 Teslas). D'ailleurs, les champs plus élevés sont conseillés lorsque la technique écho-planaire est utilisée. Un autre avantage des hauts champs est que le signal responsable de l'effet BOLD vient plutôt des petits vaisseaux (capillaires, veinules) alors qu'à 1,5 Tesla, les réponses des gros vaisseaux prédominent, risquant de masquer les effets pertinents.

Par contre, si les effets de susceptibilité magnétique sur lesquels repose la méthode BOLD augmentent avec le champ, ces mêmes effets sont responsables d'artefacts particulièrement visibles aux interfaces os/air/tissu (comme à la base du crâne) qui sont très gênants, surtout avec l'écho-planaire. Le bruit « physiologique » (provenant des pulsations cardiaques ou respiratoires) semble lui aussi augmenter avec le champ. Un compromis pour les études en IRMf semble donc exister pour des champs théoriques de 3 ou 4 Teslas. Toutefois, les centres équipés de systèmes opérant à un tel champ sont rares.

IV.2.9.5. Les avantages de la technique IRMf

La méthode par imagerie cérébrale fonctionnelle a de nombreux avantages : un caractère non invasif (ce qui permet de scanner un sujet autant de fois que désiré), une résolution spatiale très importante (de 1 à 2 millimètres), un excellent rapport signal/bruit et une capacité de suivre l'évolution temporelle des activations à l'échelle de quelques secondes (de 1 à 3 secondes). Cette résolution temporelle ne suffit cependant pas à décomposer la chaîne d'événements qui, à l'échelle de la dizaine de millisecondes, sous-tend les activités cognitives humaines. Pour atteindre ce niveau de détail, il est toujours nécessaire d'utiliser les méthodes d'électro- et de magnéto-encéphalographie.

De plus, contrairement à d'autres techniques d'imagerie cérébrale, l'IRMf ne se base pas nécessairement sur la comparaison d'un état contrôle et d'un état activé. Elle n'impose plus la condition de l'acquisition d'une image par état, mais permet des paradigmes plus flexibles avec de nombreuses acquisitions pour suivre des conditions multiples au décours temporel variable.

IV.2.9.6. Les inconvénients de la technique IRMf

Les inconnues qui subsistent encore concernant cette méthode sont de deux ordres. Comme dit précédemment, la limite en sensibilité idéale n'a pas encore été définie, lorsque le but est de détecter des augmentations de débit qui ne dépassent pas quelques pourcents dans les activations cognitives.

De plus, la nature du paramètre physiologique qui est mesuré n'est pas encore clairement déterminée. S'il est certain que le signal élémentaire est constitué par une augmentation de la concentration en désoxyhémoglobine par millilitre de sang, il peut résulter d'une augmentation du débit sanguin (ce qui constitue le paramètre effectivement mesuré en tomographie par émission de positons), du volume sanguin capillaire ou seulement d'une dilatation des veines de drainage, auquel cas la localisation de la zone où le signal croît ne correspondrait pas à celle où se trouve la population de neurones impliquée dans l'activation. Le principe général de couplage entre activité neuronale (ou synaptique) et débit sanguin cérébral local, suggéré il y a plus d'un siècle par Roy et Sherrington (1890) a donc toujours une origine floue.

Enfin, le bruit constitue également une limite importante pour les paradigmes IRMf, celui-ci pouvant atteindre 90 dB.

IV.2.9.7. Conclusion

Les premières études en IRMf ont montré qu'un changement de signal IRM reproductible et localisé pouvait être enregistré dans le cortex visuel avec des paradigmes simples (Belliveau et al., 1991). Ces tâches visuelles simples sont encore aujourd'hui utilisées pour vérifier l'intégrité de la chaîne imagerie fonctionnelle par résonance magnétique (stabilité de l'équipement IRM, réglages, traitement des données).

Si les études de première génération ont permis de mettre en évidence l'activation des cortex primaires (visuels, sensori-moteurs ou auditifs notamment), les études de seconde génération explorent aujourd'hui la dépendance du signal IRM dans les aires corticales, sous-corticales ou cérébelleuses et ce, afin d'infirmar ou de confirmer les résultats de plusieurs décennies d'expérimentations physiologiques ou comportementales. L'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique peut ainsi détecter les aires corticales impliquées dans les processus cognitifs ou physiologiques supérieurs propres à l'homme, comme :

- la reconnaissance et la production du langage, par exemple dans un paradigme de génération de mots (McCarthy et al., 1993) ;
- des différences de latéralisation entre hommes et femmes (Shaywitz et al., 1995) ;
- la plasticité cérébrale, l'apprentissage et la mémoire (McCarthy et al., 1994).

Ainsi, l'IRMf apparaît comme un nouvel outil extrêmement puissant pour les sciences cognitives, offrant la possibilité d'examiner les aspects dynamiques des processus liés à la cognition, de manière non invasive et à l'échelle de l'individu.

IV.2.10. Plans expérimentaux en PET-Scan et en IRMf

IV.2.10.1.1. Les sujets

Selon Hertz-Pannier et al. (1994), la coopération de sujets volontaires est assez bonne dans les études IRMf. En fait, la principale limite des paradigmes IRMf est la nécessité de la totale immobilité du sujet. Certains sujets ne se rendent pas compte que l'immobilité doit être absolue et se considèrent immobiles quand leur tête ne bouge que de quelques millimètres. Il est néanmoins possible de forcer cette immobilité par l'usage de mousses ou de coussins. Le mouvement de la tête peut également être détecté et rejeté ou corrigé par différentes méthodes statistiques.

IV.2.10.1.2. Le paradigme

Le cœur d'une étude en imagerie fonctionnelle par résonance magnétique est bien sûr le paradigme, dont la finalité est de répondre à une question d'un point de vue physiologique ou fonctionnel.

La structure des expériences varie en fonction de la méthode employée pour mesurer le débit sanguin cérébral.

En caméra à positons, avec un traceur marqué à l'oxygène 15 dont la durée de demi-vie est courte, la mesure de débit sanguin dure entre quarante et cent vingt secondes et ne peut être répétée à moins de douze minutes d'intervalle. Des tâches qui peuvent être effectuées intensément pendant quelques minutes, suivies d'un repos d'une dizaine de minutes avant la tâche suivante sont dès lors privilégiées.

En IRMf « écho-planaire » par contre, chaque mesure ne dure que quelques dizaines de millisecondes et peut être répétée à intervalles de quelques secondes seulement. La plupart des chercheurs exploitent cette rapidité en faisant alterner plusieurs périodes d'une trentaine ou d'une quarantaine de secondes durant lesquelles le sujet effectue tantôt une tâche, tantôt une autre. Les régions cérébrales activées alors sont celles dont le débit sanguin suit, avec quelques secondes de retard, le décours temporel des changements de tâche. Toutes les tâches cognitives, cependant, ne se prêtent pas nécessairement à un tel découpage en période de quelques dizaines de secondes.

La chronologie du paradigme est fondamentale car elle doit s'adapter et se synchroniser avec l'acquisition des images. Jusqu'à présent, la plupart des paradigmes consistent en une alternance de périodes de « repos » et d'« activité ». La possibilité de réaliser cette alternance est un des points forts de l'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique. Elle permet d'augmenter le rapport contraste-bruit quand la chronologie du paradigme et l'aspect dynamique de la réponse cérébrale sont pris en compte dans le traitement des données. Les effets de la fatigue ou de l'habitude sont toutefois à considérer, et certains paradigmes impliquant la mémoire ou des effets persistants, tels l'olfaction, s'accommodent mal d'une alternance repos/activation. La condition de repos peut être aussi difficile à définir.

En ce qui concerne la présentation du paradigme, il ne faut pas oublier que la présence du champ magnétique et l'espace très limité autour de la tête du sujet ne permettent pas d'approcher certains matériels de stimulation. Pour la vision, il est possible d'utiliser des lunettes électroniques, des périscopes ou un écran de rétroprojection regardé à travers des lunettes à prismes. Des systèmes Hi-Fi amagnétiques existent également pour les stimulations auditives.

Le dernier point délicat à gérer est le contrôle de la performance des sujets dans l'aimant. Par exemple, les tâches de langage doivent s'effectuer en silence pour éviter tout artefact de mouvement, ce qui ne facilite pas son évaluation. Ce problème doit être évalué a priori et intégré au paradigme.

IV.2.10.1.3. L'analyse des résultats

Deux problèmes majeurs sont rencontrés lors d'analyse des composantes cognitives via les méthodes PET et IRMf :

- le premier concerne la détection de signaux significatifs dans les comparaisons statistiques interimages. La méthode la plus classiquement employée consiste à utiliser des seuils élevés de significativité statistique afin de se prémunir du « risque alpha », c'est-à-dire des faux positifs. Cependant, comme dit précédemment, les changements mesurés en termes de débit sanguin régional, notamment dans les cortex associatifs, sont généralement faibles (5% dans les bons cas). Dès lors, un « seuillage » très strict risque de n'isoler que les « pics » d'activation, sans tenir compte du fait que des changements faibles en amplitude mais étendus en volume peuvent être tout aussi pertinents en termes d'activation « cognitive » (Poline et Mazoyer, 1993) ;
- le second problème est que les signaux sont recueillis de manière intégrée sur une période de plusieurs dizaines de secondes, alors que l'échelle de temps typique des phénomènes cognitifs est de l'ordre d'une seconde ou moins. Cette limite en résolution temporelle reste une contrainte majeure pour la conception des expériences d'activation cognitive.

Il s'agit pour le chercheur de définir alors, grâce à sa propre compétence, les niveaux des variables permettant de minimiser le plus possible les effets indésirables.

IV.3. Facteurs secondaires à considérer lors d'études en imagerie

En dehors des contraintes inhérentes à chacune des techniques d'imagerie, il est nécessaire de prendre en compte d'autres facteurs lors de recherches en imagerie cérébrale :

IV.3.1. L'âge

Marchal et al. (1992) ont montré une diminution progressive du débit sanguin cérébral avec l'âge d'environ 6 % par décennie. Au niveau du langage, Joannette et al. (1983) rappellent une plus grande fréquence des aphasies « fluentes » chez les patients âgés, suggérant une réorganisation possible avec l'âge des substrats cérébraux du langage.

IV.3.2. Le genre

Le genre semble avoir une influence considérable sur les zones cérébrales activées lors de tâches cognitives particulières.

Par exemple, Shaywitz et al. (1995) ont montré que l'activation provoquée par une tâche phonologique est beaucoup plus symétrique au niveau de l'aire de Broca dans un groupe de femmes que celle, très prédominante à gauche, observée dans un groupe d'hommes.

IV.3.3. La durée de présentation des stimuli

Price et al. (1992) ont montré dans un travail très détaillé l'influence majeure de ce facteur sur les résultats d'activation dans des tâches de lecture. Qu'il s'agisse de la comparaison entre lecture à haute voix et détection de caractéristiques graphiques dans des pseudolettres, ou de la comparaison entre lecture « passive » de mots et de présentation « passive » de pseudolettres, les auteurs observent des différences considérables d'activation liées à la durée d'exposition des stimuli, qui était soit 150 ms soit proche d'une seconde. Price et al. constatent qu'une durée d'exposition brève (150 ms) active plus de régions différentes dans le cerveau (surtout dans le cortex temporal externe gauche) alors que, pour la durée longue d'exposition, les activations sont plus limitées et souvent confinées au cortex visuel extrastrié.

IV.3.4. L'effet de routinisation et d'apprentissage

Risberg et al. (1977) ont été les premiers à interpréter les diminutions de débit observées au cours d'une séquence de tâches cognitives comme des effets d'habituation. Plus spécifiquement, Raichle et al. (1994) ont mis l'accent sur d'importants effets de l'entraînement à une tâche linguistique (la génération de verbes à partir de noms d'objets) sur le profil d'activation cérébrale obtenu. Alors que les sujets non entraînés vis-à-vis de la tâche montrent, par rapport à une tâche de répétition, une activation des régions cingulaire antérieure, frontale inférieure et temporale postérieure gauches, l'activation observée après un apprentissage intensif de la tâche (neuf présentations successives de la même liste de noms d'objets) est localisée dans la région insulaire des deux hémisphères. Un profil d'activation identique au profil des non entraînés est observé ensuite lorsque une nouvelle liste de noms à associer à des verbes est présentée.

IV.3.5. La nécessité d'un état cognitif stable

La stabilité cognitive est primordiale afin de pouvoir comparer les données obtenues, l'état affectif pouvant fortement modifier les patterns d'activation chez un même sujet.

Différentes contraintes découlent de la nécessité d'obtenir une « stabilité cognitive » pendant plusieurs dizaines de secondes. Il convient d'éviter des phénomènes trop rapides de routinisation des processus étudiés qui pourraient être liés à l'utilisation de tâches trop semblables. D'une manière générale, les paradigmes traditionnels utilisent des tâches dans lesquelles l'attention du sujet est explicitement dirigée sur un processus cognitif particulier (« détecter » des phonèmes dans une liste de mots), plutôt que des situations cognitivement moins contrôlées telles que les conditions dites « passives » (l'écoute d'une liste de mots).

Le choix méthodologique de situations stables, cognitivement contrôlées et donc coûteuses en ressources attentionnelles, n'est cependant pas sans inconvénients. Il interdit par définition l'étude de phénomènes rapidement évolutifs et surtout il compromet la possibilité d'utiliser des situations d'activation plus proches des conditions « naturelles ». Notamment dans le fonctionnement du langage, la détection de suites de phonèmes ou de mots isolés est très peu courante en situation naturelle.

IV.4. L'utilisation de plusieurs techniques simultanément

Les avancées technologiques récentes permettent aujourd'hui d'essayer de coupler plusieurs méthodes d'imagerie, et de profiter des avantages combinés des diverses techniques. Cela s'inscrit dans un concept plus général appelé « *fusion d'images multimodalités* » qui consiste à combiner les informations de nature différente provenant de techniques d'imagerie variées. Toutefois, ces analyses ne sont pas encore pleinement fiables, et restent à un stade expérimental.

IV.4.1. IRMf et PET-Scan

Un développement très récent consiste à combiner les images anatomiques fournies par la résonance magnétique et les images fonctionnelles issues de la tomographie par émission de positons. L'intérêt est ici de coupler des données anatomiques et neurochimiques.

La technique est la suivante : les chercheurs opèrent un repérage externe de structures fixes (e.g. la ligne orbito-méatale ; voir annexe 1) et placent des marqueurs sur la tête du malade. Ces marqueurs ont la propriété d'être détectables à la fois en tomographie par émission de positons et en imagerie par résonance magnétique car ils contiennent une solution radioactive et paramagnétique. Les coupes fonctionnelles et anatomiques sont ainsi théoriquement superposables. En fait, il faut pour cela que les coupes aient la même épaisseur, le même espacement, que le sujet n'ait pas bougé et surtout que le positionnement de la tête dans les deux machines soit rigoureusement identique, ce qui en pratique est très difficile. Il est donc nécessaire de faire un « recalage anatomique » des images (Van den Elsen et al., 1993). Les différences observées entre deux examens, ou entre deux acquisitions d'une même série, ont des causes diverses mais qui toutes entraînent des modifications de position de pixels¹⁹ du cerveau, ce qui nécessite alors un recalage géométrique.

Ce type de recalage utilise les repères placés sur la tête ou les informations anatomiques des images cérébrales elles-mêmes. Par exemple, il est ainsi possible de repérer la ligne joignant les commissures blanches antérieure et postérieure et de se fier aux coordonnées de l'atlas de Talairach (Talairach et Tournoux, 1988) pour localiser des régions activées.

¹⁹ Acronyme venant de la contraction de *picture elements*. Les pixels permettent de définir la qualité de définition d'une image.

IV.4.2. IRMf et potentiels électriques

Afin d'identifier les structures anatomiques cérébrales où sont localisés les générateurs électriques, il est intéressant d'effectuer une fusion des résultats EEG avec des images obtenues par résonance magnétique de la tête du sujet enregistré. Le problème consiste alors à recalculer la géométrie du modèle utilisé avec l'image en trois dimensions de la tête réelle. Lorsque cette opération est effectuée, les images des sources électriques sous forme de dipôles ou de sources distribuées sont superposées aux images anatomiques de la tête.

IV.4.3. PET-Scan et potentiels électriques

L'intérêt de cette approche est identique à celle fusionnant les données IRMf et les potentiels électriques.

Par exemple, Petersen et al. (1988) avaient montré une différence d'activation entre lire à haute voix un mot écrit et fournir un verbe associé à ce mot. Les zones impliquées étaient le cortex cingulaire antérieur, la région frontale inférieure gauche et l'aire temporale postérieure gauche. Snyder et al. (1995), ayant réalisé la même tâche à l'aide des potentiels évoqués, ont constaté qu'une différence précoce (180-200 ms) apparaissait dans le cortex cingulaire antérieur, suivie immédiatement de l'entrée en activité d'un dipôle localisé à la région frontale inférieure gauche (220-240 ms) et enfin une activation tardive de l'aire temporale postérieure gauche (vers 600 ms). Cet exemple montre que les potentiels évoqués peuvent non seulement répliquer des résultats obtenus au PET, mais également préciser leur séquence d'activation.

IV.5. Les méthodes d'analyse en imagerie cérébrale

La mise en évidence des activations spécifiques à la tâche étudiée a été, et reste, un défi majeur pour tout chercheur en imagerie. La prise en compte de paramètres multiples rend cet exercice délicat, mais inévitable. Plusieurs techniques ont été proposées.

IV.5.1. La méthode de soustraction

La grande majorité des recherches en imagerie cérébrale se fonde sur la méthode de soustraction.

L'imagerie fonctionnelle fournit des images tomographiques sensibles au débit sanguin cérébral. Chez le sujet normal, ces images brutes n'offrent que peu d'intérêt pour le chercheur en sciences cognitives. Elle révèle en effet principalement une forte dépense énergétique dans les régions riches en contacts synaptiques, c'est-à-dire l'ensemble du cortex cérébral. Le débit sanguin local ne varie pas suffisamment en fonction de l'activité cérébrale pour que « s'éteignent » totalement les régions non utilisées dans une tâche cognitive donnée.

La méthode soustractive consiste donc à concevoir deux conditions expérimentales qui idéalement sont identiques en tout point à l'exception de l'étape de traitement étudiée. Cette soustraction se fait généralement point par point, après alignement des images dans un espace anatomique commun et permet d'isoler la contribution des régions cérébrales impliquées dans la fonction cognitive investiguée. Pour ce faire, divers tests statistiques vont révéler les régions dont le débit sanguin a significativement augmenté ou diminué, en passant d'une tâche à l'autre.

IV.5.2. La méthode de conjonction

La conjonction est le fait de donner des tâches cognitives au sujet, mais au lieu de chercher les différences entre ces tâches, l'analyse porte sur les zones qui s'activent de manière commune.

Ce genre d'analyse permet d'investiguer les corrélats neuronaux, comme les processus phonologiques durant la lecture. Le but de ces expériences est alors d'évaluer le processus phonologique en tant que tel mais pas d'observer les autres processus de la lecture. Des recherches de ce genre ont été réalisées dans le cadre de tâches de dénomination de lettres ou encore de couleurs et d'objets présentés de manière cursive sur un écran. Pris isolément, les lettres, les couleurs et les objets activent les zones qui leur sont spécifiques, tout en se combinant dans le cadre de l'activité de lecture. Une analyse des conjonctions isolera seulement les régions activées dans tous les cas, ce qui implique qu'elles sous-tendent un processus commun. Pour limiter l'activation au processus phonologique, les activations durant chaque tâche de dénomination sont mesurées comparativement aux conditions contrôles impliquant une analyse visuelle et l'articulation de mots. Des lignes de caractères non-lettres contrôleront les processus visuels de mots, et des patterns colorés sans sens contrôleront les processus visuels relatifs aux couleurs. Le contrôle relatif à la dénomination d'objets sera la vision concrète des items. Tout ceci permettra alors d'isoler le processus phonologique.

IV.5.3. Le design factoriel

Alors que les deux premiers types d'analyses présentés traitent une seule variable, le design factoriel permet d'en analyser plusieurs en même temps et donc, de travailler sur les interactions. Dans l'exemple cité ci-dessus, les effets de la dénomination (dénomination vs contrôle) sur l'activation cérébrale peuvent varier avec le type de stimulus utilisé.

IV.5.4. Les méthodes corrélationnelles

Une étude de Frith et al. (1991) montre que cette approche peut fournir des renseignements complémentaires sur l'activation cérébrale au cours de tâches linguistiques, par rapport aux données de la méthode soustractive. En effet, ces auteurs ont observé dans une tâche d'évocation lexicale, des diminutions de débit significatives dans les régions temporales supérieures alors que des augmentations de débit étaient mesurées dans la zone frontale inférieure. L'analyse corrélacionnelle a montré que le foyer d'augmentation de débit préfrontal était négativement corrélé avec le débit dans le cortex temporal supérieur, ce qui suggère l'existence d'un lien fonctionnel entre ces deux régions, et une possible influence inhibitrice exercée par la région préfrontale inférieure sur la région temporale supérieure.

IV.5.5. Les designs paramétriques

Dans les techniques citées précédemment, l'activation cérébrale a été mesurée en contrastant l'activité dans un état d'activation par opposition à des tâches contrôles. Une autre approche vise à mesurer les changements d'activation lorsque les paramètres d'un stimulus sont modifiés, variant par exemple son taux de présentation, sa durée ou sa longueur. L'avantage de cette approche est qu'aucune tâche de contrôle n'est nécessaire.

Chapitre V : Statistical Parametric Mapping (SPM)

Dans l'absolu, un plan expérimental simple en IRMf implique l'alternance de phases de repos et d'activation (i.e. présentation « en blocs »). L'IRMf enregistre un nombre défini de coupes (les « *dynamic scans* ») lors de ces phases, et la comparaison des deux temps permet de définir les zones actives lors de la partie expérimentale.

Les méthodes statistiques utilisées lors d'analyses par neuroimagerie fonctionnelle sont essentielles pour une interprétation correcte des résultats d'une expérience visant à mieux comprendre la neuroanatomie des fonctions cérébrales de l'homme. Actuellement, les expériences portant sur l'imagerie fonctionnelle impliquent la formation d'une « *statistical parametric map* » (SPM). Le concept de SPM a été originellement introduit par Friston et al. (1990). Dans ce type d'analyse, la valeur de chaque position ou voxel est une statistique qui exprime l'idée de l'hypothèse nulle d'une absence d'activation induite expérimentalement pour chaque voxel. Les SPM réfèrent donc à la construction de processus statistiques spatialement étendus pour tester des hypothèses sur des effets spécifiques régionaux.

SPM est devenu aujourd'hui un acronyme pour les processus de voxel basés sur l'analyse d'expériences de mapping fonctionnel, pour le software implémentant ces processus et pour l'image statistique.

L'analyse des données est une phase critique dans le travail en IRMf. Si les images ne sont pas correctement analysées, le manque de sensibilité et de spécificité qui en résulte peut conduire à des résultats incorrects : certaines régions activées ne seront pas détectées et d'autres, apparemment activées, ne seront que des artefacts. Il n'est pas exceptionnel de réaliser 1000 à 2000 images par sujet au cours d'une session, afin d'optimiser les chances d'obtenir des résultats corrects.

Lors d'études en IRMf, l'analyse de techniques rapides (via l'imagerie échoplanaire) fournit des données volumineuses, du fait de l'acquisition multicouche. Une fois ces données acquises, la construction d'une SPM peut être décomposée en plusieurs phases qui incluent :

les transformations spatiales :

- le réalignement ;
- la coregistration ;
- la normalisation spatiale ;
- le « smoothing »²⁰ spatial.

la construction d'une SPM :

- l'analyse statistique sur les voxels utilisant un modèle linéaire général ;
- une inférence statistique utilisant la théorie des champs Gaussiens.

V.1. Les transformations spatiales

Dans la grande majorité des cas, les expériences en imagerie fonctionnelle requièrent l'acquisition de données provenant de sujets. Des techniques sophistiquées ont été mises au point pour normaliser l'anatomie des différents cerveaux dans un espace stéréotaxique standard, après avoir corrigé certains artefacts, dont le mouvement. Le smoothing spatial est également utilisé pour percevoir les variations gyrales interindividuelles et pour augmenter le signal par rapport au bruit.

L'analyse des transformations spatiales se décompose en un réalignement, une coregistration et un « smoothing ».

²⁰ Le smoothing peut se concevoir comme un technique de lissage des données observées afin de réduire les fausses observations. Au lieu d'indiquer quelques voxels précisément, le programme SPM va représenter un champ plus large susceptible plus certainement d'indiquer la localisation réelle de l'activation.

V.1.1. Le réalignement

Les images doivent d'abord être corrigées pour les artefacts de mouvements. Par une combinaison de rotations et de translations dans l'espace tridimensionnel, les images sont recalées sur une image prise pour référence. Ces algorithmes de décalage ont été initialement élaborés pour les analyses de données provenant d'images TEP (Woods et al., 1992), mais les exigences de l'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique sont plus contraignantes du fait de la meilleure résolution des images et de la petitesse de l'effet BOLD.

Les artefacts dus à la variance liée au mouvement dans les séries IRMf représentent l'une des plus sérieuses confusions possible dans l'analyse. Supprimer les effets dus au mouvement d'une série IRMf n'est pas simple car les mouvements lors des premiers scans peuvent affecter le signal dans les scans subséquents.

La procédure utilisée est donc d'estimer les mouvements de tête. Ces estimations sont alors utilisées pour :

- réaligner les images ;
- réaliser un ajustement mathématique pour supprimer les composants issus du mouvement qui persistent après un réalignement simple.

V.1.2. La coregistration

Cette étape va permettre d'aligner les données issues de l'analyse fonctionnelle sur l'image anatomique du cerveau du sujet, image de meilleure qualité qui sera prise pour référence. La coregistration va comparer certaines localisations anatomiques entre l'image fonctionnelle moyenne et l'image anatomique. Une correction mathématique sera ensuite effectuée afin de corriger les éventuelles différences spatiales relevées.

V.1.3. La normalisation spatiale

Pour implémenter des analyses de voxels et présenter (« imager ») des données, les activations obtenues chez plusieurs sujets doivent provenir de parties homologues du cerveau. Les transformations spatiales sont dès lors appliquées par mouvement et « déformation » des images jusqu'à ce qu'elles se conforment plus ou moins à un cerveau idéalisé ou standard. Cette normalisation facilite le moyennage intersujet et le report des résultats, et ainsi permet de comparer l'anatomie structurelle et/ou fonctionnelle des individus.

Pour ce faire, le logiciel SPM propose un mapping stéréotaxique linéaire, les données tridimensionnelles étant linéairement intégrées dans un espace coordonné basé sur un cerveau standardisé. Cela permet à tous les cerveaux d'être présentés comme ayant la même forme dans les trois directions orthogonales, et que chaque espace du volume rétabli puisse être directement comparé grâce à un atlas anatomique. L'espace le plus communément employé est celui de Talairach (Talairach et Tournoux, 1988). Sa méthode est centrale pour décrire le cerveau lors de l'établissement des localisations de foyers d'activation. Il est basé sur l'identification de la ligne commissurale antéro-postérieure (CA-CP), et un ensemble de perpendiculaires par rapport à cet axe. L'application stricte de la méthode requiert une échelle proportionnelle qui soit partitionnée dans la direction CA-CP. Ce schéma permet ainsi de dépasser les problèmes introduits par une variabilité non linéaire entre les individus.

L'atlas de Talairach et Tournoux utilise un simple système cartésien de coordonnées x (gauche (-)/droite (+)), y (postérieur (-)/antérieur (+)) et z (bas (-)/haut (+)) pour organiser les données (la coordonnée {0, 0, 0} représentant la commissure antérieure). Alors que cette approche fonctionne relativement bien pour les structures proches des origines du système de coordonnées (commissure antérieure), la pertinence du système de coordonnées diminue lorsque la distance avec les origines s'accroît. Les erreurs sont parfois importantes pour le cortex cérébral où elles peuvent atteindre des différences de l'ordre de 1 à 1,5 cm.

Lorsque les données cérébrales ont été transformées par recentrage stéréotaxique, il subsiste une variabilité anatomique résiduelle qui sera dans la mesure du possible compensée grâce au smoothing.

V.1.4. Le « smoothing » spatial

Le smoothing a deux objectifs importants :

- 1) Il augmente généralement le signal, comparé au bruit. Les effets neurophysiologiques sont produits par des changements hémodynamiques qui se traduisent par des échelles spatiales de quelques millimètres, alors que le bruit a habituellement une haute fréquence spatiale, étant indépendant pour chaque voxel. Il est donc essentiel de compenser.
- 2) Il vise à améliorer la validité du moyennage intersujet. Le smoothing assure que les changements hémodynamiques d'un sujet à l'autre sont estimés sur une échelle spatiale où les analogies avec l'anatomie fonctionnelle sont pertinentes. Par exemple, à une échelle de 100 μm , il est hautement improbable que, même avec une normalisation spatiale parfaite, l'anatomie fonctionnelle et l'organisation des gyri frontaux médians chez deux sujets montrent des analogies correctes. Cependant, sur une échelle anatomique de 8 mm, ils le sont. En d'autres mots, un mapping des fonctions au niveau anatomique peut avoir du sens seulement à un niveau de résolution qui ne confond pas les détails microscopiques et macroscopiques uniques chez chaque individu.

V.2. La construction d'une SPM

Il s'agit d'une étape clef car elle permet l'analyse des zones activées pour le protocole expérimental analysé. Le modèle linéaire général offre pour ce faire la flexibilité nécessaire.

V.2.1. L'analyse statistique

L'analyse statistique correspond au modelage des données dans le but de relever les réponses neurophysiologiques dignes d'intérêt, par opposition aux composants sans intérêts ou aux artefacts. Lors de l'étape d'analyse statistique, le chercheur vérifie l'hypothèse nulle qu'il n'y a pas d'effet pour chaque voxel enregistré.

V.2.2. L'inférence statistique

L'inférence statistique permet de déterminer les zones activées chez un sujet ou les activations communes pour un groupe donné d'individus. L'inférence statistique sur des changements régionaux spécifiques requiert un mapping paramétrique statistique spécifique pour chaque analyse, qui va permettre de relever les activations et de les présenter sur un cerveau 3D (sur des images appelées « render », voir figure 8).

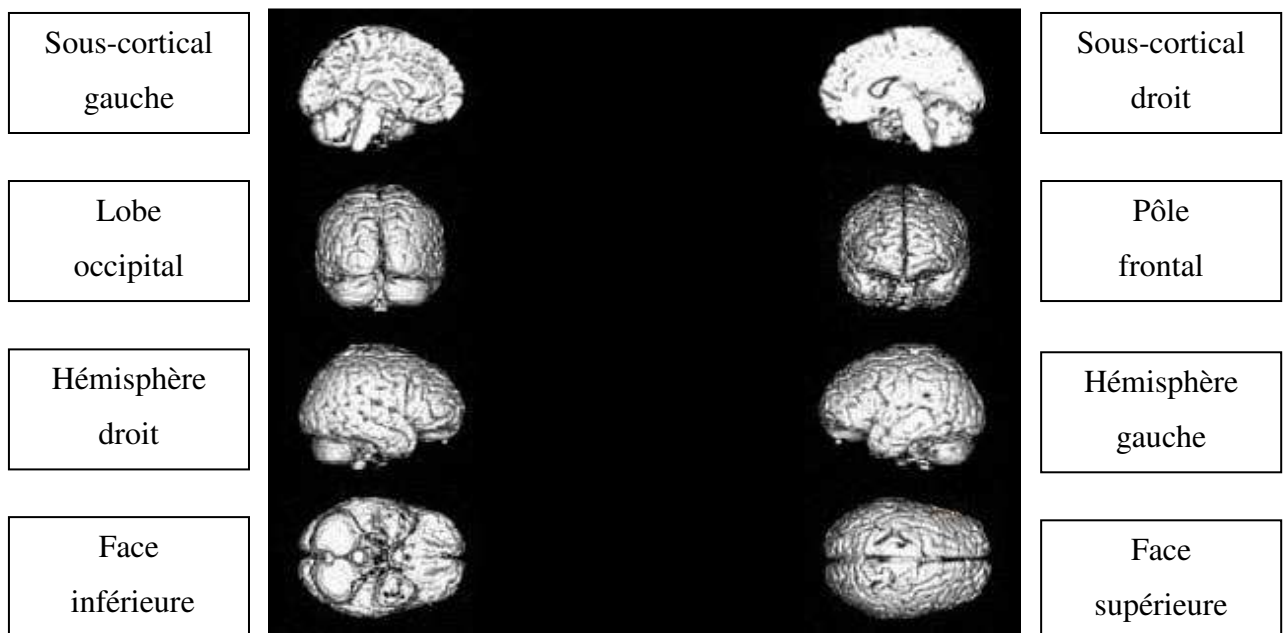


Figure 8 : Render indiquant les zones cérébrales activées par un sujet

La dernière version de SPM (SPM02) est aujourd'hui le logiciel de référence dans le cadre des études IRMf.

Chapitre VI : Neuroimagerie et fonctions cognitives

La neuroimagerie fonctionnelle a permis une évolution considérable dans la compréhension du fonctionnement cognitif humain. Depuis une quinzaine d'années, chaque fonction cognitive est investiguée par de nombreuses équipes de recherche. Ce chapitre propose un rapport succinct de l'état d'avancée des connaissances, notamment sur plusieurs domaines, tels l'arithmétique, l'apprentissage de séquences motrices, la perception temporelle ou l'organisation visuospatiale. Le langage, domaine central investigué dans ce travail, sera traité en profondeur dans le chapitre suivant.

VI.1. L'arithmétique

Il est aujourd'hui communément admis que les tâches arithmétiques entraînent l'activation du lobe pariétal gauche, soutenu par le lobe frontal ipsilatéral pour les calculs complexes. Les structures sous-corticales, notamment les ganglions de la base, seraient plus particulièrement impliquées lors de faits arithmétiques automatisés (e.g. les tables de multiplication).

Plusieurs recherches ont permis d'affiner par la suite ces affirmations. Un exemple intéressant vient d'une expérience de Levin et al. (1996). Ces auteurs ont étudié un adolescent qui a subi une sévère blessure au lobe pariétal droit lors de sa petite enfance. Malgré la sévérité et la localisation de sa blessure, l'évaluation a montré que l'adolescent a développé relativement normalement ses capacités visuospatiales mais a rencontré des problèmes au niveau des habiletés arithmétiques. Ces auteurs ont postulé qu'au moment de la lésion, la région pariétale gauche a assumé certaines des responsabilités des fonctions normalement stockées dans l'hémisphère droit. En effet, la lésion et la réorganisation qui s'ensuit ont eu lieu avant l'acquisition de la majorité des faits arithmétiques apparaissant à l'école (et donc plus tard). Ceci indiquerait que les processus spatiaux ont été supportés par le lobe pariétal gauche avant l'acquisition de l'arithmétique, ce qui a rendu difficile par la suite l'apprentissage de cette habileté.

Une autre preuve de la spécificité du traitement des chiffres a été présentée par Polk et al. (2002). Ces auteurs ont utilisé la résonance magnétique fonctionnelle pour estimer l'activité neuronale lorsque des sujets voyaient des séries de consonnes, de chiffres et des formes. Ils observent une activation de la zone proche du gyrus fusiforme lors de la présentation de lettres, zone non active lors de la vision de chiffres. Ils en concluent que la spécialisation neuronale dans le cerveau humain peut s'étendre à une catégorie de stimuli culturellement définis, acquise de nombreuses années après la naissance.

VI.2. L'apprentissage de séquences motrices

Une étude d'Hazeltine et al. (1997) en PET-scan a permis de révéler les effets du type d'apprentissage effectué par un individu sur ses réseaux neuronaux. Lors de l'expérience, certains sujets devaient réaliser une tâche simple de temps de réaction. L'autre groupe était confronté au même exercice, mais associé à une autre tâche. Les auteurs constatent que ces derniers manifestent un évident apprentissage mais qu'ils ne sont pas explicitement conscients de la séquence stimulus-réponse apprise (i.e. apprentissage implicite). Par contre, des sujets n'effectuant que la première tâche deviennent explicitement conscients de la séquence du stimulus. Hazeltine et ses collaborateurs ont montré que les corrélats métaboliques de l'apprentissage étaient distincts selon les conditions. De manière générale, les activations sont observées dans le cortex moteur gauche, l'aire motrice supplémentaire et le putamen. Lorsque l'apprentissage est implicite, ils constatent également une activation des ganglions de la base, du lobe temporal médian, du cortex frontal inférieur et du claustrum²¹. Par contre, quand l'apprentissage devient explicite, l'activation se déplace dans l'hémisphère droit (voir aussi Lieberman et al., 2004). Il semble donc que les loci neuronaux soient dépendants de la manière dont est acquise une séquence.

²¹ Fine couche de cellule de matière grise issue de la capsule externe du nucleus lentiforme, séparant le nucleus de la substance blanche de l'insula

Dans cette même étude, Hazeltine et al. (1997) montrent une activation du gyrus précentral (moteur), de la zone motrice supplémentaire et des ganglions de la base lorsque les sujets apprennent un ordre séquentiel de stimuli. Willingham (1998) confirme l'année suivante que les zones cérébrales sous-tendant les processus séquentiels sont l'aire motrice supplémentaire et les ganglions de la base, mais précise qu'elles se chargent en fait de la planification des séquences. Le cortex frontal serait impliqué uniquement lorsque l'individu est confronté à diverses tâches où plusieurs buts sont poursuivis, et où il doit chercher une nouvelle manière, plus efficiente, de réaliser alors l'épreuve. Rao et al. (1993) ont d'ailleurs montré que lorsque des sujets doivent simplement imaginer la séquence sans réellement la réaliser, la zone motrice supplémentaire est bien activée mais pas le cortex moteur. Cette observation confirme l'implication de la zone motrice supplémentaire dans le planning de séquences motrices. Hazeltine et Ivry (2002) enfin ont précisé que lors d'apprentissages sans tâches distrayantes, une autre structure neuronale importante serait impliquée : le *cerebellum*.

Ce dernier résultat a été corroboré par une étude de Gottwald et al. (2004). Ces auteurs ont observé un déplacement dépendant de l'expérience des activations du cortex cérébelleux vers le *nucleus denté* durant le début de l'apprentissage, et d'un réseau cortico-cérébelleux vers un réseau cortico-striatal lorsque la maîtrise est meilleure. Ceci indique que la modulation intrinsèque au niveau du *cerebellum*, accompagnée de l'activation de régions corticales liées à l'activité motrice, sert à enregistrer une séquence procédurale. L'implication du *cerebellum*, des noyaux de la base et des structures corticales sur l'apprentissage a d'ailleurs été confirmée par des études auprès de personnes démentes. Laforce et Doyon (2001) ont ainsi comparé les performances de patients ayant soit une maladie de Parkinson, soit des lésions cérébelleuses, avec un groupe contrôle. Dans le domaine moteur, ils notent que les déficits des parkinsoniens sont observés durant des périodes de repos alors que des dysfonctionnements cérébelleux sont observés durant les mouvements. Ces résultats ont permis aux auteurs de distinguer deux boucles motrices impliquées dans l'apprentissage : la boucle cortex-ganglions de la base-thalamus-cortex (apprentissage acquis) et la cortico-cerebello-thalamo-corticale (apprentissage non acquis).

VI.3. La perception temporelle

Dans la littérature traditionnelle, les zones impliquées dans la perception temporelle sont l'aire motrice supplémentaire, le cortex prémoteur droit, l'operculum frontal, les ganglions de la base et le cerebellum. Dans une étude récente, Coull et al. (2004) confirment ces résultats, en y adjoignant néanmoins le cortex temporal droit et le sulcus intrapariétal bilatéral.

VI.4. L'organisation spatiale

L'organisation spatiale est vue comme la capacité à spécifier des éléments précis dans une forme complexe, mais également à percevoir la configuration complète de formes. Cela implique l'habileté à segmenter un pattern en un ensemble de parties constituantes et d'intégrer ces parties dans un tout cohérent. Les études sur la cognition spatiale ont notamment porté sur l'analyse de patterns spatiaux. Elles ont montré que différents patterns de déficits spatiaux sont associés à des lésions tant gauches que droites (voir Stiles (2000) pour revue). Les blessures dans la région postérieure gauche amènent des difficultés à définir les parties d'une collection spatiale alors que les patients avec une lésion postérieure droite ont des difficultés dans la perception générale des configurations de patterns spatiaux. Une description plus complète de cette compétence sera effectuée au chapitre XIV.

VI.5. Le contrôle des tâches cognitives

Selon Stephan et al. (2003), la spécialisation hémisphérique dépend de la nature de la tâche plutôt que de la nature du stimulus. Ainsi, les régions de contrôle cognitif de tâches diverses sont spécifiques à l'hémisphère associé à la tâche (i.e. le cortex cingulaire antérieur gauche et le gyrus frontal inférieur gauche sont actifs lors d'une tâche de décision lexicale alors que le cortex cingulaire antérieur droit et les zones pariétales droites sont impliqués lors de décisions visuospatiales).

Le contrôle cognitif serait donc localisé dans le même hémisphère que l'exécution de la tâche.

Toutes ces données montrent combien la neuroimagerie fonctionnelle a pu amener de nombreuses connaissances nouvelles dans divers domaines des sciences de la cognition. Son apport est toutefois particulièrement considérable dans l'une des fonctions cognitives les plus complexes : le langage.

Chapitre VII : Neuropsychologie du langage

Activité hautement fonctionnelle, le langage joue un rôle fondamental dans l'évolution d'un individu. L'étude de cette habileté, de son développement à sa rééducation, ainsi que le fonctionnement cérébral sous-tendant celle-ci, a de ce fait été l'une des priorités des chercheurs et des neuropsychologues. Comme le rappelle Binder (1997), pouvoir définir avec exactitude les zones du langage chez un individu est d'un intérêt non négligeable, notamment en neurochirurgie.

Selon Ramsey et al. (2001), les processus langagiers sont un des rares domaines cognitifs qui sont largement supportés par des structures cérébrales unilatérales. En effet, chez la majorité des individus sains, les fonctions langagières impliquées dans les processus de production, de phonologie et de sémantique sont soutenus par des régions situées dans l'hémisphère gauche, dit « dominant ».

Adams et Victor (1993) expliquent qu'il existe trois zones principales du langage : deux réceptives et une exécutive. Les deux zones réceptives sont proches : la première, supportant la perception du langage parlé, occupe la zone temporale postérieure supérieure (la portion postérieure de la zone 22) et le gyrus de Heschl (zones 41 et 42). Une seconde zone, sous-tendant le langage écrit, occupe la circonvolution angulaire (zone 39 dans le lobule pariétal inférieur). Le gyrus supramarginal (zone 40) et la région temporale inférieure (zone 37), qui relie les zones auditives et langagières visuelles, sont également très importantes dans le langage en tant que centres intégratifs des fonctions cross-modales visuelles et auditives. Comme le précisent donc Damasio et Damasio (1992), les zones du langage sont largement périsylviennes. Néanmoins, la zone exécutive concernant les aspects moteurs de la parole est elle située dans la circonvolution frontale inféro-postérieure (zone 44-45-47). Des résultats plus récents en neuroimagerie ont mis également en évidence l'implication de zones plus distantes, comme les aires motrices et prémotrices, voire pour certains les aires occipitales.

En fait, le choix de la technique d'investigation est primordiale : Bookheimer et al. (1997) ont comparé les données obtenues à l'aide de l'IRMf et d'autres techniques. Les résultats indiquent que l'imagerie fonctionnelle identifie plus de zones du langage, ce qui semble suggérer qu'elle relève des régions additionnelles dans le réseau de zones du langage non primordiales. La contribution de ces régions additionnelles pourraient être hautement spécifiques ou au contraire non spécifiques (tels des processus attentionnels ou mnésiques) et dès lors potentiellement moins latéralisés. Il est nécessaire dès lors de distinguer zones spécifiques et zones aspécifiques.

VII.1. Les zones actives lors de tâches de langage

VII.1.1. La région occipitale extrastrée gauche

L'hypothèse de la localisation du lexique orthographique dans le lobe occipital a été élaborée suite à une recherche princeps menée aux Etats-Unis par Petersen et al. (1990), destinée à mettre en évidence les bases neuronales sous-tendant les différents niveaux de traitement impliqués dans la lecture. Lors de cette étude, plusieurs types de stimuli étaient présentés aux sujets selon un gradient de complexité visuelle croissant destiné à discriminer les processus nécessaires à la lecture. Les sujets devaient effectuer des traitements visuels simples avec des chaînes de caractères factices pour aboutir, après le traitement de consonnes, au traitement supposé plus intégré des mots et des pseudomots.

Petersen et al. (1990) ont mis alors en évidence une aire au sein du lobe occipital qui ne semblait pas active lors de la perception de lettres et de chaînes de caractères factices mais dont l'activité augmentait lors de la lecture de mots ou de pseudomots. Soulignant le fait que les pseudomots avaient été créés conformément aux règles de l'orthographe anglaise, et que cette aire n'était pas active lors de la lecture de chaînes de consonnes, ils ont conclu que cette aire occipitale médiane antérieure, proche du gyrus lingual, devait être l'aire correspondant au lexique orthographique.

Peu d'études ont toutefois trouvé des résultats concordant avec cette interprétation. L'activité de cette région a été plus récemment décrite en termes de complexité visuelle des stimuli ou de demande attentionnelle (Price, 1997). Dès lors, il semble que cette région soit davantage impliquée dans des traitements purement visuels et pas nécessairement en relation avec des traitements spécifiques aux mots.

VII.1.2. Les aires motrices du langage

Les tâches de production simple du langage nécessitent la planification motrice des mouvements élémentaires de l'appareil bucco-phonatoire, responsable de la production des sons du langage. Par exemple, la répétition silencieuse d'une voyelle active les aires motrices sans pour autant reposer sur des processus plus complexes comme l'analyse sémantique ou phonologique. Ce genre de tâche active un large réseau composé de structures motrices et prémotrices de l'hémisphère gauche incluant le gyrus précentral, l'aire motrice supplémentaire, la partie antérieure de l'insula (Kuriki et al., 1999), le cervelet droit et les structures sous-corticales (Wildgruber et al., 2001).

VII.1.3. L'aire de Broca

L'importance de l'aire de Broca dans la programmation des séquences articulatoires de la parole est bien connue. Il semble toutefois que cette région soit activée également dans des tâches qui ne sollicitent pas de manière explicite l'aspect « production orale ». Cette découverte est d'ailleurs un des apports importants de l'imagerie fonctionnelle dans la compréhension du fonctionnement cérébral. Notamment, les tâches métalinguistiques, qui conduisent les sujets à une prise de conscience analytique de la structure de stimuli linguistiques, impliquent cette zone. Ce genre de tâches se retrouve toutefois rarement dans des situations « naturelles » du langage.

Il est également démontré aujourd'hui que cette région permet la sélection et la manipulation de l'information verbale en mémoire en travail, remplaçant son rôle dans le cadre plus large des fonctions du lobe frontal. Une étude IRMf particulièrement importante dans ce contexte a d'ailleurs été réalisée par Thompson-Schill et al. (1997). Ces auteurs ont montré l'effet de la sélection d'informations sémantiques sur l'activité du gyrus frontal inférieur gauche. Pour ce faire, ils ont comparé deux conditions de génération de verbes à partir d'un nom : la première où le mot proposé conduisait à une réponse dominante (sélection faible), la seconde où le mot proposé offrait un choix important de verbes, sans réponse dominante (sélection haute). Les résultats indiquent que l'activation de l'aire de Broca est d'autant plus importante que la sélection à faire parmi les réponses possibles est grande. La région frontale inférieure ne serait donc pas impliquée dans l'accès au sens en tant que tel mais ferait partie d'un système exécutif responsable de la sélection de la réponse verbale lorsque plusieurs réponses possibles, provenant de la mémoire sémantique, sont co-activées. Ces auteurs ont complété cette étude par une autre étudiant des patients présentant une lésion du gyrus frontal inférieur gauche. Ils ont pu démontrer que ces patients font plus d'erreurs à l'épreuve de sélection haute, alors que leurs performances sont préservées pour la sélection faible (Thompson-Schill et al., 1998). Ils ont également mis en évidence une corrélation positive entre le nombre d'erreurs pendant la tâche de sélection haute et la quantité de substance grise perdue au sein du gyrus frontal inférieur gauche.

VII.1.4. L'aire de Wernicke

Petersen et al. (1988) ont été les premiers à montrer une activation de la partie postérieure ou médiane des gyri temporaux supérieurs et moyens gauches (i.e. la zone de Wernicke) dans des tâches de compréhension du langage oral. Depuis lors, ce résultat a été largement confirmé. Il semble toutefois que des activations plus ou moins prononcées dans les régions homologues de l'hémisphère droit soient fréquentes, suggérant un rôle accessoire de ces régions dans les processus de compréhension du langage oral, ou tout au moins dans certains d'entre eux. La participation de ces régions temporales droites dans les mécanismes de décodage

linguistique pourrait rendre compte, chez les patients aphasiques, des phénomènes de compensation et de récupération de certains aspects de la compréhension du langage (Cardebat et al., 1994).

VII.1.5. Le gyrus angulaire gauche

En 1891 (voir aussi Déjerine, 1892), Déjerine avait déjà attribué au gyrus angulaire gauche le rôle de lexique de la forme visuelle des lettres dans le cadre de son modèle de lecture (voir figure 9). Certains résultats obtenus en imagerie cérébrale fonctionnelle ont confirmé la thèse de Déjerine, à ceci près que le gyrus angulaire n'est plus considéré comme le centre des images visuelles des lettres mais plutôt comme celui des images visuelles des mots. Price (1997) a interprété ces résultats non en terme d'accès à un lexique orthographique, mais plutôt en terme d'accès à la signification du mot. Notamment, Bookheimer et al. (1998) ont observé que cette région s'activait également lorsque les mots étaient présentés en modalité auditive, ce qui contredit l'idée que cette région soit dédiée uniquement à la lecture.

VII.1.6. Conclusion

L'aspect multipolaire du langage est aujourd'hui clairement démontré. Un large réseau impliquant des zones frontales, temporales, cérébelleuses et sous-corticales a été mis en évidence. Il est nécessaire toutefois de garder à l'esprit que le type d'épreuve langagière influence fortement les zones effectivement activées. Lehericy et al. (2000) trouvent que les tâches de génération tendent à avoir un degré de latéralité plus important (i.e. plus d'activations dans l'hémisphère dominant) que pour les tâches de décision sémantique, même si les sujets sont amenés à lire les mots. Une des explications possibles entre tâches de décision et de production est que les processus phonologiques, soutenus par les régions préfrontales (Fiez, 1997), contribuent de manière significative à la latéralité dans les tâches de production.

Ces diverses observations ont toutefois permis au fil des découvertes de proposer des modèles neuropsychologiques et neuroanatomiques de la lecture. Deux modèles sont présentés ci-dessous, le modèle de Déjerine (1891), premier modèle neuropsycholinguistique, et un modèle actuel, celui de Frackowiak et al. (1997), qui tente d'intégrer les données obtenues en neuroimagerie aux résultats neuropsychologiques.

VII.2. Modèles neuroanatomiques de la lecture

VII.2.1. Le modèle de Déjerine (1891)

Déjerine a tenté à partir de l'analyse de patients cérébrolésés de mettre l'accent sur les sites cérébraux dont les lésions conduisent à des troubles de la lecture. Il a alors décrit le rôle du gyrus angulaire comme aire spécifique du langage écrit.

Ce modèle postule que la lecture normale s'effectue par le biais des cortex visuels, chargés de relayer l'information visuelle vers le gyrus angulaire, vu par Déjerine comme le centre des images optiques des lettres.

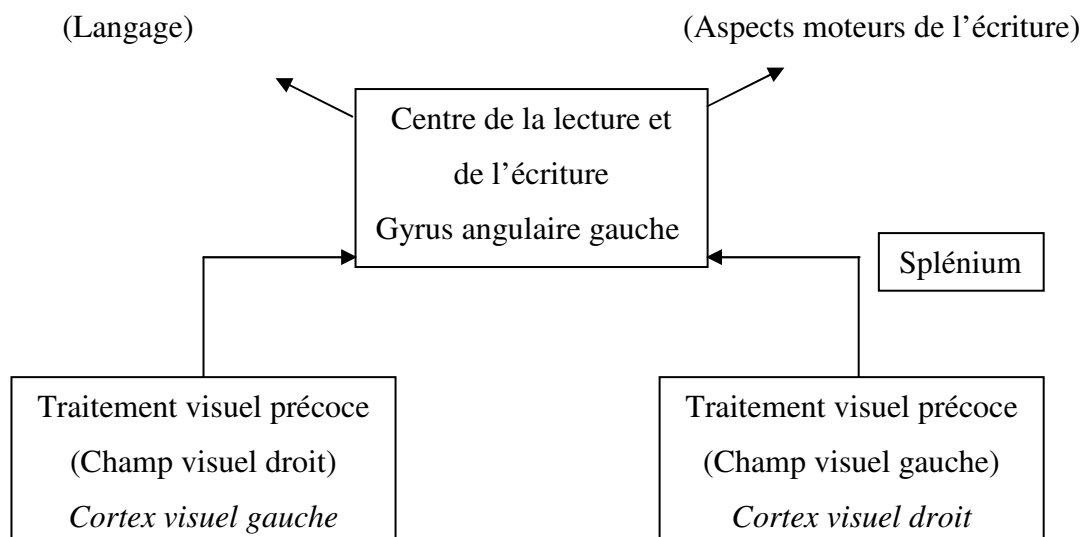


Figure 9 : Représentation du modèle de lecture de Déjerine (1892)

VII.2.2. Le modèle de Frackowiak et al. (1997)

VII.2.2.1. Présentation du modèle

Frackowiak et al. (1997) ont tenté de mettre en évidence l'anatomie fonctionnelle de la lecture grâce aux diverses données issues de la neuroimagerie. Selon eux, la lecture implique (voir figure 10) :

- 1) un processus visuel des mots perçus qui révèle les caractéristiques visuelles (perception de la forme) ;
- 2) un processus orthographique qui décode les lettres composant le mot, et leur ordre (F+E+M+M+E) ;
- 3) un processus sémantique qui indique le sens des mots ;
- 4) un processus phonologique qui précise le son des mots.

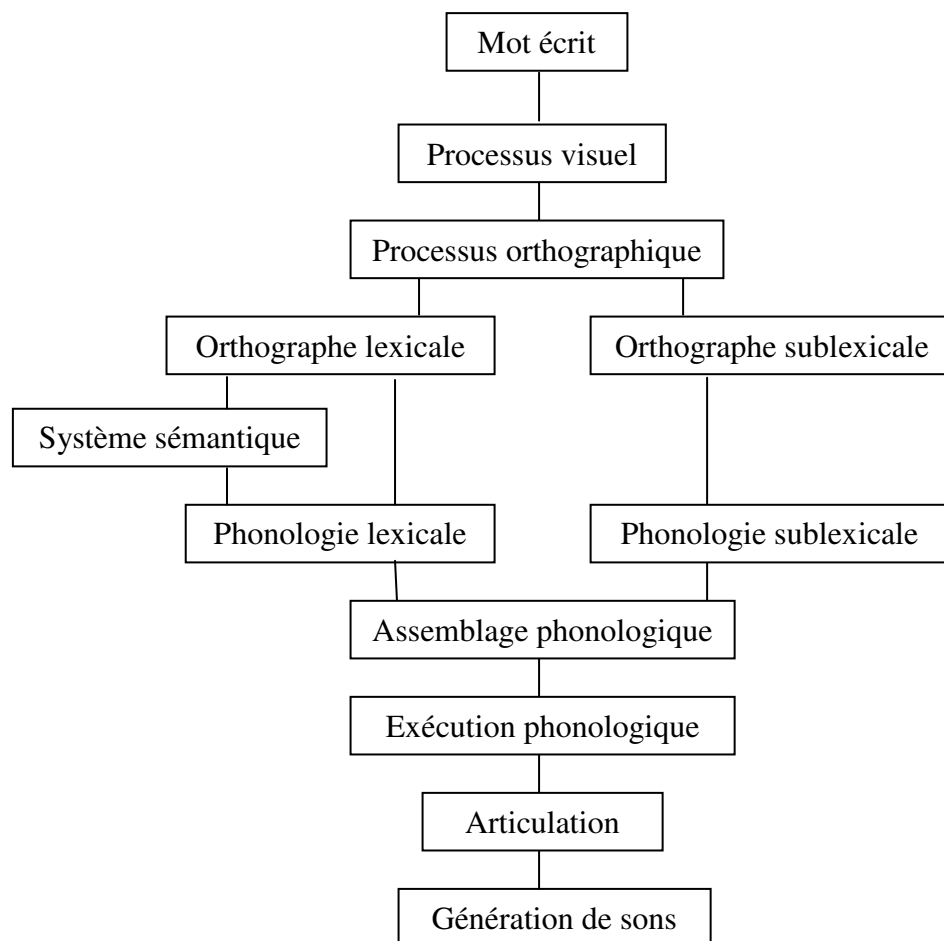


Figure 10 : Modèle fonctionnel de la lecture selon Frackowiak et al. (1997, p.302)

L'idée que les sous-composants soient associés à différentes régions du cerveau provient de l'étude de patients qui, à la suite d'une lésion particulière, sont sélectivement incapables d'utiliser un composant du système de lecture alors que les autres composants sont conservés. Par exemple, certains types d'alexiques peuvent ne pas avoir accès à des informations sémantiques ou phonologiques provenant de mots visuellement présentés tout en ayant une vision normale, alors que d'autres auraient accès au sens mais pas aux codes phonologiques (e.g. lire le mot « Yacht » et dire « bateau »). Les déficits à accéder aux formes visuelles du mot dans la lecture et l'orthographe ont été associés à des dommages dans le gyrus angulaire gauche. Les problèmes dans les processus sémantiques sont associés quant à eux à des dommages dans le lobe temporal médian et inférieur gauche.

Dans le modèle proposé par Frackowiak et al., une distinction est faite entre l'orthographe lexicale et sublexicale. L'orthographe lexicale (appelée aussi système de « forme des mots » ou « lexique visuel ») met en lien une combinaison familière de lettres qui représente un mot avec la sémantique et la description phonologique de celui-ci. L'orthographe sublexicale implique des combinaisons de lettres qui ne disposent pas de correspondances sémantiques (pseudomots ou mots inconnus). Toutefois, contrairement à d'autres stimuli visuels, les lettres de ces mots ont des correspondances phonologiques qui peuvent être articulées.

Par la suite, sans tenir compte du fait que la phonologie soit adressée ou assemblée, les sons de la voix doivent être séquencés dans un ordre correct avec une articulation appropriée. Ils sont formulés selon un certain type d'acte moteur, nécessaire à l'articulation et à la génération de sons.

La mise en évidence des zones cérébrales correspondant aux modules présentés par Frackowiak et al. (1997) provient d'un ensemble conséquent d'études ayant investigué les différents composants de la lecture.

VII.2.2.2. Validation expérimentale du modèle

Le modèle de Frackowiak et al. est fondé sur de nombreuses observations expérimentales, et intègre un ensemble conséquent de données issues de l'imagerie. Frackowiak et al. se sont notamment intéressés aux études sur les domaines suivants :

- 1) l'étude pionnière de Petersen et al. (1988)
- 2) les études sur l'orthographe
- 3) les distinctions observées entre les activations issues d'une lecture à voix haute et une lecture à voix basse
- 4) les aires perceptives de la voix humaine et du traitement phonologique
- 5) les études sur les processus sémantiques
- 6) les études sur le lexique
- 7) les recherches concernant l'articulation.

Chaque domaine est présenté ci-dessous.

VII.2.2.2.1. L'étude pionnière

La première étude portant sur les activations du langage est rapportée par Petersen et al. (1988). Ceux-ci ont investigué les zones du cerveau spécifiquement activées lors de la lecture d'un mot. Dans leur étude, les sujets volontaires sont positionnés dans la caméra à positons et regardent un écran de télévision où se succèdent individuellement des mots, à raison d'un mot toutes les secondes pendant quarante secondes. Pendant ce temps, une injection d'eau marquée à l'oxygène 15 permet de mesurer le débit sanguin cérébral régional. La difficulté majeure est de mettre en évidence des augmentations du débit a priori très modérées dans des régions cérébrales très petites. Ils ont eu alors l'idée de procéder par comparaison des flux sanguins cérébraux durant différentes tâches hiérarchisées selon trois niveaux.

1. Le premier niveau de la hiérarchie de la lecture était l'observation silencieuse d'un mot, en distinguant le flux sanguin lors de cette tâche et le flux sanguin lorsque l'individu regarde un simple point. Ceci permet selon les auteurs d'isoler l'input sensoriel et les processus de perception involontaire de la forme du mot.
2. Le second niveau de la hiérarchie était de lire à haute voix dans le but d'isoler les processus de production de mots.
3. Le troisième niveau de la hiérarchie était une tâche de génération de verbes (le sujet devait énoncer un verbe approprié au nom vu) afin d'isoler les processus sémantiques.

Les résultats montrent que le niveau 1 implique le cortex strié et extrastrié, la production de mot engage les zones motrices bilatérales, l'aire motrice supplémentaire et la zone prémotrice gauche. Les processus sémantiques engagent le cortex frontal dorsolatéral gauche et le cingulaire antérieur.

Toutefois, la qualité moyenne des images obtenues par cette expérience princeps et les interrogations méthodologiques suite aux choix des auteurs ont rapidement amené la communauté scientifique à développer plus largement l'approche de Petersen et al. Des études en imagerie subséquentes ont permis alors d'affiner ces résultats.

VII.2.2.2.2. L'analyse de l'orthographe

La présentation de stimuli visuels, quels qu'ils soient, active le cortex strié et extrastrié dans le lobe occipital. Si la réponse dans les gyri fusiformes postérieurs est directement liée aux caractéristiques du stimulus, la réponse dans les gyri occipitaux médians est indépendante de la forme du stimulus. Le cortex médian extrastrié jouerait un rôle lorsque les sujets sont amenés à distinguer les stimuli, sans que l'activation de cette zone ne soit spécifique au traitement du mot, celle-ci étant également activée lors de la vision d'objets ou de formes sans sens. Des études ultérieures à haute résolution temporelle sont donc nécessaires pour déterminer si cette région est subdivisée en catégories spécifiques, incluant une zone spécialisée pour les processus orthographiques.

Concernant ces processus plus précisément, une étude réalisée par Price et al. (1994) a tenté de les isoler en utilisant une tâche de décision lexicale. Celle-ci impliquait de distinguer des lettres qui formaient des mots réels d'autres qui correspondaient à des pseudomots. L'activation durant cette tâche est contrastée à une épreuve de lecture à voix haute et à une tâche de décision appliquée à des formes. Le postulat est que la décision lexicale implique une plus grande activation des processus orthographiques des mots. Les résultats montrent que les zones plus actives dans la tâche de décision lexicale sont les cortex prémoteur et préfrontal, connus pour s'activer lors du langage interne et lors d'une articulation subvocale. Plutôt que d'indiquer le site du processus orthographique, ces résultats suggèrent donc que les sujets adoptent une stratégie phonologique pour réaliser une tâche de décision lexicale, en articulant des mots et pseudomots et en fondant leurs décisions sur les caractéristiques phonologiques du stimulus plutôt que sur l'orthographe lexicale.

VII.2.2.2.3. La lecture à voix haute vs. La lecture à voix basse

Alors que les processus phonologiques et sémantiques sont activés lorsque les sujets lisent silencieusement, le recodage phonologique semble être plus fort lors d'une lecture à voix haute, car elle est dépendante d'une activation explicite des codes phonologiques. Cette hypothèse a été proposée par Petersen et al. (1988), qui ont détecté une plus grande activation dans la région périsylvienne gauche en association à la lecture à voix haute. Bookheimer et al. (1995) ont reproduit cette expérience et observent que les régions temporales supérieures et le gyrus supramarginal sont plus activés durant la lecture à voix haute que basse. Ils associent ces régions à l'assemblage phonologique sublexical car, selon eux, la lecture à voix haute active la phonologie tant lexicale que sublexicale, alors que la lecture silencieuse n'impliquerait que la phonologie lexicale.

Il y a deux problèmes à cette interprétation :

- Premièrement, les études en psychologie ne corroborent pas l'idée que la lecture silencieuse n'active que la phonologie du mot entier.
- Ensuite, une comparaison directe de la lecture à voix haute et silencieuse est confondue avec des différences dans les processus d'articulation et d'audition, en réponse à la génération de sons durant la lecture à voix haute. Or, ces processus n'ont pas été contrôlés par Bookheimer et al.

VII.2.2.2.4. Les aires perceptives de la voix humaine et le traitement phonologique

Dès l'introduction des techniques d'imagerie cérébrale fonctionnelle, des études ont porté sur la recherche de régions corticales spécifiques au traitement du langage oral (Crivello et Tzourio-Mazoyer, 2003 pour revue). La question première était de différencier les régions responsables des traitements auditifs dits de bas niveaux de celles dédiées au traitement des sons du langage. Au niveau des aires auditives primaires (zones 41-42 ou « gyrus de Heschl »), l'équipe de Zatorre (1992) a pu mettre en évidence une spécialisation gauche pour le traitement temporel des sons, essentiel lors du traitement des sons d'une langue, et une spécialisation droite pour le traitement tonal, fondamental pour la perception musicale. Cette équipe a notamment étudié les régions corticales activées lorsque des sujets entendaient des syllabes ou des bruits artificiels. Elle a montré que les gyri temporaux supérieur et moyen dans leur partie postérieure n'étaient activés que lors d'écoute de syllabes. Ce résultat a permis de confirmer l'existence, au sein du cortex auditif associatif temporel, de régions spécifiques au traitement des sons du langage.

Toutefois, l'étude de Zatorre et al. (1992) ne permet pas d'affirmer que ces régions sont spécifiquement en charge des processus phonologiques. En effet, la tâche comprenait l'écoute passive de syllabes dont certaines possédaient un sens (*big* ou *fat*), ce qui dès lors ne correspond pas à un traitement phonologique pur.

Plus récemment, Binder et al. (2000) ont apporté un éclairage nouveau sur les aires impliquées au niveau des traitements auditif et phonologique. Dans cette étude en IRMf, les sujets entendaient successivement des bruits de synthèse, des sons purs, des pseudomots et des mots monosyllabiques. Les auteurs ont montré que le traitement auditif de sons purs, comparé au traitement de bruits, active la partie supérieure du gyrus temporal supérieur et les aires auditives associatives unimodales, tel le planum temporale. En revanche, les mots et les pseudomots sont traités par la partie antérieure et inférieure du sillon temporal supérieur sans qu'une différence d'activation ne soit trouvée au sein de cette région entre ces deux types de traitement. Selon les auteurs, cette zone ne serait donc pas sensible au traitement lexical mais au traitement phonologique. Binder et al. en concluent que la région temporale antérieure est divisée en une région supérieure dédiée au traitement phonologique et en une région inférieure plus spécifiquement impliquée dans la sémantique des mots.

En résumé, en ce qui concerne les sons du langage, il existe dans le lobe temporal différentes régions organisées hiérarchiquement :

- l'aire auditive primaire et le planum temporale, qui traitent à la fois les bruits, les tons et les sons du langage ;
- la partie antérieure supérieure du sillon et du gyrus temporal supérieur, qui détecte spécifiquement la voix humaine et en particulier les syllabes ;
- la partie antérieure et ventrale du sillon temporal supérieur, impliquée dans le traitement phonologique du mot. Ces dernières, recrutées bilatéralement, présentent une asymétrie en faveur de la gauche à partir du niveau de la syllabe.

Concernant le traitement phonologique proprement dit, les études qui tentent d'isoler les processus qui sous-tendent la lecture ont souvent comparé les activations associées à la lecture de mots connus à celles de mots inconnus prononçables mais qui n'ont pas de représentations sémantiques directes. Dans l'étude de Petersen et al. (1990), une activation dans les régions inférieures du cortex préfrontal (BA 44/45) est observée pour les mots mais pas pour les pseudomots. Ce résultat tend à conclure que la région préfrontale gauche est associée au processus sémantique. Toutefois, une telle conclusion nécessite deux postulats :

- le premier est que les mots existants activeront des représentations sémantiques plus fortement que les pseudomots ;
- le second est que la manière de prononcer les mots et les pseudomots est égale.

Or, le second postulat n'est pas correct car les mots familiers peuvent être décodés directement via l'orthographe - la forme - du mot (procédure d'adressage), alors que les pseudomots impliquent nécessairement un processus d'assemblage. Une étude de Price et al. (1996) vient par ailleurs contredire les résultats précédents. Ils trouvent en effet une activation plus importante durant la présentation de pseudomots dans le temporal inférieur, le frontal inférieur et le gyrus supramarginal. Plus précisément, quand les sujets doivent lire des mots, des lettres, ou encore reconnaître des dessins ou des couleurs, le cortex temporal postérieur inférieur gauche (BA 37) et le cortex frontal inférieur gauche (BA 44/45) sont activés, suggérant un rôle de ces zones dans la récupération et l'exécution phonologique indépendamment de la modalité d'encodage. Selon cette étude, seul le gyrus supramarginal gauche soutendrait les processus spécifiques pour lire des pseudomots. Cette zone est en effet active quand les sujets lisent des pseudomots (qui impliquent un processus sublexical), mais également la lecture de longs mots non familiers (qui impliquent plus en terme de processus lexicaux et sublexicaux).

Les résultats de Price et al. suggèrent que les pseudomots peuvent activer des processus phonologiques et sémantiques plus importants que les mots réels. Ils expliquent cette observation par le fait que le décodage phonologique n'est pas familier et qu'une recherche de représentations sémantiques est initiée préalablement, mais échoue. Cette hypothèse peut être vue en termes connexionnistes, selon lesquels le processus de génération de mots suppose l'activation de caractéristiques, de lettres et de représentations. La forme du mot à décoder et les représentations des lettres inhibent les réponses en compétition à tous les niveaux jusqu'à ce qu'une unique représentation émerge. Pour les pseudomots, il n'existerait pas de représentations spécifiques inhibant les réponses en compétition, dès lors, le système devient plus long à élaborer une interprétation, ce qui implique plus d'activité dans le réseau de la reconnaissance de mots.

De ce fait, il convient de garder à l'esprit que l'activation observée lors de tâches de lecture de mots ou de pseudomots se confond avec la possibilité que l'activation représente l'accession à des représentations stockées (pour le processus de production du mot) ou la recherche d'une représentation absente (pour les pseudomots).

VII.2.2.2.5. L'analyse du processus sémantique

L'activité sémantique peut être investiguée de multiples façons. Les paradigmes les plus couramment utilisés impliquent de la part des sujets de relever si les stimuli disposent d'une caractéristique particulière (e.g. « ça roule ») ou encore de décider si deux ou plusieurs mots présentés sont sémantiquement liés. Dans pratiquement tous les cas, l'activation cérébrale durant les tâches sémantiques est comparée à celle issue de tâches qui requièrent l'analyse de mots à un niveau orthographique ou phonologique. Quand la tâche contrôle est une décision orthographique, les sujets font des décisions sur un attribut perceptuel du mot, par exemple la présence d'une lettre cible (e.g. le mot contient-il la lettre « l » ?). Kapur et al. (1994) constatent dans ce cas une activation du cortex préfrontal inférieur gauche plus importante lors de la tâche de décision sémantique. Quand la tâche contrôle est une décision phonologique (e.g. le mot contient-il le phonème [l] ?), une activation plus importante est constatée dans les cortex temporaux bilatéraux lors de la tâche expérimentale (Shaywitz et al., 1995).

Selon Frackowiak et al. (1997), les zones plus actives dans la décision sémantique sont localisées dans les régions temporales périsylvienne avec une forte activation dans le lobe temporal antérieur gauche et le lobe temporal postérieur gauche, à la jonction proche du gyrus angulaire. Aucune activation dans le cortex préfrontal gauche n'est par contre constatée. En fait, pour ces auteurs, l'activation préfrontale entre les tâches de décision sémantique et orthographique rapportées par Kapur et al. (1994) peut être reliée aux demandes des processus phonologiques. Cette analyse est consistante avec des expériences psychologiques qui montrent que l'activation phonologique influence les tâches de décision sémantique. Par exemple, quand les sujets doivent répondre seulement à des exemplaires d'une catégorie

donnée, ils acceptent de manière incorrecte les mots ou pseudomots qui sont proches phonologiquement des exemplaires de la catégorie. Quand les processus phonologiques sont contrôlés, les décisions sémantiques activent uniquement les régions temporales périsylviennes.

Baumgaertner et al. (2002) ont quant à eux démontré le rôle sémantique de la partie postérieure du sillon temporal supérieur gauche lors de tâches portant sur le traitement du mot. Cette région est indépendante du mode de présentation des stimuli : elle s'active lors du traitement sémantique portant aussi bien sur des stimuli auditifs que visuels et ce, pour différents types de traitement sémantique (catégorisation, génération de verbes). Son implication dans le traitement sémantique est confirmée par sa sensibilité, au cours du traitement du mot, à l'effet du contexte syntaxique. En effet, l'équipe de Baumgaertner a observé que cette zone est plus activée quand le mot complétant la phrase est cohérent mais inattendu que lorsqu'il s'agit du mot attendu. Par contre, elle ne s'active pas lorsqu'un non-mot complète la phrase.

Enfin, un autre résultat plus surprenant a été avancé par Proverbio et al. (2002). Ceux-ci constatent que si l'hémisphère droit a des capacités limitées dans les processus syntaxiques, il aurait une grande implication dans les processus sémantiques chez les monolingues. Reilly et al. (2003) précisent d'ailleurs que selon eux, la syntaxe est considérée comme l'un des aspects du langage les plus structuraux et les plus dépendants de l'hémisphère gauche, contrairement au sémantique (ce qui, pour l'aspect sémantique, avait déjà été observé par Lespinet (1999)). Ces affirmations ont été affinées par Lo et al. (2002) qui constatent un fort degré de latéralité pour les formes phonologiques des mots abstraits et les mots de fonctions grammaticales (à gauche, dans la zone périsylvienne), un mot de contenu étant beaucoup moins latéralisé. Les auteurs expliquent ce résultat par le fait que les objets sont perçus dans l'environnement par les deux hémisphères, ce qui tendrait à favoriser la bilatéralisation de la sémantique des mots concrets.

VII.2.2.2.6. L'analyse du lexique

Clahsen (1999) affirme que le langage humain dispose de deux composants séparés : un lexique qui consiste en une liste d'entrées lexicales et un module computationnel qui combine les entrées lexicales, sans pour autant les situer anatomiquement. Des mesures électrophysiologiques ont ainsi montré que des mots présentant des anomalies sémantiques (donc au niveau du lexique) provoquent une réponse neuronale caractéristique, appelée N400 (Kutas et Hillyard, 1980). Par contre, une anomalie syntaxique, donc au niveau du module computationnel, provoque un autre effet appelé P600. Ces résultats prouvent la dissociation fonctionnelle de la syntaxe et de la sémantique intégrée dans les entrées du lexique.

Concernant la manière dont les mots sont stockés dans le lexique mental, deux théories s'opposent. Des auteurs comme Manelis et Tharp (1977) affirment que la structure morphologique des mots ne joue aucun rôle dans la manière dont ils sont produits ou perçus, et que les mots morphologiquement complexes sont complètement listés en mémoire. Les modèles connexionnistes (Plunkett et Marchman, 1993) utilisent ce même concept et peuvent être vus comme des implémentations de listes complètes de mots. Tous les mots infléchis sont alors stockés sous forme de représentations distribuées en mémoire associative. D'un autre côté, Taft (1979) affirme que seuls les mots souches ont des entrées dans le lexique mental et que les variants morphologiques ont besoin d'être décomposés avant que leurs souches ne soient accessibles.

Un modèle alternatif est celui du modèle dit de voies contraires (« *dual routes* ») de Frauenfelder et Schreuder (1992). Celui-ci incorpore les représentations complètes des formes des mots et leur décomposition morphologique. Dans ce modèle, l'acte de langage utiliserait en même temps ces deux éléments. La fréquence du mot et sa transparence phonologique seraient alors des facteurs cruciaux dans la détermination de la route la plus efficace. Si les mots fréquents et/ou transparents ont de fortes chances d'avoir leur représentation sous forme complète, Frauenfelder et Schreuder affirment que des mots non transparents mais hautement fréquents auront plus de chances d'avoir leurs représentations que les mots peu fréquents mais transparents.

Pulvermüller (1999) distingue quant à lui les mots selon d'autres caractéristiques. Il affirme que si toutes les représentations de mots incluent des neurones dans la zone du lexique mental (périsylvienne gauche), les corrélats neuronaux des mots référant aux objets concrets et aux mots d'actions sont différents. En effet, un mot d'action et l'action concrète à laquelle il réfère apparaissent fréquemment ensemble. Cela implique que leur corrélation soit stockée dans un réseau neuronal incluant des zones du langage et des cellules des lobes frontaux liées aux programmes d'actions. Il est raisonnable d'imaginer le même type de structure pour les mots liés aux objets concrets, mais liés à d'autres zones corticales, les objets étant habituellement perçus au travers de modalités sensorielles. Enfin, puisque les mots abstraits et les mots de liaison (e.g. si, et, mais) et les affixes inflexionnels ne sont pas corrélés à des actions non linguistiques, leurs représentations corticales sont, selon Pulvermüller, restreintes aux zones périsylviennes (ce qui rejoindrait l'observation de Lo et al. (2002) sur la moindre latéralisation des mots sans référents concrets).

L'ensemble de ces résultats montre bien l'influence primordiale des caractéristiques du mot sur la manière dont celui-ci sera encodé par le cerveau.

VII.2.2.2.7. L'analyse de l'articulation

L'étape finale de la lecture à voix haute est l'articulation du mot prononcé. Le planning moteur de l'articulation implique l'activation des cortex sensorimoteurs, du thalamus gauche et du cerebellum. Une activation des gyri temporaux supérieurs bilatéraux (BA 41/42) lorsque les sujets parlent à voix haute a également été observée, liée au fait que les sujets entendent leur propre voix.

Frith et al. (1991) ont particulièrement étudié cette étape. Dans une tâche de génération de mots, des volontaires devaient produire des mots commençant par une certaine lettre. Selon ces auteurs, lors de ce genre de tâche, la représentation du mot prononcé devient active sans accéder au sens de celui-ci. Ils constatent que cette tâche est associée à une activation marquée du cortex préfrontal dorsolatéral gauche et du cortex cingulaire antérieur. Lors de la tâche contrôle, les volontaires avaient

simplement à répéter les mots entendus. Dans ce cas, il y a une représentation active du mot qui provient directement du sens de celui-ci. Lorsque ces deux tâches sont comparées, une diminution de l'activité bilatérale dans le cortex temporal supérieur lors de la génération de mots est mise en évidence. Les auteurs ont interprété ce résultat comme la preuve que le cortex préfrontal module l'activité du cortex temporal durant la génération de mots, inhibant partiellement l'accès au sens lorsque la lecture est à voix haute.

VII.2.2.2.8. Une perspective

Demonet (comm. pers.) affirme que les tâches cognitives visant à mettre en évidence les niveaux linguistiques ne doivent pas être conçues en terme d'opposition binaire entre épreuves qui se différencieraient seulement par l'absence ou la présence d'une et une seule composante cognitive. Selon lui, les tâches linguistiques seraient toutes susceptibles de provoquer la mise en jeu de nombreux processus de traitement de l'information se déroulant en parallèle. Par exemple, dans une tâche de répétition, l'intervention de processus phonologiques est, en terme de « poids cognitif » ou de charge attentionnelle, prédominante mais elle s'accompagne en arrière-plan et en parallèle d'un traitement lexico-sémantique. Demonet propose dans son modèle cerveau/langage lié à l'activation cérébrale que les différences inter-tâches soient plus quantitatives que qualitatives et consistent, pour un processus cognitif donné (e.g. l'accès aux représentations sémantiques), en un gradient d'engagement, lequel pourrait être faible dans une tâche (e.g. la répétition) et intense dans une autre (e.g. la génération de verbes). En outre, ce modèle prévoit que de tels gradients cognitifs trouvent leurs équivalents dans les variations d'intensité des activités cérébrales mesurées au niveau de structures spécifiques (e.g. le cortex temporal postérieur gauche), le plus souvent connectées en réseau avec d'autres.

Les résultats plaident en effet en faveur d'un modèle multidimensionnel pour l'activation cérébrale sous-tendant l'aspect linguistique. Ce modèle fait intervenir, à des degrés divers, un grand nombre de processus cognitifs auxquels répond un vaste ensemble fonctionnel de structures cérébrales organisées en réseaux, traitant en parallèle différents aspects de l'information. L'activation observée dans les différents

nœuds ou points de passage obligés de l'information dans ces réseaux est probablement modulée par l'importance de processus cognitifs particuliers pour la stratégie de résolution d'une tâche donnée ; ainsi la prépondérance dans une tâche sémantique des processus d'accès aux lexiques d'entrée ou de sortie pourrait expliquer la prédominance de l'activation au sein du réseau respectivement dans le cortex temporal ou préfrontal.

Ce modèle doit toutefois encore être validé.

L'ensemble de ces résultats sur le fonctionnement cérébral relatif au langage chez le sujet sain a permis par la suite une meilleure approche de la revalidation des pathologies qui lui sont associées. Si la rééducation langagière a maintenant plus d'un siècle, les techniques d'imagerie cérébrale autorisent une réanalyse, voire une validation des observations anatomocliniques plus anciennes. Notamment, de nombreuses recherches ont porté sur l'analyse et la revalidation de l'aphasie.

VII.3. L'aphasie

VII.3.1. Définition

L'aphasie se définit comme la perte totale ou partielle de la capacité de communiquer à la suite d'une lésion cérébrale (Tiberghien, 2002, p.30). Elle peut toucher les capacités de parler, d'écrire, de calculer et, dans certains cas, la capacité de comprendre un message écrit ou verbal. L'aphasie est à distinguer de :

- la dysphonie, qui est un trouble de la voix ;
- la dysarthrie, qui est un trouble de la parole ;
- l'incohérence de la pensée des délires psychiatriques ;
- la confusion mentale, qui est une désorganisation attentionnelle de l'ensemble de l'activité psychique.

VII.3.2. Résultats issus de la neuroimagerie

VII.3.2.1. Généralités

Les études d'activation portant sur l'aphasie sont particulièrement délicates car de nombreux facteurs de variabilité interviennent tels que :

- la localisation de la lésion ;
- le volume et l'étiologie de celle-ci ;
- la pathologie cérébrale sous-jacente (fréquemment vasculaire) ;
- la sévérité et le type d'aphasie et des symptômes aphasiques ;
- le temps écoulé depuis la survenue de la lésion ;
- la récupération fonctionnelle survenue sous l'influence d'une éventuelle rééducation spécifique ;
- l'âge des patients ;
- leur motivation vis-à-vis de la prise en charge médicale ;
- leurs performances au cours des tâches d'activation.

La très grande majorité des études en imagerie médicale sur l'aphasie a été consacrée à des études du métabolisme en condition de repos et à l'échelon de groupes de patients plus ou moins nombreux. Le résultat majeur a été la mise en évidence des sites des lésions morphologiques, parfois fort éloignés des régions sous-tendant traditionnellement le langage. Ces phénomènes ont au moins deux origines différentes :

- Ils peuvent être dus à une dépopulation neuronale dans des régions situées en périphérie de la zone d'ischémie principale et affectées par la « pénombre ischémique » ;
- Ils peuvent provenir d'une dépression transsynaptique, qui correspond à l'inhibition fonctionnelle résultant de la dé-afférentation de neurones connectés avec ceux qui ont été directement lésés (phénomène de diaschisis).

D'ailleurs, la recherche de corrélations entre des symptômes aphasiques et les sites de dépression métabolique post-lésionnels a bien mis en évidence le rôle de l'hypométabolisme de l'aire de Wernicke résultant d'une lésion directe ou de l'effet indirect d'une lésion située à distance dans les troubles de la compréhension du langage (Karbe et al., 1989).

L'exemple le plus net est observé pour les aphasies par lésions sous-corticales (Baron et al., 1986 ; Metter et al., 1986). Les aphasies sous-corticales représentent un bon modèle pour l'étude des anomalies du fonctionnement des systèmes neuronaux liés au langage. En effet, ce genre d'aphasie est en général moins sévère (et d'un meilleur pronostic) et les lésions sont moins dévastatrices que dans le cas de grands accidents périsylvians gauches.

Perani et al. (2003) ont quant à eux utilisé l'IRMf dans le but d'observer l'activité cérébrale lors de la récupération du mot à partir de lettres ou d'indices sémantiques chez cinq aphasiques. Les auteurs constatent que le pattern de récupération est influencé par le site et l'étendue de la lésion, par le degré de récupération du niveau de langage et par le type de tâche. Dans le cadre de la récupération de mots à partir de lettres, une bonne performance est directement reliée à une activation de la zone de Broca, ou à la zone homologue droite. Au niveau de la récupération à partir d'indices sémantiques, les zones sont moins bien localisées, du fait d'une forte activation frontale chez les patients ayant de faibles performances. Perani et al. concluent que la performance à une tâche de récupération à partir de lettres (i.e. tâche phonologique) est dépendante de l'intégrité du cortex frontal inférieur gauche, avec une participation de la région homologue droite quand le gauche est partiellement endommagé. Quand à l'activation sous-tendant l'activité sémantique, qui implique un réseau distribué, elle est associée à des patterns plus larges d'activations cérébrales qui semblent refléter un effort de récupération plutôt qu'une récupération réussie.

VII.3.2.2. Rééducation du trouble aphasique

Les mécanismes neuronaux impliqués dans la récupération de l'aphasie suite à un accident vasculaire sont largement inconnus. Dans les premiers temps après l'accident, les problèmes fonctionnels des réseaux neuronaux non directement affectés par la lésion, aussi bien du côté périlésionnel que controlatéral, peuvent contribuer à la sévérité des troubles langagiers rencontrés (Perani et al., 1987). La récupération de ces influences « distantes » a été vue comme jouant un rôle important au niveau de la récupération spontanée, partielle et rapide, rencontrée chez de nombreux patients aphasiques dans les semaines et les mois qui suivent immédiatement l'accident (Cappa et al., 1997). Cappa et al. (1993) constatent par exemple une évolution sur trois mois de 4 patients chez lesquels l'amélioration de l'aphasie s'accompagne d'une augmentation de l'indice d'activité métabolique dans les deux hémisphères cérébraux (une dépression était présente dans les deux hémisphères au stade aigu). Même si une récupération peut être observée de nombreuses années plus tard, les stades ultérieurs sont souvent caractérisés par une récupération très lente, et impliquent une réorganisation fonctionnelle.

Les régions homotopiques des zones du langage dans l'hémisphère controlatéral sont régulièrement perçues comme sous-tendant les récupérations à long terme. Cependant, d'autres investigations récentes en neuroimagerie ont rapporté des patterns plus complexes d'activation chez les patients ayant récupéré. En particulier, plusieurs études ont indiqué que la réactivation de zones ipsilatérales périlésionnelles est souvent associée à une bonne récupération (Rosen et al., 2000 ; Warburton et al., 1999).

Afin d'illustrer la récupération controlatérale des activations cérébrales, Weiller et al. (1995) ont utilisé le PET-Scan dans une étude d'activation. Six patients ayant présenté une lésion rétro-rolandique et un patient atteint d'une aphasie de type Wernicke ont été étudiés. Deux épreuves d'activation ont été utilisées : la tâche de génération de verbes et une tâche de répétition de pseudomots. Après avoir vérifié au préalable que leurs performances réellement articulées dans ces deux tâches étaient acceptables, les patients ont été amenés à produire des productions « silencieuses ». Par rapport aux données d'activation recueillies dans les mêmes conditions chez un

groupe de sujets normaux, et en prenant pour référence le « repos », les résultats des patients montrent une activation plus importante dans les régions hémisphériques droites homologues de l'aire de Wernicke et de l'aire de Broca. Ces zones étaient activées également mais à un degré moindre chez les sujets normaux dans les deux tâches. Une activation normale était observée au cours de la tâche de génération de verbes, dans l'aire de Broca et la région frontale inférieure gauche, épargnées par les lésions chez tous les malades.

Il est important aujourd'hui de déterminer la signification fonctionnelle, notamment du point de vue des phénomènes de récupération, des activations observées dans l'hémisphère droit et dans les secteurs épargnés de l'hémisphère gauche. S'agissant de l'hémisphère droit, les études d'activation chez le sujet normal ont en effet clairement montré que certaines zones, particulièrement dans le cortex temporal supérieur, étaient marginalement activées dans différentes tâches linguistiques. Ces zones pourraient participer de manière accessoire à l'activation neuronale dans des situations normales, et devenir éventuellement supplétives en cas de lésions des foyers principaux d'activité, situés dans l'hémisphère gauche. Knopman et al. (1983) ont par ailleurs émis l'hypothèse que l'intervention de ces zones activées dans l'hémisphère droit pourrait n'être que transitoire, et qu'un stade ultérieur de l'évolution et de la récupération de l'aphasie se traduirait par une restauration de la prééminence hémisphérique gauche.

La compréhension des mécanismes neurobiologiques sous-tendant le langage avance au gré des nouvelles découvertes. Les nombreuses études qui portent sur ce domaine se confinent toutefois à étudier le langage en tant qu'entité indépendante des circuits neuronaux supportant des fonctions non-verbales. Un modèle particulièrement pertinent a été toutefois proposé récemment par Ullman (2001, 2004), qui tente d'intégrer le langage dans un système cognitif plus vaste. Ce modèle met notamment en lumière les liens qui peuvent exister entre les domaines verbal et non-verbal, ce qui pourrait soutenir une démarche de remédiation non spécifiquement axée sur le langage.

Chapitre VIII : Le Modèle Déclaratif/Procédural

La neuropsychologie a offert de nouveaux modèles qui permettent la compréhension de mécanismes cognitifs, et notamment langagiers. Parmi ceux-ci, le modèle déclaratif/procédural d'Ullman a une portée majeure, de par sa simplicité, son caractère global et son intégration de données tant neuropathologiques, issues de divers domaines tels le vieillissement ou les troubles développementaux, que des récentes données issues de la neuroimagerie.

VIII.1. Introduction

En 1997, Marchman relance un important débat sur la production langagière en langue anglaise. Il va s'interroger sur les mécanismes qui sous-tendent les habiletés des enfants et des adultes à générer de manière appropriée des verbes sans sens (e.g. *ricked*) ou à produire des suffixes incorrects à un verbe irrégulier (e.g. *putted* ; voir également Bybee et Slobin, 1982 ; Marcus et al., 1992). Dans la majorité des modèles proposés, cette productivité requiert un système de symboles grammaticaux et de « règles » qui opèrent indépendamment des caractéristiques des items lexicaux individuels (Marcus et al., 1992). Le premier courant affirme que les verbes appris par l'enfant sont des clusters d'items lexicaux individuels qui ne sont pas décomposés en leurs composants grammaticaux (e.g. des mots souches et des suffixes). Au début du développement du langage, les nouvelles formes sont rares, et les verbes tendent à apparaître comme des souches non marquées (e.g. « *daddy go* »). Le début des erreurs de suffixation marque l'acquisition de règles, indépendamment de l'apprentissage lexical.

Une conception alternative peut néanmoins être envisagée, postulant que la productivité soit issue de mécanismes de satisfaction de contraintes, ce qui sous-entend que la génération de règles proviendrait de l'apprentissage. Ainsi, de récents modèles connexionnistes ont montré que des interactions entre facteurs tels que la

fréquence d'items ou les attributs phonologiques des mots souches et des formes du temps passé peuvent entrer en compte pour acquérir et produire des formes (Daugherty et Seidenberg, 1992). Plaut et al. (1996) ont ainsi élaboré un réseau neuronal utilisant des représentations phonologiques et orthographiques structurées de manière appropriée. Ce réseau a été entraîné à lire des mots réguliers comme irréguliers, et est devenu capable de lire des pseudomots aussi bien que des lecteurs entraînés.

Selon les théories classiques, le langage dépendrait d'un « lexique mental » et d'une « grammaire mentale » computationnelle (Chomsky, 1965 ; Pinker, 1994). Le lexique mental se définit comme l'endroit où se situent toutes les informations spécifiques au mot. Cela inclut toutes les formes phonologiques et les sens qui ne peuvent être dérivés de règles (e.g. *table*). Il contient également d'autres informations spécifiques concernant les mots souches ou irréguliers – c'est-à-dire non-dérivables – comme le fait que « prendre » soit transitif, ou encore des formes non-prédictibles qu'un mot puisse prendre (e.g. *carnaval* – *carnavals*).

En accord avec les théories sur la mémoire associative (également appelée déclarative) classique, toutes les connaissances lexicales et grammaticales, incluant la connaissance de la morphologie, sont apprises, représentées, et récupérées par la mémoire associative. La mémoire associative est souvent considérée comme un domaine fort général, qui est distribué anatomiquement dans une partie relativement large de l'hémisphère gauche (Bates et MacWhinney, 1989). Selon ce point de vue, il n'y a pas de distinction catégorielle entre des formes composées et non composées. Il n'y a pas de règles mentales et pas de système distinct produisant des règles. Les règles seraient plutôt des entités descriptives et les mécanismes du langage apprendraient graduellement les structures statistiques complètes du langage, des formes non-composées simples aux règles de composition des mots. Le connexionnisme moderne affirme simplement que l'apprentissage, la représentation et les processus des règles de grammaire aussi bien que les items lexicaux prennent place à travers un large nombre d'unités simples. L'apprentissage apparaît en ajustant des poids de connexions sur base des contingences statistiques dans l'environnement (Elman et al., 1996).

VIII.2. Description du modèle

Le modèle déclaratif/procédural d'Ullman postule une double dissociation : un ensemble d'associations entre des formes complexes stockées, des formes lexicales simples, des faits et événements ; et un autre ensemble d'associations formées sur un ensemble de règles, un travail syntaxique, des compétences motrices et cognitives et des habiletés. Ce modèle va donc se fonder sur la dissociation des activations de zones sous-tendant le langage, distinguant la syntaxe, frontale en lien avec l'acteur moteur, et la sémantique, temporale, liée à la mémoire.

Cette double dissociation se retrouve dans le système de mémoire développé par Ullman :

1. un système de mémoire associative pouvant être conçu comme un modèle connexionniste, composé de connexions récurrentes entre unités qui permettent la mise en place de patterns d'activations stables (Plaut et al., 1996). Dans le cadre du langage, les transformations morphologiques simples, non issues d'affixations, proviennent uniquement du système de mémoire déclarative.
2. L'autre système nécessaire à l'élaboration de réseau mémoriel est un système de règles (appelé mémoire procédurale). Ces règles, qui incluent des contraintes, sont plus à concevoir comme des descriptions de patterns linguistiques. Elles sont représentées comme des connaissances mentales, et implémentées par opérations mentales.

Dès lors, l'analyse d'une forme morphologiquement complexe implique l'activation parallèle de deux systèmes, l'un qui tente d'analyser une forme en mémoire associative, l'autre qui essaye d'en extraire des règles (Pinker et Price, 1991).

VIII.2.1. Le système de mémoire associative (déclarative)

Selon Ullman, le système cérébral sous-tendant la mémoire déclarative sous-tend également le lexique mental. Ce système est donc impliqué dans l'acquisition, la représentation et l'utilisation non seulement de la connaissance des faits et des événements, mais également des mots. Il stocke toutes les connaissances arbitraires concernant les mots, incluant leur sens, leurs sons et leurs représentations grammaticales abstraites spécifiques, comme les catégories grammaticales ou catégorielles. Il sous-tend les représentations des mots simples (non-dérivables), les morphèmes suffixes (e.g. -s, -ons, -ez) et les formes morphologiques irrégulières. Il peut également stocker des formes complexes et des structures abstraites qui sont « régulières », mais celles-ci pourront toujours être composées ou dérivées via le système grammatical/procédural.

Ce lexique mental serait présent dans le lobe temporal médian gauche, l'hippocampe et les structures qui lui sont liées (sièges du système déclaratif). Le lobe temporal médian est impliqué dans la sémantique des mots, des faits et des événements. Il sous-tend également l'apprentissage des nouveaux sons et du sens éventuel de ceux-ci, ainsi que l'utilisation des mots anciens. Les structures parahippocampiques sous-tendent quant à elles la consolidation des mémoires, qui deviennent par la suite éventuellement largement ou complètement indépendantes de ces structures. Ces informations mémorisées sont alors stockées dans le néocortex, particulièrement dans les régions du lobe temporal.

VIII.2.2. Le système de règles (système procédural)

La mémoire procédurale (Schacter et Tulving, 1994) sous-tend l'apprentissage de nouvelles habiletés cognitives et sensori-motrices, ainsi que la manière de contrôler celles déjà acquises. Le système procédural est un système de mémoire particulièrement important pour l'apprentissage et la réalisation de compétences impliquant des séquences (Willingham, 1998). Il est habituellement présenté comme un système de « mémoire implicite » car l'apprentissage d'une connaissance, voire la connaissance elle-même, n'est généralement pas accessible à la conscience. Le système d'apprentissage est graduel et nécessite des présentations multiples des stimuli et des réponses, contrairement aux apprentissages plus rapides sous-tendus par la mémoire déclarative. Squire et Zola (1996) voient ce système comme encapsulé informationnellement, non influencé par d'autres systèmes mentaux. Ceci serait en lien avec l'idée de Fodor (1983), selon laquelle les règles syntaxiques et grammaticales sont « informationnellement encapsulées », et ne sont donc pas influencées par d'autres domaines cognitifs. La mémoire procédurale jouerait donc un rôle primordial dans la syntaxe.

Selon Ullman, le système cérébral sous-tendant la mémoire procédurale sous-tend également la grammaire mentale (i.e. l'apprentissage et la manipulation de nouvelles procédures basées sur des règles, qui gouvernent les régularités particulières au langage). Il serait composé de circuits liant le lobe frontal et les ganglions de la base, mais également certaines parties du cortex pariétal, temporal supérieur et du cerebellum.

VIII.3. *Les structures neuroanatomiques fondamentales*

VIII.3.1. Les ganglions de la base

Middleton et Strick (2000a) affirment que le putamen est particulièrement important pour les fonctions motrices, alors que le noyau caudé semble sous-tendre

certains aspects de la cognition. Déjà en 1872, Broadbent (cité par Radanovic et Scaff, 2003) affirmait que les ganglions de la base étaient impliqués dans la génération de mots aussi bien que dans les actions motrices.

De plus, les ganglions de la base sont impliqués dans de nombreuses autres fonctions, comme :

- l'apprentissage procédural implicite de manière générale (Eichenbaum et Cohen, 2001) ;
- l'apprentissage par stimulus-réponse (Laforce et Doyon, 2001 ; Packard et Knowlton, 2002) ;
- l'apprentissage de règles probabilistes (Poldrack et al., 1999 ; Knowlton et al., 1996) ;
- le jugement de valeurs (Pasupathy et al., 2005 ; Samejima et al., 2005) ;
- l'apprentissage de séquences (Aldridge et Berridge, 1998 ; Peigneux et al., 2000) ;
- le planning moteur en temps réel et son contrôle (Wise et al., 1996) ;
- la rotation mentale (Podzebenko et al., 2002) ;
- la sélection de règles dépendantes du contexte (Peigneux et al., 2000 ; Wise et al., 1996).

Les ganglions de la base, en particulier le neostriatum, reçoivent des projections de zones corticales multiples, tels le cortex frontal ou le lobe temporal médian et envoient des outputs via le thalamus au neocortex, particulièrement dans les zones frontales (Middleton et Strick, 2000b ; Wise et al., 1996). Les projections du neostriatum s'effectuent via des voies « directes » et « indirectes », les deux voies ayant des effets opposés sur les outputs provenant des ganglions vers le cortex frontal. La voie directe inhibe alors que la voie indirecte désinhibe, ce qui pourrait expliquer les mouvements inhibés/désinhibés chez les parkinsoniens notamment, ceux-ci présentant une dégénérescence des ganglions de la base, et donc de ces voies.

Moro et al. (2001), enfin, ont montré l'activation des ganglions de la base lors du traitement des processus syntaxiques, ceci corroborerait les affirmations d'Ullman.

VIII.3.2. Le cortex frontal

Friederici (2002) a mis en évidence une activation du cortex préfrontal ventrolatéral, et de la zone de Broca en particulier, dans des tâches de mémoire procédurale, mais également dans un ensemble de tâches impliquant les processus syntaxiques, autant dans le langage expressif que réceptif. Plus précisément, les zones impliquées étaient le cortex frontal inférieur gauche et l'operculum frontal adjacent, suggérant que ces régions jouent un rôle particulièrement important dans les processus grammaticaux.

Concernant l'acquisition de séquences, deux régions frontales sont particulièrement impliquées : les régions motrices, incluant notamment les aires motrice supplémentaire et prémotrice (Newman et al., 2001) et le cortex frontal inférieur gauche (Dominey et al., 2003).

VIII.3.3. Le cortex pariétal

Le cortex pariétal joue également un rôle dans le système procédural, notamment concernant tous les aspects spatiaux. Des études anatomiques chez les macaques ont d'ailleurs montré que le cortex pariétal est fortement relié au cortex frontal (Wise et al, 1997).

VIII.3.4. Le cortex temporal

Poldrack et al. (1999) ont montré que si l'apprentissage de règles probabilistes s'observe dans le nucleus caudé, il implique également une désactivation du lobe temporal médian. Ainsi, chez certains sujets, le degré d'activité dans le nucleus caudé est corrélé négativement avec le degré d'activité du lobe temporal médian. En fait, les apprentissages impliquant une haute activité dans le nucleus caudé sont ceux qui présenteront le moins d'activation dans le lobe temporal et vice-versa. Cela suggère que les individus voient leur activation cérébrale varier

selon leur dépendance aux systèmes. Notamment, lors d'un entraînement, le lobe temporal médian est activé et lorsque l'apprentissage évolue, le lobe temporal se désactive doucement alors que les activations du noyau caudé augmentent.

Newman et al. (2001) ont montré que l'activation dans les régions temporale/temporo-pariétale, incluant l'hippocampe et les structures temporales médiales, est fortement liée à la représentation et l'utilisation de connaissances sémantico-conceptuelles non nécessairement linguistiques et aux connaissances lexicales.

VIII.3.5. Le cerebellum

Justus (2004) a pu observer qu'une lésion au niveau du cerebellum peut provoquer des problèmes dans l'utilisation de la compétence grammaticale.

En fait, contrairement à la croyance générale selon laquelle l'implication cérébelleuse dans le langage est limitée à la production de la parole, des études ont montré son implication dans la perception de la parole (Mathiak et al., 2002), la récupération lexicale (Fiez et al., 1992) ou la mémoire de travail verbale (Desmond et al., 1997).

Ces différentes recherches semblent indiquer que le cerebellum contribue aux fonctions cognitives de manière plus générale, au-delà de la simple activation motrice, notamment via les liens anatomiques et fonctionnels qu'il entretient avec le lobe frontal. Ces liens ont été confirmés dans une étude récente de Jansen et al. (2005). Ces auteurs ont relevé les patterns d'activation entre les régions du langage frontal gauche et le cerebellum droit. Ils ont utilisé une tâche de génération de mots à partir d'une lettre chez 14 sujets : 7 présentent une dominance à gauche au niveau du langage, et 7 une dominance atypique droite. Les auteurs trouvent une activation cérébelleuse controlatérale chez tous les sujets. Cette étude montre que la dominance controlatérale entre le cerebellum et le lobe frontal est une caractéristique typique de l'organisation cérébrale lors d'une activité langagière.

L'ensemble de ces données montre que l'implication de nombreuses zones cérébrales est requise pour produire des mots. La double dissociation d'Ullman permet toutefois de cibler les aires impliquées selon les caractéristiques des mots à produire. Ceci a été vérifié par plusieurs études, notamment neuropsychologiques.

VIII.4. Validation empirique du modèle

De nombreuses données issues de la littérature viennent conforter les postulats d'Ullman. Notamment, des données psycholinguistiques et neurolinguistiques, provenant de résultats issus de l'analyse des productions langagières de personnes démentes ou cérébrolésées, ou encore d'individus présentant des troubles développementaux sont présentées.

VIII.4.1. Validation psycholinguistique

VIII.4.1.1. Influence de la fréquence

Rubenstein et al. (1970) ont montré que plus un mot était rencontré, mieux il était récupéré. Les formes morphologiquement complexes mémorisées sont fortement sensibles à la fréquence, les formes de haute fréquence étant mieux rappelées que celles de basse fréquence. Selon la théorie d'Ullman, il est logique de penser que la génération de formes passées pour des verbes irréguliers est influencée par la fréquence de ceux-ci, puisque la fréquence influence l'encodage. Par contre, il ne devrait y avoir aucune influence de la fréquence sur les réguliers puisqu'il s'agit exclusivement de l'application d'une règle.

Plusieurs études corroborent cette hypothèse. Ainsi, Parasada et al. (1990) ont trouvé des effets de fréquence pour les formes irrégulières mais pas pour les régulières, lorsque la facilité d'accès aux mots-souches est contrôlée. Ils ont présenté à des sujets adultes des séries de verbes souches, et leur ont demandé de produire le temps passé de chaque verbe aussi rapidement et correctement que possible. A fréquence constante, les sujets prennent significativement plus de temps pour produire des verbes irréguliers basse fréquence que haute fréquence, alors qu'aucune différence n'est observée pour les réguliers basse fréquence et haute fréquence. Van der Lely et Ullman (sous presse) ont quant à eux testé des enfants de 7-8 ans qui devaient produire des temps du passé dans des contextes de phrases. Le temps moyen de réponses pour les formes irrégulières du passé pouvait être prédit sur base de la fréquence des mots contrairement aux formes régulières.

Ces résultats tendent à indiquer que les formes régulières ne sont pas récupérées dans la mémoire associative mais seraient plutôt issues de production de règles. Au contraire, l'enregistrement des formes irrégulières dépendrait de représentations mémorisées uniques pour chaque forme du passé.

VIII.4.1.2. Influence du voisinage

Les modèles de mémoire associative supposent un effet de « voisinage phonologique » pour toutes les formes infléchies. Il s'agit des traces en mémoire des règles phonologiques liant les formes souches à celles du passé pour les irréguliers voisins (e.g. *sing-sang*, *ring-rang*, *spring-sprang*) ou pour les réguliers (e.g. *slip-slipped*, *clip-clipped*, *trip-tripped*). Ces règles seraient renforcées à chaque apprentissage d'une forme corroborant la règle. Dès lors, entendre « *sing-sang* » devrait renforcer non seulement la trace unique « *sing-sang* », mais également les relations entre « *sing-sang* », « *ring-rang* » ou « *spring-sprang* ». Il existe toutefois des voisins qui n'entrent pas dans les règles, qui ont une forme souche similaire mais pas leur forme passée (e.g. *sing-sang*, *bring-brought*, *wing-winged*). Selon le modèle d'Ullman, les irréguliers sont enregistrés dans la mémoire associative, alors que les réguliers sont produits par des règles. Dès lors, les effets de voisinage devraient être observés pour les formes irrégulières mais pas pour les régulières, ce qui fut démontré par Parasada et Pinker (1993).

VIII.4.2. Validation neurolinguistique

VIII.4.2.1. L'aphasie

Alors que plusieurs types de syndromes aphasiques chez l'adulte sont observés, deux grandes catégories, appelées aphasies fluentes et non-fluents, sont mises en évidence par Damasio (1992).

L'aphasie non-fluente est associée à des lésions frontales inférieures gauches (ventro-latérales), en particulier dans la zone de Broca et des ganglions de la base, parfois liées à des hypofonctionnements du cortex pariétal inférieur et du cortex temporal supérieur antérieur (Damasio, 1992). Les aphasies non-fluents se caractérisent par des perturbations de la mémoire procédurale et un agrammatisme, impliquant des problèmes syntaxiques et morphologiques en production et en compréhension, particulièrement au niveau des morphèmes grammaticaux (Goodglass, 1993).

Ullman, Corkin et al. (1997) ont observé que les agrammatiques montrent des difficultés plus importantes lorsqu'ils sont confrontés aux morphologies régulières, tant dans des tâches d'expression que de réception du langage. Par contre, ces aphasiques conservent relativement la reconnaissance et la compréhension de mots de contenu²² non composés (i.e. sans affixations ou suffixations), comme les noms ou les adjectifs (Goodglass, 1993). De plus, Heilman et al. (1997) constatent que l'aphasie non-fluente est fortement associée à des problèmes fonctionnels non-linguistiques qui dépendent de la mémoire procédurale et des structures cérébrales qui la sous-tendent. Ils rencontrent ainsi des difficultés motrices, particulièrement lorsque celles-ci impliquent des séquences, et présentent une apraxie idéomotrice.

²² Mot ayant une représentation sémantique, par opposition aux mots de liaison par exemple.

L'aphasie fluente est quant à elle liée à des dommages temporaux gauches et dans les régions temporo-pariétales, souvent étendues à des structures pariétales inférieures. Cette aphasie est associée à des problèmes en production langagière, en lecture, en reconnaissance de sonorités et à l'accès au sens des mots de contenu, ainsi qu'à leur connaissance catégorielle (Dronkers et al., 2000). Par contre, les aphasiques fluents tendent à produire des phrases syntaxiquement bien constituées et à ne pas oublier les affixes morphologiques.

VIII.4.2.2. Les démences

Des résultats particulièrement intéressants ont également été relevés dans le cadre de l'analyse des productions verbales de patients déments. Des adultes présentant des maladies dégénératives ont révélé une double dissociation entre la production de formes « infléchies » régulières (e.g. *work-worked*) et irrégulières (e.g. *go-went*). Cela a permis de relier les irréguliers aux lobes temporaux et les réguliers aux fonctions syntaxiques et motrices sous-tendues par les structures frontales/ basales.

VIII.4.2.2.1. Dissociation Parkinson-Alzheimer

La maladie de Parkinson est associée à une dégénération des neurones dopaminergiques dans les ganglions de la base, causant de hauts niveaux d'inhibition dans les zones corticales motrices et frontales. Cela explique notamment pourquoi les parkinsoniens montrent une diminution significative de l'activité motrice (hypokinésie) et rencontrent des problèmes dans les séquences motrices. Mais au-delà des troubles moteurs, ils présentent également des difficultés en grammaire, tant en compréhension qu'en production. Par contre, les lobes temporaux étant relativement non endommagés, la reconnaissance de mots et de faits reste chez eux relativement correcte.

Les parkinsoniens font plus d'erreurs lors de la production d'inflexions traditionnelles (i.e. addition du suffixe *-ed*) que lorsqu'ils prononcent des irréguliers (Ullman, Corkin et al., 1997). Les auteurs constatent également chez les parkinsoniens que le niveau d'hypokinésie du côté droit, qui reflète la dégénérescence des ganglions de la base gauche, est corrélé au niveau d'erreur lors de productions de réguliers et de nouvelles formes suffixées « *-ed* » mais pas aux formes irrégulières. L'hypokinésie du côté gauche par contre, qui reflète une dégénération des ganglions de la base droits, ne montre pas de corrélations analogues, ce qui souligne le lien fondamental entre le cortex frontal gauche et les ganglions de la base dans les règles grammaticales. De plus, pour les patients parkinsoniens, le niveau d'erreurs à l'élaboration de verbes réguliers est corrélé aux erreurs produites lors de la nomination d'objets manipulables (e.g. des outils), mais pas à des objets non-manipulables, suggérant une base neuronale commune pour les objets manipulables (liée aux connaissances procédurales) et l'affixation « *-ed* », comme suggéré par le modèle déclaratif/procédural.

Ullman, Corkin et al. (1997) observent que les patients parkinsoniens hypokinétiques montrent un pattern opposé à celui rencontré chez des patients alzheimer. Ces derniers présentent un taux d'erreur significativement plus élevé lors de la production d'irréguliers. De plus, si leur mémoire procédurale est relativement conservée, l'aphasie fluente caractéristique des patients alzheimer implique une atteinte particulière de leur lexique mental.

VIII.4.2.2.2. *Maladie de Huntington*

Si la maladie de Huntington se caractérise par une dégénérescence des ganglions de la base (comme la maladie de Parkinson), la dégénérescence affecte différemment certaines portions de ces structures. Au contraire des parkinsoniens, les dommages affectent la voie indirecte, amenant une désinhibition des aires frontales qui reçoivent les projections des ganglions de la base (Young et Penney, 1993). Cet état pourrait expliquer les mouvements irrépressibles (i.e. l'hyperkinésie caractéristique), mais également les types d'erreurs rencontrées chez ces patients, concernant les formes suffixées « *-ed* » (Ullman, Corkin et al., 1997). Ces patients

produisent en effet une erreur tout à fait typique, à savoir une suractivation de la règle à appliquer, qui se traduit par des doubles « -ed » (e.g. « *work-workeded* »). Cette observation viendrait corroborer l'hypothèse de l'influence des structures basales sur l'application de règles de grammaire.

VIII.4.2.3. Désordres développementaux

Ullman (2001, 2004) évoque également des résultats issus de l'analyse des productions langagières chez des enfants présentant des troubles spécifiques du langage (*Specific Language Impairment (SLI)*) pour étayer sa théorie. Ces troubles réfèrent à un désordre développemental dans l'acquisition du langage, en l'absence d'autres désordres cognitifs.

Deux groupes de sujets présentant un SLI héréditaire avec troubles syntaxiques échouaient à produire des formes régulières nouvelles et en surrégularisaient d'autres (*plam-plammed, dig-digged*), suggérant qu'ils étaient incapables d'utiliser le suffixe de temps adéquatement (Vargha-Khadem et al., 1998). Bizarrement, ils ont montré un effet de fréquence pour les formes régulières du passé aussi bien que pour les irrégulières. Les auteurs en ont conclu que ces sujets présentent des difficultés à apprendre les règles de grammaire et sont dès lors forcés de mémoriser les formes régulières comme les irrégulières. Un des deux groupes de SLI présentait également des problèmes séquentiels dans l'application d'actes moteurs, et montrait des anomalies au niveau des structures frontales et des ganglions de la base. Ces observations tendent à montrer encore que les membres de ce groupe souffrent d'un déficit du système procédural qui affecte la grammaire aussi bien que les fonctions motrices, mais qu'ils conservent une mémoire déclarative/lexicale relativement intacte (Ullman et Gopnick, 1999).

VIII.4.3. Conclusion

L'ensemble de ces résultats amène Ullman à proposer que les irréguliers sont produits grâce à la mémoire lexicale, sous-tendue par les zones temporales médiane et inférieure, alors que les réguliers sont produits grâce aux habiletés syntaxiques, sous-tendues par la zone frontale et les ganglions de la base. Au-delà de la validation neuropsychologique, cette hypothèse a également été confirmée par des études d'imagerie.

VIII.5. *Validation par imagerie fonctionnelle*

Ullman, Bergida et O'Craven (1997) ont procédé à une étude IRMf sur l'influence du temps passé en langue anglaise. Des adultes en bonne santé voyaient des verbes souches irréguliers (e.g. *sleep*) et réguliers (e.g. *slip*) sur un écran et devaient silencieusement produire la forme passée. Ces auteurs ont mis en évidence une plus grande activation dans le cortex frontal gauche (gyrus frontal inférieur, incluant la zone de Broca) et les ganglions de la base lors de la production d'irréguliers, alors que les réguliers amènent un décroissement d'activation de ces zones par rapport à une condition de fixation. Le pattern opposé a été trouvé dans les régions du lobe temporal gauche et droit.

Les auteurs concluent que le cortex frontal et les ganglions de la base sous-tendent les productions de verbes irréguliers comme les réguliers. Toutefois, les auteurs pensent que cette activation à un rôle différent selon le type de verbes : ils sous-tendent la recherche ou la récupération d'informations lexicales pour les irréguliers (décroissement d'activation) et les règles de programmation pour les réguliers (accroissement d'activation).

Une étude IRMf plus importante a été menée par Newman et al. (2001). Ils ont fait lire à des sujets des phrases contenant des violations syntaxiques (e.g. « il roule dans voiture la ») et sémantiques (e.g. « il roule dans la pomme »). Les auteurs constatent une activation plus importante dans le cortex frontal supérieur pour les violations de règles syntaxiques. Au contraire, les violations sémantiques entraînent elles une activation dans l'hippocampe gauche et les gyri parahippocampaux, les gyri angulaires bilatéraux, le gyrus temporal médian droit et le sulcus frontal inférieur gauche. Le lobe temporal antérieur médian et l'hippocampe seraient impliqués dans l'encodage des informations alors que la récupération de celles-ci dépendrait de régions plus postérieures (i.e. les structures parahippocampiques). McCarthy et al. (1995) avaient déjà montré quant à eux que la N400 (potentiel évoqué relatif à l'accès sémantique) était générée dans ou à proximité du gyrus fusiforme antérieur des lobes temporaux médians, bilatéralement. Ces résultats démontrent que les processus syntaxiques et sémantiques donnent des patterns d'activations différents, incluant une activation frontale durant le processus syntaxique et un large accroissement temporel et temporo-pariétal pour les processus sémantiques.

Ces résultats ont été confirmés, et complétés, par une étude en potentiels évoqués de Dhond et al. (2003). Ces auteurs ont également observé les activations cérébrales consécutives à la génération de verbes irréguliers et réguliers en anglais. Ils mettent en évidence un réseau commun, à savoir les cortex visuels bilatéraux, temporal inférieur gauche, temporal supérieur postérieur (Zone de Wernicke), le préfrontal inférieur gauche (Zone de Broca) et le cortex préfrontal droit. Ils distinguent néanmoins quelques caractéristiques spécifiques : les verbes irréguliers provoquent une plus grande modulation de réponse (à 340 ms) dans le cortex occipitotemporal gauche (zone d'association) ; par contre les verbes réguliers (à 470 ms) montrent une plus grande activation dans les régions préfrontales inférieures gauches, vraisemblablement associées à l'inflexion basée sur des règles. Enfin, une activation préfrontale dorsolatérale droite à 570 ms représenterait l'effort fait pour récupérer la forme irrégulière.

Ni et al. (2000) ont quant à eux trouvé une activation du gyrus frontal supérieur en réponse à des violations morphosyntaxiques, impliquant le cortex prémoteur mais également des parties de l'aire motrice supplémentaire.

Il semblerait donc que la computation grammaticale et la mémoire procédurale puissent être sous-tendues par le même système frontal/ganglions, zones impliquées également lors d'habiletés motrices et cognitives, comme manipuler un outil ou savoir rouler à bicyclette. L'activation des zones prémotrices bilatérales suite aux violations syntaxiques peut représenter l'accroissement de la demande de ce système procédural quand le sujet tente de transformer des phrases qui violent les séquences syntaxiques attendues. Enfin, l'activation de la zone motrice supplémentaire indiquerait que l'habileté à la grammaire serait dépendante de processus procéduraux non-linguistiques, séquentiels notamment.

Une étude de Friederici et al. (2000) vient toutefois apporter une information plus contradictoire. Dans une étude MEG, ils observent que les zones répondant aux violations de structures syntaxiques impliqueraient le gyrus temporal supérieur médian, avec une contribution plus faible du gyrus frontal inférieur ; les auteurs montrent également que les deux hémisphères sont impliqués, mais l'hémisphère gauche serait plus impliqué que le droit. Le débat reste donc actuellement ouvert sur ce point.

Selon Newman et al. (2001), si leurs résultats IRMf permettent de définir des patterns généraux d'activations (activation antérieure pour la syntaxe et plus postérieure pour la sémantique), il semble que la nature de la représentation du langage dans le cortex est plus complexe que ce qui avait été décrit précédemment. Ces auteurs constatent qu'au moins certains aspects de la syntaxe impliquent les structures du lobe temporal, que certaines fonctions lexico-conceptuelles apparaissent dépendantes des régions frontales, et que l'hémisphère droit, aussi bien que le gauche, s'active lors d'un certain nombre de tâches linguistiques.

Il est toutefois intéressant de constater que les résultats obtenus par Ullman et son équipe n'ont pu être confirmés pour des locuteurs espagnols-catalans (De Diego Balaguer et al., in press) : les réguliers sont mieux produits que les irréguliers chez deux patients aphasiques de Broca. Les auteurs en ont conclu que les structures frontales inférieures gauches sous-tendent toutes les opérations morphosyntaxiques, que ce soit pour les formes régulières comme irrégulières. Cette hypothèse avait déjà été formulée auparavant par Caramazza et Zurif (1976).

VIII.6. Conclusion

Ces résultats indiquent que les processus sémantiques et syntaxiques dépendent de processus neurolinguistiques distincts, qui impliquent des substrats neuronaux différents. Ces processus dépendraient de circuits dont les fonctions ne sont pas spécifiques au langage.

En accord avec le modèle déclaratif/procédural, le système cérébral sous-tend deux capacités mnésiques bien connues, les mémoires déclarative et procédurale, elles-mêmes sous-tendant certains aspects du lexique mental et de la grammaire mentale. Les deux systèmes cérébraux jouent des rôles fonctionnels entre des domaines langagiers et non langagiers qui dépendent de substrats anatomiques, physiologiques et biochimiques communs. Ainsi, les structures antérieures, comprenant les ganglions de la base, jouent un rôle fondamental dans de nombreuses fonctions cognitives autres, et notamment dans la perception des mécanismes probabilistes (voir chapitre VIII.3.1.).

Le modèle déclaratif/procédural tente de définir les loci des apprentissages au niveau cérébral. Dès lors, une autre question, tout aussi fondamentale, est de comprendre comment ces apprentissages peuvent être acquis par un individu. Un important courant théorique s'est développé en ce sens ces dix dernières années, présenté dans le chapitre suivant, plaçant la perception des régularités statistiques de l'environnement au centre du développement cognitif, et notamment du développement du langage. Il est de ce fait, intéressant d'investiguer les liens pouvant exister entre perception des régularités environnementales, langage et ganglions de la base.

Chapitre IX : Régularités environnementales et apprentissage

Barlow (2001) explique que les régularités environnementales sont importantes dans de très nombreux domaines de la cognition, comme l'apprentissage, la mémoire, l'intelligence ou les inférences inductives. Il évoque les premiers auteurs à s'être intéressés à l'influence des régularités, tels Mach (1886), Helmholtz (1925), Craik (1943) et Brunswik (1956). Nombre d'entre eux ont montré comment les mécanismes neuronaux exploitent les propriétés statistiques issues de l'environnement pour développer les compétences cognitives de l'individu.

IX.1. Historique

Dès 1925, Helmholtz (1925) affirme que la perception provient de l'interaction entre l'« *aperception* » – l'impact immédiat de messages sensoriels – et les souvenirs résultant de l'expérience passée (les « *remembered ideas* »). Les points communs d'événements passés et présents sont donc pour lui la base de l'apprentissage. Avant lui, Mach (1886) relevait également l'importance des statistiques environnementales, mais proposait une analyse différente. Selon cet auteur, les concepts scientifiques et les lois simplifient notre expérience complexe du monde. Cette simplification serait fondamentale car elle permettrait « une économie de pensée » à nos processus mentaux. Craik (1943) a d'ailleurs repris et développé cette idée, affirmant que la principale fonction des compétences cognitives supérieures était de construire des modèles symboliques sur lesquels travailler. Ces modèles sont basés sur une structure associative des objets et des événements provenant de l'environnement, et sont dès lors l'expression des régularités présentes dans celui-ci. Il apparaît ici clairement que l'environnement est le fondement, la base, des développements.

Plus tard, Brunswik (1956) suggère que les lois de la Gestalt qui gouvernent les groupements et les découpages des formes par rapport aux fonds sont plus que des phénomènes empiriques fondés sur la perception : elles seraient des règles

nécessaires pour utiliser les faits statistiques sur des images, et pour tirer alors des inférences valides de la scène.

Ces résultats suggèrent que le principal bénéfice pouvant être dérivé de la redondance est l'économie. Néanmoins, selon Barlow (2001), les faits physiologiques et anatomiques ne corroborent pas l'idée que le cerveau utilise des représentations économiques, système qui pourrait même être un inconvénient pour de nombreuses tâches. Dès lors, Barlow (2001) pense que le principe fondamental serait une « *exploitation* » de la redondance plutôt qu'une *réduction*, lorsque la performance peut être améliorée par la prise en compte de la redondance sensorielle.

Les régularités statistiques sont présentes dans le monde, et importantes pour notre survie. Pour Barlow (2001), tous les apprentissages peuvent être vus comme l'internalisation de régularités environnementales, conduite par une occurrence statistique de renforcements suivant des stimuli sensoriels particuliers ou des actions auto-initiées. Ces associations probabilistes entre stimuli et renforcements influencent par ailleurs l'apprentissage. Il est difficile néanmoins de dire où l'utilisation de régularités statistiques dans la perception s'arrête et où l'utilisation dans l'apprentissage commence.

IX.2. Acquisition de la perception des régularités statistiques

Jusczyk et Aslin (1995) ont étudié les capacités d'enfants à détecter des mots connus au sein d'une production verbale. Des enfants de 7 mois et demi ont été familiarisés à deux mots monosyllabiques et ensuite exposés à des phrases qui contenaient ou non les mots appris. Les auteurs observent que les enfants écoutent plus longuement les phrases qui contiennent les mots cibles familiers. Par contre, des enfants de 6 mois ne semblent pas disposer de cette capacité. Les auteurs démontrent ensuite que même si les mots cibles sont contextualisés lors de la phase d'apprentissage, les enfants sont capables de les détecter. Cette première expérience montrant une perception très précoce des mots appris a été suivie par une recherche particulièrement importante : elle a été menée par Saffran et al. en 1996.

Ces auteurs étaient les premiers à mettre en évidence, chez des enfants âgés de huit mois, la capacité de détecter des probabilités transitionnelles dans un corpus verbal en se fondant simplement sur les régularités d'apparition d'éléments linguistiques.

IX.3. Théorie de la probabilité conditionnelle

Didierjean (2002) classe les techniques d'apprentissage probabiliste dans la catégorie plus générale des apprentissages implicites. Il s'agit d'une capacité qu'aurait l'être humain, confronté à un environnement complexe présentant des régularités environnementales, de les percevoir sans qu'il ait conscience des règles construites pour ce faire. Cette vision intègre le fait que les enfants peuvent, par exemple, apprendre les règles du langage uniquement par immersion au milieu de personnes parlant une langue, sans recherche spécifique des règles du langage et sans prise de conscience de ces règles.

En fait, la théorie associationniste affirme que l'esprit connecte des faits expérimentés ensemble ou qui se ressemblent, et généralise à de nouveaux objets du fait de leur ressemblance (Pinker, 1999). Cette théorie montre la tendance qu'ont les animaux, pris au sens large, à déceler les patterns statistiques entre événements et de les généraliser à des événements similaires.

Dans le cadre du langage, Saffran et al. (1996) se sont intéressés aux « probabilités de transition », c'est-à-dire à la probabilité que deux segments de mots se suivent. Ils ont pour ce faire travaillé sur la segmentation d'une production continue de mots en syllabes, afin de définir les indices permettant ce type de segmentation. Par exemple, « *jolipapa* » est compris comme « joli/papa » plutôt que « jo/lipa/pa » car la probabilité en langue française que « jo » soit suivi de « li » est plus élevée que « li » suivi de « pa ».

De manière générale, il est utile de rappeler que la probabilité d'avoir des événements A et B ensemble équivaut au produit de la probabilité qu'ait lieu l'événement A et de la probabilité qu'ait lieu l'événement B, si A et B sont des événements indépendants.

$$p [A \text{ et } B] = p [A] \cdot p [B]$$

Si par contre les événements ne sont pas indépendants, la probabilité d'avoir des événements A et B ensemble équivaut au produit de la probabilité qu'ait lieu l'événement A et de la probabilité qu'ait lieu l'événement B sous la condition A (i.e. sous la condition que A ait eu lieu).

$$p [A \text{ et } B] = p [A] \cdot p [B/A]$$

Saffran et al. (1996) ont fait entendre des séquences de trois syllabes générées par un synthétiseur à des sujets âgés de 8 mois. Ils ont appris à l'enfant 4 « mots » d'une langue artificielle :

TU PI RO

GO LA BU

BI DA KU

PA DO TI

Les enfants entendaient pendant deux minutes les 4 mots sans qu'il y ait d'interruptions entre ceux-ci (i.e. pas de pauses entre les mots). Les mots apparaissaient dans un ordre aléatoire, avec pour seule règle qu'un même mot ne pouvait être répété juste après lui-même. Cela devenait donc pour l'enfant des pseudomots familiers.

Dès lors, la probabilité qu'une syllabe apparaisse après une autre est de

$$p [PI/TU] = 1$$

$$p [RO/PI] = 1$$

Par contre P [GO/RO] est égale à 1/3 puisque après « TUPIRO » apparaissait « GOLABU », « BIDA KU » ou « PADOTI ».

Un second corpus de 4 mots a également été élaboré, comprenant les mêmes syllabes que dans le premier, mais positionnées différemment :

DA PI KU
 TI LA DO
 BU RO BI
 PA GO TU

Suite à un paradigme d'habituation, les auteurs constatent que l'enfant est significativement plus longuement intrigué quand ce sont les « nouveaux mots » qui sont émis.

Dans une seconde expérience, Saffran (2001) a élaboré deux nouveaux corpus de mots

Corpus 1

*PA BI KU
 TI BU DO
 GO LA TU
 DA RO PI*

Corpus 2

*TU DA RO
 PI GO LA
 BI KU TI
 BU DO PA*

Elle a ensuite proposé le concept de « mot-de-parties » (*p-word*) pour nommer les mots du corpus 2 car ils sont composés de mots issus de la conjonction de syllabes du premier corpus (fin d'un mot et début de l'autre), que l'enfant a pu entendre lors de la phase d'habituation (ex : deux mots du corpus 1 : *PABIKUTIBUDO*... l'enfant a pu percevoir *BIKUTI*, mot du corpus 2). Les mots du corpus 2 sont donc partiellement familiers pour l'enfant dès la phase d'habituation.

Les résultats montrent toutefois que les enfants restent attentifs plus longtemps pour les items moins familiers (issus du corpus 2) que pour les items auxquels ils ont été familiarisés.

Ces résultats montrent l'extraordinaire précocité de la perception des régularités dans une situation de langage.

IX.4. Règles algébriques dans l'acquisition du langage

Marcus et al. (1999) se sont intéressés quant à eux à un autre mécanisme préverbal que l'enfant utiliserait lors de l'apprentissage du langage, les règles algébriques, et proposent une théorie complémentaire à celle de Saffran et al. (1996). Selon eux, les enfants possèdent au moins deux mécanismes d'apprentissage, un par perception statistique tel que décrit par Saffran, et un autre qui perçoit des règles algébriques – c'est-à-dire des relations générales sans que le contenu des relations n'influence celles-ci.

Par exemple, si un individu sait que les mots « les petits chiens » sont correctement orthographiés au pluriel et que « aboient le soir » est également correct, il peut en déduire que la phrase « les petits chiens aboient le soir » est alors une phrase correcte.

Marcus et al. (1999) ont réalisé une expérience dans laquelle de simples mécanismes statistiques ou de comptage ne peuvent suffire pour apprendre les règles qui avaient généré les séquences de « mots » (i.e. en fait, des syllabes). Les enfants étaient habitués à des phrases de trois mots, construites sur base d'un langage artificiel. Ils étaient ensuite testés sur d'autres phrases composées entièrement de mots artificiels qui n'apparaissaient pas dans l'habitué. Les phrases tests variaient selon leur consistance ou leur inconsistance avec la grammaire des phrases de l'habitué. Aucun des mots tests n'apparaissant dans la phase d'habitué, les enfants ne pouvaient distinguer les phrases tests sur base de probabilités transitionnelles. De plus, puisque les phrases tests étaient de la même longueur et générées par un ordinateur, les enfants ne pouvaient se fonder sur des propriétés telles que le nombre de syllabes ou la prosodie.

Dans cette expérience, 16 enfants étaient aléatoirement assignés soit à une condition « ABA » soit à une condition « ABB ». Dans la condition « ABA », les enfants étaient familiarisés à des phrases de 3 mots composés selon la grammaire « ga ti ga » ou « li na li » pendant 2 minutes. Dans la condition ABB, les enfants étaient habitués à des phrases comparables, mais de type « ga ti ti » et « li na na ».

Lors de la phase test, les enfants entendaient une suite basée sur 12 phrases congruentes grammaticalement mais entièrement composée de nouveaux mots, comme « wo fe wo » ou « wo fe fe ». La moitié des essais est congruente avec la grammaire vue lors de l'habituation (une forme ABA pour les enfants habitués à ABA) et l'autre moitié des essais est inconsistante.

Les résultats indiquent que 15 des 16 enfants montrent une préférence pour ce dernier type de phrases.

Marcus et al. (1999) expliquent ces résultats par le fait que les enfants perçoivent des règles « algébriques » qui représentent des relations entre variables. En plus d'être capables de se représenter certaines règles, les enfants sont capables d'extraire celles-ci rapidement à partir de petits échantillons et de les généraliser à de nouvelles phrases. La formation de règles ne semble pas un acquis tardif dans le développement mais serait présente très tôt.

Selon les auteurs, les enfants possèdent donc au moins deux matériels distincts pour inférer sur le monde et apprendre le langage : un dispositif qui recherche les régularités statistiques et un autre qui manipule les variables, ce qui permet aux enfants d'apprendre des règles. Toutefois, même pris ensemble, ces outils ne seraient pas suffisants pour apprendre le langage, mais pourraient être des prérequis nécessaires.

IX.5. Conclusion

Ces recherches mettent en évidence le fait que le langage est sous-tendu très tôt par l'acquisition chez le jeune enfant de compétences fondamentales préverbales. Mettre en évidence ces fondements dans l'acquisition de l'activité langagière est fondamental tant en psychologie développementale qu'en terme de piste de remédiation. Travailler ces fondamentaux, non-verbaux, pourrait offrir un canal original dans le travail thérapeutique. Le chapitre suivant présente un ensemble d'outils qui présente l'originalité de travailler sur ces recherches d'occurrence, sur la mise en évidence des régularités d'un environnement structuré : les représentations concrètes de systèmes formels.

Chapitre X : Les représentations concrètes de systèmes formels

X.1. Définition

Une représentation concrète de systèmes formels (R.C.S.F.) est un ensemble d'outils munis de contraintes techniques qui jouent le rôle d'axiomes et de lois d'inférence. Ces contraintes rendent ainsi certaines actions possibles et d'autres impossibles, ce qui suggère l'existence d'une structure logique (Lowenthal, 1984, 1991). De plus, cet ensemble d'objets est détaché de tout arrière-plan cognitif et affectif (Lowenthal, 1986a, 1986b), afin de s'assurer que le sujet ne doive acquérir certains prérequis ou au contraire, qu'il ne possède déjà une connaissance antérieure du matériel susceptible de biaiser son activité ultérieure. Cela permet d'éviter également certaines interférences affectives.

Lorsque le sujet est confronté à une représentation concrète de système formel, il se trouve dans un univers régi par des relations logiques qui lui permettent de comprendre son environnement. En fait, les représentations concrètes de systèmes formels, qui forment « *a concrete representation of a formal system which is sufficient to accomplish some reasoning* » (Lowenthal, 1986b), permettent d'approcher les compétences cognitives de l'individu de manière non traditionnelle. Ainsi, l'observation des compétences se fait au travers du matériel présenté et non par la réponse orale du sujet, dont la compétence verbale peut éventuellement être limitée (e.g. de jeunes enfants ou des personnes déficientes). Ces outils offrent l'opportunité aux chercheurs de proposer un problème logique dans le but d'observer le fonctionnement cognitif et ce, à différents niveaux de représentations. Il est ainsi possible, en se référant à la théorie de Bruner et al. (1956), de proposer des exercices tant au niveau de la représentation par l'action (i.e. via la manipulation concrète), par l'image (i.e. via l'utilisation de dessins ou de tableaux), que par le symbole (i.e. via l'élaboration de règles).

Ce type de matériel présente plusieurs caractéristiques :

- *il peut être utilisé de manière non-verbale*. Puisqu'il est composé d'objets concrets, il permet de poser des problèmes et d'observer la production de solutions sans l'emploi du langage verbal ;
- *son emploi est non-ambigu* : l'utilisation d'une R.C.S.F. est fondée sur un ensemble de conventions claires et explicites ;
- *il est composé d'objets simples et faciles à manipuler* ;
- *il est flexible* : il existe plusieurs possibilités de résolutions à un problème ;
- *il peut être utilisé dans le cadre d'un jeu* ;
- *il permet une observation pas à pas des productions du sujet*.

X.2. Intérêt d'une approche non-verbale

Siegel (1982) a montré que les tâches traditionnelles, piagésiennes, utilisées pour étudier certaines capacités cognitives, comme la sériation, la conservation ou l'inclusion des classes sont fondées principalement sur deux caractéristiques :

- elles requièrent de la part de l'enfant une compréhension du langage oral concernant les notions de quantité relative (e.g. « plus », « moins », « plus long que ») ;
- elles définissent la réussite à l'épreuve en terme de « production de réalisations verbales correctes » de l'enfant.

Ces observations amènent Siegel à remettre en cause les épreuves piagésiennes traditionnelles par l'importance qu'elles accordent à la nécessaire compétence linguistique. Elle affirme que dès lors, l'échec à ces tâches peut être dû aussi bien à un réel problème cognitif qu'à l'incapacité de l'enfant de comprendre et de produire le langage adapté, voire à la conjonction de ces deux facteurs.

De plus, Siegel constate un certain paradoxe dans les idées de Piaget. Inhelder et Piaget (1964) affirment en effet que pensée et langage émergent et se développent séparément or, Piaget utilise ce même langage pour inférer l'acquisition des compétences cognitives. Dès lors, si la pensée ne dépend pas du langage, ce qui est aujourd'hui démontré, certains concepts étant acquis avant le langage (e.g. la perception de la grandeur, voir Siegel, 1982), seuls des outils non-verbaux sont susceptibles d'approcher les processus cognitifs à un stade préverbal dans le cadre théorique piagétien.

LaPointe et O'Donnel (1974) ont montré qu'un enfant peut résoudre des problèmes sans être apte à produire le langage approprié. Leurs résultats confirment que l'acquisition des concepts ne peut être correctement évaluée par une investigation verbale avant 4-5 ans. A cet âge seulement, le langage oral commence à être perçu comme un mode de représentation par l'enfant et devient partie intégrante de la stratégie de construction des concepts.

Sur base de ces résultats, Siegel remet en cause la notion d'enfant « pré-opérationnel ». A ce stade, les habiletés linguistiques de l'enfant sont clairement immatures et il ne peut appliquer un langage adapté aux concepts qu'il peut néanmoins maîtriser. Ceci suggère une émergence des compétences cognitives avant que l'enfant ne puisse appliquer le langage verbal à celles-ci.

Les techniques piagésiennes expérimentales traditionnelles visant à déterminer les compétences cognitives par le recours au langage ne peuvent donc convenir : l'approche des capacités cognitives du jeune enfant ne peut se faire qu'au travers d'outils traitant le niveau non-verbal. Les représentations concrètes de systèmes formels tentent de pallier les limites inhérentes à ces outils.

Pour Lowenthal (1986c), les résultats cliniques obtenus suite à la manipulation de représentations concrètes de systèmes formels montrent que ces outils peuvent être utilisés par des enseignants et des chercheurs. Notamment, ils permettent de présenter un problème logico-mathématique à un enfant de manière à ce qu'il puisse le comprendre, ce qui n'aurait peut-être pas été le cas s'il avait été proposé selon d'autres modalités. Les représentations concrètes de systèmes formels permettent ainsi d'aborder certains concepts mathématiques, comme la symétrie, les translations ou la récursion sans référer explicitement aux notions elles-mêmes.

Plusieurs dispositifs répondent aux caractéristiques des R.C.S.F, deux sont développés : les labyrinthes dynamiques et la mosaïque.

X.3. Les labyrinthes dynamiques

X.3.1. Description

Les labyrinthes dynamiques constituent un ensemble d'objets concrets, logiquement structuré, utilisé comme base d'une communication et suffisant pour effectuer un raisonnement.

Ils se composent de briques de plastique qui, une fois assemblées, permettent d'élaborer un circuit (voir figure 11). L'expérimentateur explique au sujet qu'il s'agit d'un circuit de chemin de fer et qu'il devra y faire passer des bâtonnets.

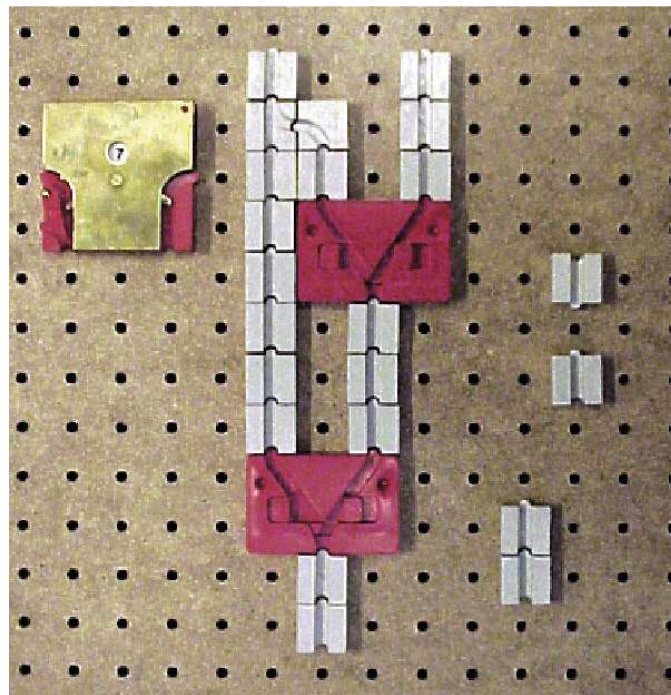


Figure 11 : Un labyrinthe dynamique

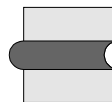
Cohors-Fresenborg (1978) et Lowenthal (1984) insistent sur le fait que les labyrinthes sont des automates finis. Un automate fini se définit comme suit (Lowenthal, 1984) : « *On peut se représenter un automate comme un vulgaire distributeur automatique : cette machine distribuera du café en échange de deux pièces de monnaie mises dans la fente prévue à cet effet. Au départ, la machine est à l'état zéro, elle est prête à fonctionner. Lorsqu'elle a reçu la première pièce de monnaie, elle passe dans un nouvel état : « Je suis prête à recevoir plus d'argent ! ». Lorsque la machine a reçu la deuxième pièce de monnaie, elle passe dans un troisième et dernier état : « Je suis prête à distribuer du café ! ». Après avoir distribué la boisson, la machine revient à l'état initial pour obliger le consommateur suivant à utiliser de nouveau deux pièces de monnaie pour obtenir une boisson ».* L'automate fini dispose donc d'un état initial, d'un ou de plusieurs états intermédiaires et d'un état final qui correspond à l'état initial.

Toutefois, ces deux auteurs abordent ce matériel de manière différente. Cohors-Fresenborg vise l'acquisition par l'enfant d'une manière de résoudre des problèmes logico-mathématiques. Il lui propose un exercice et celui-ci doit élaborer le circuit correspondant à l'énoncé. Lowenthal propose quant à lui le problème inverse. Il donne au départ un schéma représentant un circuit et l'enfant est amené à découvrir le problème qui correspond à ce même énoncé (Lowenthal et Marcq, 1980).

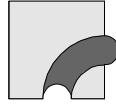
X.3.2. Présentation des différentes pièces

Des pièces de différentes formes et couleurs sont utilisées afin de composer des circuits. Elles sont reprises ci-dessous.

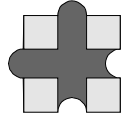
1) La pièce ordinaire (rail droit)



Se compose d'un ergot et d'une encoche qui permettent de l'emboîter à d'autres de manière précise. Un « passage » permet d'y faire circuler un bâtonnet, qui doit venir de l'encoche et sortir par l'ergot.

2) Le tournant

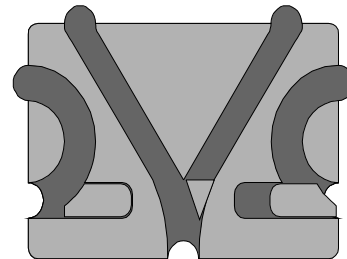
Permet de réaliser des virages (gauche ou droite)

3) Le carrefour

Permet le croisement de deux circuits. Le bâtonnet ne peut pas tourner dans un carrefour, il doit poursuivre tout droit.

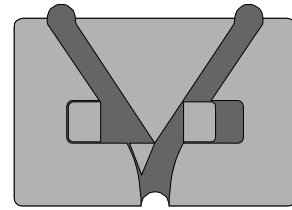
4) La jonction

Permet de réaliser la jonction de deux voies en une seule. Cette pièce se compose de deux entrées et une sortie.

5) L'aiguillage conditionnel

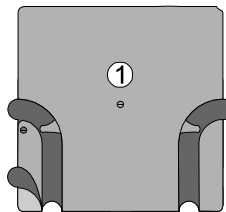
L'aiguillage conditionnel se compose d'une entrée et de deux sorties. Le passage du bâtonnet par l'une ou l'autre sortie est conditionné par un « interrupteur ». Ce petit triangle définit un état interne de l'aiguillage (par le blocage de l'une des deux sorties) imposant la direction et détermine donc le passage du bâtonnet vers l'une ou l'autre sortie. Deux voies latérales permettent de modifier cet état. En passant par l'une ou l'autre de ces voies, le train déplace une pièce solidaire du triangle et l'entraîne vers la gauche ou vers la droite, obstruant une sortie et ouvrant l'autre. Le sens de l'ouverture d'un aiguillage conditionnel ne se modifie pas tant que le bâtonnet ne passe pas dans la voie latérale adéquate.

6) L'aiguillage ordinaire (« flip-flop »)



L'aiguillage ordinaire est composé d'une entrée principale et de deux sorties. Il diffère de l'aiguillage conditionnel par le fait que le passage du bâtonnet modifie automatiquement l'état interne de la pièce. Il n'y a pas de voies latérales, comme c'est le cas pour l'aiguillage conditionnel. C'est l'équivalent mécanique d'une variable propositionnelle.

7) Le compteur



Le compteur se compose de trois parties. La première est formée d'une petite fenêtre ronde dans laquelle des nombres naturels peuvent apparaître, compris entre 0 et 9. Les deuxième et troisième parties sont les entrées principales permettant d'effectuer les opérations élémentaires c'est-à-dire ajouter ou soustraire un au nombre affiché dans la fenêtre. Le passage du train dans la voie de droite, du bas vers le haut du compteur provoque une augmentation d'une unité alors que le passage dans la voie de gauche provoque une diminution d'une unité. Cette soustraction de un n'est opérationnelle que si le nombre affiché au compteur est plus grand que 0. Dans le cas où le nombre affiché est 0, la voie supérieure de gauche se bloque par un mécanisme automatique et oblige le train à emprunter la voie latérale basse, ce qui correspond au « test du zéro » des informaticiens.

Les labyrinthes dynamiques représentent l'équivalent mécanique des éléments de l'unité centrale d'un ordinateur permettant de réaliser les opérations élémentaires et les tests logiques.

X.3.3. Manipulation des labyrinthes dynamiques

La manipulation des labyrinthes dynamiques suit un canevas bien précis de complexité croissante :

1. L'habitué au matériel (jeu libre)

Lors de la première séance, l'individu est amené à découvrir le matériel. Il est invité à observer, comprendre et manipuler le dispositif mis à sa disposition et à tester certaines contraintes inhérentes au matériel afin de découvrir les différentes formes et fonctions. Il aborde une dimension proche de ce que Bruner et al. (1956) ont appelé « *la représentation par l'action* », c'est-à-dire l'acquisition de la connaissance par la manipulation concrète.

2. Les exercices de familiarisation (voir figure 12)

Lors de la deuxième séance, le sujet va utiliser de manière systématique les différentes pièces mises à sa disposition, par la présentation de circuits relativement simples. Il intègre alors les règles de construction et les contraintes techniques inhérentes au matériel.

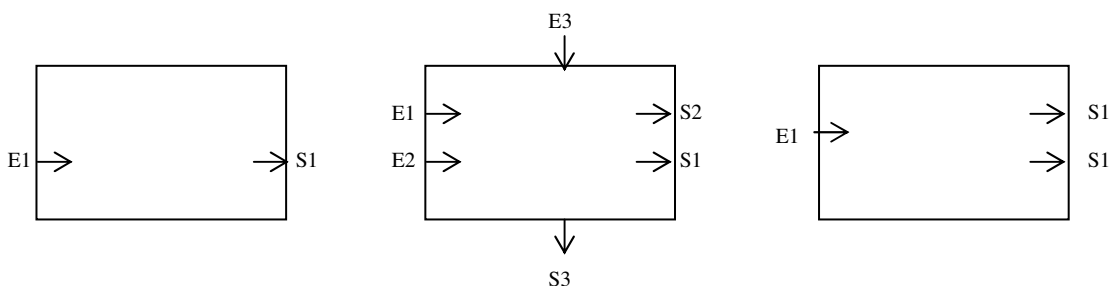


Figure 12 : Exemples d'exercices de familiarisation aux labyrinthes dynamiques

Par exemple, lors du premier exercice présenté sur la figure 12, il est amené à relier la pièce « Entrée » (i.e. E1) à la sortie qui lui correspond (i.e. S1). Lors du deuxième exercice, il devra manipuler des tournants et des carrefours et dans le troisième, l'aiguillage ordinaire.

3. Construction et manipulation des circuits par l'utilisation des trains (reproduction de circuits)

L'expérimentateur donne une représentation schématique d'un circuit (voir figure 13) et lui demande de le réaliser sur la plaque, en lui signalant que le sens du train est indiqué par les flèches présentes sur le schéma. Un enfant arrive très tôt à reproduire les chemins correspondant à un diagramme donné. D'autres contraintes techniques, plus fines, apparaissent à ce stade : le sujet découvre par exemple que le carrefour doit être orienté de manière spécifique afin de pouvoir croiser deux chemins.

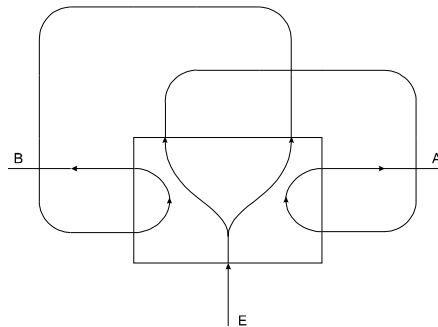


Figure 13 : Exemple de représentation schématique d'un labyrinthe dynamique

4. L'observation des résultats obtenus (exploitation de circuits)

Le sujet commence à structurer les résultats ; il les retranscrit dans un tableau et observe l'état interne des mécanismes. Il doit prendre en considération simultanément plusieurs variables : l'état de chaque aiguillage, les chemins suivis, les sorties. L'expérimentateur l'amène alors à utiliser un « tableau-synthèse » susceptible de recueillir l'ensemble de ces variables sur une feuille (voir tableau IV).

Train n°	Mécanismes		Sortie
	Mécanisme 1	Mécanisme 2	
1	G	G	A
2	D	G	B
3	D	D	C
4	G	G	A
5	D	G	B
6	D	D	C
7	G	G	A
8			
9			
10			

Tableau IV : Exemple de tableau-synthèse

Note : La première colonne permet d'indiquer le numéro du « train » entrant dans le circuit. La deuxième colonne indique la position de départ des différents mécanismes inclus dans le circuit (G indique que l'aiguillage est ouvert à gauche, D indique que l'aiguillage est ouvert à droite). La troisième colonne reprend la lettre correspondant à la sortie du train.

5. L'émission d'hypothèses sur les sorties des trains suivants et la validation des hypothèses posées

Le sujet est amené à prédire la sortie des trains en observant **les régularités** constatées lors de la rédaction du tableau récapitulatif. Trois types de prédictions sont proposés :

1. une prédiction à court terme où le sujet peut vérifier sa prédiction en faisant simplement passer les trains (recours au concret) ;
2. une prédiction à moyen terme où un raisonnement est nécessaire mais où la vérification par l'action est possible (e.g. interroger sur la sortie du « train » 10). Le sujet peut avoir recours au tableau-synthèse, qui lui permettra de déterminer les régularités de l'environnement pour les sorties ou les mécanismes (une séquence de sortie de type A-B-C permet d'affirmer que le « train » 10 sort en A) ;
3. une prédiction à long terme où la vérification par l'action ou par le tableau-synthèse s'avère impossible (e.g. interroger sur la sortie du « train » 100). Il doit alors rechercher des règles générales capables de lui apporter la solution (dans une séquence de sortie de type A-B-C, le train 100 sort en A car tous les « trains » portant un numéro produit de l'équation $3x+1$ sortent en A (dans ce cas, $99 + 1$)).

X.3.4. Conclusion

Ce type de matériel permet d'effectuer des raisonnements qui s'avèrent de plus en plus complexes :

- 1) la manipulation et l'observation d'un système concret
- 2) l'élaboration et l'observation d'un tableau de synthèse
- 3) la prédiction à court, à moyen et à long terme à partir des inductions réalisées
- 4) l'émission d'hypothèses
- 5) la validation de ces hypothèses par expérimentation
- 6) l'élaboration de règles en fonction des résultats des expérimentations
- 7) l'élaboration d'un principe global

Chaque étape se distingue par les fonctions cognitives impliquées lors de la résolution du problème posé. Une maturation cognitive, mais aussi un entraînement à la manipulation des labyrinthes dynamiques, va permettre aux utilisateurs de développer les représentations nécessaires pour résoudre des exercices d'un niveau supérieur.

Suite aux observations des productions d'enfants confrontés à ces diverses étapes, Lowenthal (1986c) a proposé un modèle du développement cognitif basé sur la formulation, le test et la validation d'hypothèses. Ce modèle rend compte d'un processus complexe en cinq étapes :

1. Structuration du champ perceptif et découverte des éléments pertinents.
2. Création de relations locales entre certains de ces éléments pertinents. Observation de la pertinence de ces relations et vérification expérimentale.
3. Glissement du niveau de pertinence par la création de relations plus globales entre tous les éléments pertinents par l'élaboration de nouvelles règles. Observation de la pertinence de ces relations et vérification expérimentale.
4. Ré-observation des relations entre les nouveaux éléments élaborés jusqu'à développer une structure complète et globale, par retour à l'élaboration de relations locales si nécessaire (point 2).
5. Transferts des connaissances et des structures acquises grâce aux représentations concrètes de systèmes formels à d'autres domaines où elles ne sont plus utilisées (généralisation des compétences).

Au-delà de l'outil permettant le développement de compétences cognitives, les labyrinthes dynamiques peuvent également servir d'outil pour évaluer certaines fonctions cognitives, notamment dans le domaine du raisonnement. Willaye (1984) a utilisé ce matériel pour observer une évolution possible des sujets dans leurs capacités d'élaboration de prédictions, à court, moyen et long terme, lorsqu'ils recevaient une formation à l'algorithmique. Les résultats obtenus par cet auteur montrent l'intérêt d'une telle approche, capable de discriminer une évolution positive chez des individus dans un domaine où des tests classiques (dans ce cas, le Test d'Observation Analytique ; T.O.A.) ne le permettent pas. L'auteur affirme que la

capacité discriminative des représentations de systèmes formels provient essentiellement de leur nature concrète.

X.3.5. Résultats obtenus

X.3.5.1. Auprès de sujets sains

Lowenthal (1984) a démontré que le fait d'amener des enfants de 7 ans à manipuler les labyrinthes dynamiques favorise leur développement cognitif et les aide à structurer leur champ perceptif. En effet, par la nature des éléments qui les composent mais également lors de leur manipulation, les labyrinthes dynamiques amènent l'enfant à traiter des relations spatiales. Il ajoute que les représentations concrètes de systèmes formels peuvent servir de médiateurs entre la pensée de l'enfant et la communication de celle-ci. De plus, les labyrinthes dynamiques permettent aux enfants d'élaborer des hypothèses, de les tester et de les valider, et de poser des jugements et des raisonnements sur ces mêmes hypothèses (Lowenthal, 1992, 1993). De ce fait, les labyrinthes dynamiques pourraient jouer un rôle essentiel en favorisant la structuration de la communication. Piret (1992) observe enfin un développement des capacités de raisonnement et un accroissement des capacités fonctionnelles de l'enfant manipulant les labyrinthes dynamiques, qui lui permettent de mieux appréhender son environnement.

Le résultat le plus important auprès d'une population saine reste néanmoins l'influence de ce dispositif sur l'acquisition de la lecture. Avant de présenter ces résultats, il est utile de rappeler les différentes techniques d'apprentissage habituellement proposées aux enfants, car le type de méthode de lecture aura une influence sur les développements observés auprès des jeunes manipulant les labyrinthes.

X.3.5.1.1. Définition de la lecture

Le Ny (1972, p.97) définit l'acte de lire comme « *Un ensemble d'habiletés mentales complexes, structurées et hiérarchisées, dont la fonction est de mettre une activité centrale supérieure, l'activité sémantique, sous la dépendance de stimulus visuels* ». Cette définition implique que l'activité de lecture est particulièrement influencée par un ensemble de compétences cognitives. Charpentier (1992) évoque des capacités de repérages visuels d'indices, d'imagerie et de représentation mentale, d'anticipation, de segmentation, de catégorisation, d'induction et d'inférence, d'habiletés analytiques, d'ordination temporelle et spatiale, de compétences d'abstraction et de généralisation.

L'influence de la méthode d'apprentissage de la lecture sur le développement cognitif est déterminante. Afin de comprendre cette influence, il importe de définir les mécanismes qui sous-tendent la lecture selon les méthodes de lecture traditionnelles.

X.3.5.1.2. Les méthodes de lecture

Deux approches de la lecture se distinguent, les méthodes synthétique et analytique, qui correspondent à deux conceptions différentes de cette compétence, et une troisième, la méthode mixte, qui se veut une synthèse des deux premières.

1. Les méthodes synthétiques

Selon cette conception, l'écrit n'est qu'une simple représentation graphique des sons exprimés par la parole, lire revenant à déchiffrer, à mettre en relation l'oral et l'écrit. L'individu doit être capable de transposer, en tenant compte du sens de l'écriture et des marques de ponctuation, une suite de signes graphiques en une suite de sons de la langue : « *l'enfant doit effectuer le rétablissement du sens entre l'enchaînement des syllabes qui forment les mots et l'enchaînement de ces mots qui forment la phrase. Cette technique de lecture nécessite un décodage des éléments composant le texte* » (Bellenger, 1978, p.66).

L'enseignement de la lecture prend appui sur des mécanismes de codage-décodage oral-écrit (Charpentier, 1992). Il débute par l'acquisition des niveaux linguistiques les plus simples (e.g. la lettre et le son), puis les lettres sont assemblées en syllabes, les syllabes en mots pour finalement arriver à l'élaboration de phrases. Généralement, ces modèles de lecture sont qualifiés d'« ascendants », ou encore de « bottom-up ». Selon Alegria et al. (1982), l'identification de mots est indispensable à la compréhension d'un texte et c'est seulement lorsque l'individu réunit ces mots en un ensemble cohérent qu'il accède au sens de celui-ci. Il doit être capable de faire un rappel, un rétablissement de sens à partir d'un enchaînement de lettres en syllabes et en mots.

A cette conception de l'acquisition de la lecture est associée une méthode d'apprentissage de la lecture dite « synthétique ». Puisque la lecture n'est qu'une suite de signes à traduire en sons, l'acquisition de la lecture se fonde sur l'étude des éléments composant celle-ci. Il s'agit dès lors pour l'enfant d'apprendre le nom et la forme graphique d'une lettre (voyelle ou consonne) puis d'unir ces deux éléments afin de composer une syllabe, d'associer ensuite plusieurs syllabes pour obtenir des mots, lesquels enfin sont finalement regroupés en phrases.

2. Les méthodes globales ou analytiques

Selon l'approche globale, lire revient à comprendre. Ces modèles, dit « descendants » ou « top-down », supposent que la lecture implique un accès direct au sens, à la perception des formes globales composant le texte. Selon Goodman (1970), le lecteur sélectionne des indices graphiques en fonction de ses connaissances générales et des contraintes provenant de l'information extraite au préalable. Le lecteur élaborerait des « images perceptives » qui regroupent ce qu'il voit, mais aussi ce qu'il s'attend à voir. A partir de celles-ci, il retrouve dans sa mémoire des indices syntaxiques, sémantiques et phonologiques en interrelation. Si jamais l'information obtenue ne convient pas lorsqu'elle est comparée au contexte général, le lecteur peut alors retourner au niveau graphique afin de récupérer de l'information complémentaire, et émettre alors de nouvelles hypothèses. Smith (1980) rejette ainsi l'idée que les mots doivent être identifiés pour avoir accès au sens d'un texte : ou le lecteur habile identifie chaque mot afin d'obtenir la

signification d'un passage, ou il acquiert la connaissance de la signification du passage pour identifier chaque mot. L'identification des mots serait non pertinente lorsque l'individu lit pour comprendre.

La méthode globale d'apprentissage de la lecture se fonde sur l'étude de textes. Progressivement, les enfants remarquent des mots semblables puis, dans les matériaux linguistiques accumulés, ils isolent des formes graphiques et/ou orales analogues plus ou moins importantes (syllabes, rimes) avec lesquelles instituteur et élèves composent ou découvrent des termes nouveaux. La progression élaborée et le cheminement exigé procèdent davantage par induction. Il s'agit pour l'enfant de confronter des données qu'il connaît pour en faire émerger des points communs qu'il doit rapprocher et relier à des éléments nouveaux (Charpentier, 1992).

Selon les auteurs défendant l'idée d'une conception globale de l'activité de lecture, les bons lecteurs font une exploitation plus systématique et plus efficace du contexte que les mauvais lecteurs car si le bon lecteur lit bien, c'est qu'il prédit bien ou encore parce qu'il exploiterait bien le contexte. Ce postulat a toutefois été remis en cause par Perfetti et al. (1979), qui ont démontré que l'effet du contexte est finalement relativement faible chez les bons lecteurs et plus ou moins substantiel chez les lecteurs moins doués, ce qui a amené ces auteurs à proposer une voie « mixte ».

3. Les méthodes mixtes

Perfetti et al. (1979) ont comparé des groupes de bons et de mauvais lecteurs de troisième et de cinquième années primaires, les élèves étant classés comme bons ou mauvais selon leur performance à un test de compréhension. Ils devaient identifier un mot qui apparaissait à l'écran d'un ordinateur, ce mot étant présenté seul ou précédé d'une phrase introductive (e.g. « Voiture » ou « Nous irons à la plage en... »). La phrase contexte était lue soit par le sujet lui-même, soit par l'expérimentateur.

Si les résultats montrent que l'effet du contexte est faible chez les bons lecteurs, lorsque la lisibilité du mot est affaiblie, un effet du contexte semble émerger chez les deux types de lecteurs.

La performance des mauvais lecteurs (ceux ayant réellement des difficultés ou ceux chez qui une difficulté de perception est provoquée) est donc relativement dépendante du contexte. Selon Perfetti et al. (1979), ceci s'explique par le fait que chez ces sujets, l'interaction entre processus ascendants et descendants est déficiente. Ces auteurs défendent l'idée d'une voie mixte afin d'assurer une lecture optimale où seraient simultanément intégrées les deux conceptions précédentes, l'une suppléant à l'autre selon les conditions de lecture. Les méthodes « mixtes » dans l'apprentissage de la lecture ont alors été développées. Elles se fondent sur l'étude de textes assez courts, de la même manière que via la méthode globale mais ensuite, ceux-ci sont exploités systématiquement : les élèves sont alors amenés à observer la fréquence des « sons » rencontrés selon une démarche synthétique.

X.3.5.1.3. Conclusions

Cette description succincte des différentes méthodes de lecture généralement utilisées dans l'enseignement traditionnel va permettre de mieux comprendre les résultats de l'expérience princeps dans le cadre du développement de l'apprentissage de la lecture suite à la manipulation et l'exploitation des labyrinthes dynamiques.

En effet, Lowenthal (1986c) a mis au point une expérience étudiant les liens entre la lecture et l'utilisation des labyrinthes dynamiques. 49 enfants issus de deux classes de première primaire composaient l'échantillon. Chaque instituteur de ces classes utilisait une technique particulière d'apprentissage de la lecture. Le premier apprenait à lire à ses élèves grâce à une méthode hypothético-déductive (apprendre à formuler des hypothèses, les tester et les adapter, il s'agit d'un dérivé de la méthode synthétique) et le second utilisait une méthode plus classique d'apprentissage.

En début d'année scolaire, tous les enfants ont été testés à l'aide de la batterie prédictive des performances en lecture d'Inizan (1983). A partir des résultats obtenus à ce prétest, les classes ont été divisées en deux sous-groupes équivalents (un groupe expérimental et un groupe contrôle dans chaque classe). Les enfants du groupe expérimental ont été amenés à manipuler des labyrinthes dynamiques par groupes de deux.

Lowenthal montre que l'utilisation des labyrinthes dynamiques est particulièrement profitable dans l'acquisition de la compétence de lecture auprès d'enfants suivant une méthode où les techniques de production et de vérification d'hypothèses ne sont pas utilisées. Ils seraient donc indiqués dans des classes où une méthode non synthétique est privilégiée.

Un second résultat concernant l'influence des labyrinthes dynamiques sur la lecture a été présenté dans un travail plus récent. Pieters (1999) a en effet constaté que l'utilisation de ces dispositifs, employés en tant que représentation concrète de systèmes formels, aide des lecteurs débutants ou de mauvais lecteurs dans leur recherche d'une stratégie adéquate d'apprentissage de la lecture.

Il semble donc que les compétences cognitives mises en œuvre lors de la manipulation des labyrinthes dynamiques et celles utilisées dans le cadre d'une activité de lecture soient à tout le moins partiellement en relation.

X.3.5.2. Après de personnes déficientes

Un autre ensemble de travaux a montré que les représentations concrètes de systèmes formels, et notamment les manipulations des labyrinthes dynamiques, permettent à des enfants qui ont perdu certaines fonctions cognitives de les réacquérir, au moins partiellement. Des résultats probants sont ainsi observés auprès d'enfants cérébrolésés (Lowenthal et Saerens, 1982, 1978 ; Ledru et Lowenthal, 1988 ; Mauro, 1990), notamment au niveau de la fonction langagière. Lowenthal (1999) ne constate toutefois des évolutions qu'auprès de sujets présentant des lésions bien localisées, aucun résultat positif n'est par contre apparu lorsque les sujets présentent des lésions diffuses.

Cet ensemble d'observations ont permis à Lowenthal (1999) de formuler une hypothèse visant à expliquer les résultats obtenus avec des patients cérébrolésés : « *the nonverbal processing (...) enables subjects with large but localized brain lesions to use nondamaged neurons to reconstruct, at least partially, the equivalent of the damaged neuronal structures* ». Les récentes découvertes dans le domaine de la neuroplasticité permettent aujourd'hui de mieux définir le phénomène (voir Shaw et McEachern (2001) pour revue) et offrent la possibilité de cibler avec précision les développements ou les réactivations ayant éventuellement lieu, ce qui sera l'un des objets du présent ouvrage.

Comme dit précédemment, il existe plusieurs types de représentations concrètes de systèmes formels. Un autre outil a fait l'objet de plusieurs recherches, et semble également avoir un impact sur les fonctions langagières : la mosaïque.

X.4. La mosaïque

X.4.1. Description

La mosaïque est une plaque en plastique blanche trouée où peuvent être insérées de petites pièces colorées (bleu, rouge, jaune, vert ou orange) ayant la forme de carrés ou de quarts de cercle (appelés « pointes »). L'utilisation de ce matériel est bien différente du simple jeu de mosaïque connu de la majorité des enfants.

Lowenthal, Ledoux et Meunier (1996) ont suggéré différentes étapes pour l'emploi de la mosaïque comme représentation concrète de systèmes formels :

1. Le jeu libre

Le sujet est amené à découvrir le matériel, ses contraintes techniques, par la manipulation directe du matériel.

2. Les exercices de copie

Le sujet doit reproduire une séquence de pièces colorées telle que présentée par l'expérimentateur.

3. Les exercices de rythme

L'expérimentateur présente à l'enfant une suite logique de carrés colorés (ex : bleu, rouge, bleu, rouge,...). L'enfant doit alors comprendre la logique de la suite proposée et la reproduire sur sa planche.

4. Les exercices de type informatique

Ce matériel permet de réaliser des exercices introduisant certaines notions de programmation. Pour ce faire, la planche de travail est divisée en trois zones :

- à gauche la zone des « procédures » ;
- au centre la zone du « programme » ;
- à droite la zone d'« exécution du programme » (voir figure 14).

Exemple :

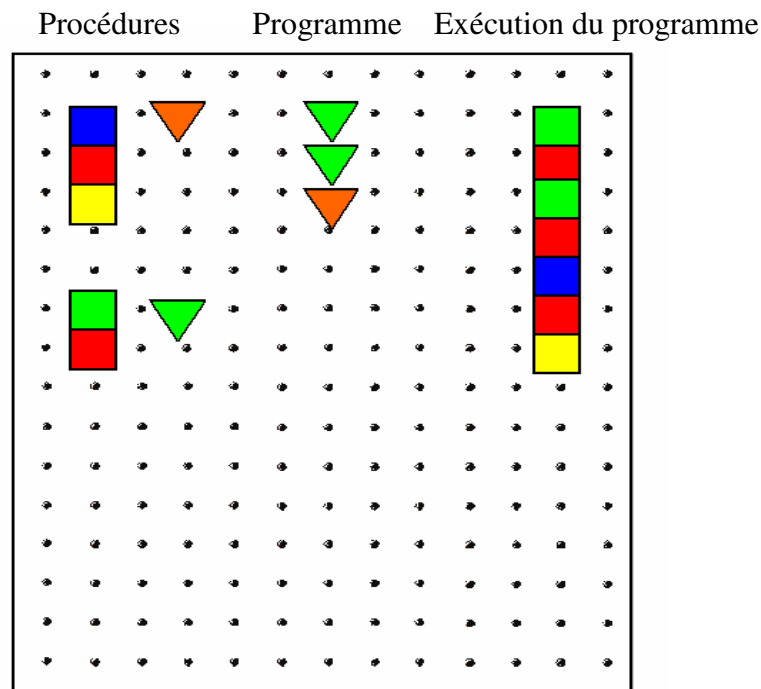


Figure 14 : La mosaïque

De plus, certaines règles sont élaborées :

1. un carré représente une primitive
2. une suite de carrés représente une procédure
3. les « pointes » non jaunes codent une séquence de pièces colorées
4. une suite de pointes représente un programme
5. la pointe jaune est utilisée quant à elle pour indiquer la direction

Selon Lowenthal (1990), toutes les pièces peuvent être considérées comme des unités ou des symboles. Les unités, ou mots de base du système, peuvent être facilement regroupées pour former des ensembles de carrés et/ou de triangles (e.g. un carré rouge et un carré bleu en dessous). En plaçant ensuite un triangle juste à côté de chaque suite de pièces afin de définir l'ensemble, puis en combinant les triangles « symboles », il est possible d'élaborer un ensemble complexe issu de la réunion des unités initiales : « l'exécution du programme ».

Comme le précise Lowenthal (1990), la caractéristique la plus importante de ce matériel quand il est utilisé comme un langage de programmation est qu'il constitue un langage procédural : les procédures peuvent être combinées, mises en relation ou former un système pseudo-récurif infini. De même, lorsque l'orientation des quarts de cercle influence le développement du programme, une structuration visuospatiale s'avère nécessaire.

X.4.2. Exercices élaborés à partir de la mosaïque

L'exécution du programme : L'expérimentateur donne les procédures et le programme, l'enfant exécute alors le programme. La difficulté est graduelle : au début, l'enfant reçoit des exercices où figure une seule procédure et où le nombre de pointes dans le programme varie. Ensuite, l'enfant est confronté à plusieurs procédures : les pointes du programme seront d'abord présentées dans l'ordre d'apparition des procédures, ensuite l'ordre des pointes sera aléatoire.

La recherche du programme : L'expérimentateur donne les procédures et l'exécution du programme, l'enfant recherche le programme. Les primitives qui composent les procédures permettent de complexifier l'exercice présenté (e.g. deux procédures commençant par la même séquence de carrés).

La recherche de procédures : Le programme et son exécution sont donnés, l'enfant doit rechercher les procédures. Il devra d'abord découvrir une seule procédure au sein d'un programme complexe, par la suite, il devra en déterminer plusieurs.

Les procédures imbriquées : Même exercice que l'exécution du programme mais les primitives sont combinées avec des pointes, certaines procédures en imbriquent donc d'autres. L'enfant doit exécuter le programme à l'aide de carrés uniquement. La difficulté des exercices varie en fonction du nombre de pointes imbriquées dans les procédures. La notion d'infini peut être abordée grâce à ce genre d'exercice.

L'utilisation de la pointe directionnelle : L'enfant doit exécuter un programme et une pointe directionnelle l'amène à devoir orienter l'évolution de l'exécution en fonction des directions imposées.

Si les labyrinthes dynamiques et la mosaïque sont tous deux des représentations concrètes de systèmes formels, la manipulation et l'exploitation de ces deux dispositifs sont très différentes. De même, les résultats expérimentaux disponibles n'établissent pas de similitudes quant aux compétences cognitives mises en œuvre ou aux développements observés.

X.4.3. Résultats obtenus

Lowenthal (1990) a travaillé avec des enfants de première primaire, qu'il a ensuite revus en deuxième primaire. Il observe que les membres du groupe expérimental ayant utilisé la mosaïque sont capables de résoudre des problèmes habituellement réussis vers 9-10 ans. Il constate également que le groupe expérimental utilise un langage plus élaboré que les enfants issus du groupe contrôle : la longueur moyenne des productions verbales est plus importante, ils

élaborent plus de phrases complètes, construites correctement lorsqu'ils doivent imaginer une histoire.

Soetaert (2003) s'est quant à elle penchée sur l'influence de la mosaïque sur la lecture auprès d'enfants présentant des troubles d'acquisition de la lecture. Des résultats encourageants, mais encore à valider, semblent indiquer que la mosaïque pourrait pallier un déficit de la voie phonologique auprès de cette population.

X.5. Conclusion

Les représentations concrètes de systèmes formels ont fait l'objet de plusieurs travaux, qui mettent en lumière deux grands domaines : le développement de la lecture et la récupération de fonctions cognitives, notamment communicationnelles, chez des patients cérébrolésés. Ces résultats semblent indiquer que la manipulation de ces dispositifs non-verbaux développe des compétences qui sont à première vue peu mises en œuvre lors des activités de remédiation.

La compréhension de ces observations est l'un des objectifs du présent ouvrage, le lien plus général ici impliqué étant celui qui unit les domaines verbaux et non-verbaux. L'intérêt d'une approche non-verbale afin de rééduquer les fonctions langagières, permettant d'éviter une réorganisation fonctionnelle par le travail de la fonction lésée, trouve dès lors toute sa pertinence.

Si les résultats relatifs aux outils présentés sont prometteurs, il n'a pas encore été mis en évidence le « pourquoi » de ces évolutions, les mécanismes qui sous-tendent les réacquisitions. Ces questions épistémiques sont pourtant fondamentales dans le sens où, au-delà de la compréhension du fonctionnement rééducatif en tant que tel, une investigation poussée permettrait éventuellement une potentialisation de ces outils. Une étude de ce genre permettrait également de valider certaines observations relatives aux acquisitions de domaines fondamentaux, tel le langage et in extenso, mieux comprendre le fonctionnement cognitif de l'individu.

Deuxième partie :
Présentation des recherches

Introduction

Dans la littérature actuelle, réorganisation cérébrale et plasticité neuronale sont des concepts régulièrement abordés. Si leur existence est aujourd'hui communément admise, une définition universelle reste toutefois à élaborer. Ceci serait notamment dû au fait que les particularités des processus qui sous-tendent et influencent la neuroplasticité n'ont pas encore pu être clairement établies.

Selon Shaw et McEachern (2001, p.3), la neuroplasticité est une propriété fondamentale des neurones et du système nerveux. La recherche de l'organisation de base des structures cérébrales, mais également des mécanismes et des règles expliquant l'apparition des connexions neuronales, a occupé les scientifiques depuis près d'un siècle. Les physiologistes qui se sont penchés sur les mécanismes sensoriels ont ainsi découvert l'existence de neurones inhibiteurs, excitateurs mais également leur organisation supérieure en champs récepteurs. Ces champs, qui supportent les fonctions cognitives, ne sont pas indépendants mais peuvent s'interconnecter fonctionnellement au gré des apprentissages. Dès lors, puisque les fonctions cognitives sont supportées par des structures neuronales, il semble pertinent d'aborder les problèmes de restructuration fonctionnelle cérébrale en travaillant sur ces fonctions. La question sous-tendue, et sur laquelle les chercheurs restent partagés, est de savoir s'il est possible d'intervenir sur la réorganisation neuronale et plus précisément, si une rééducation exogène peut modifier le fonctionnement cérébral interne des individus.

L'une des fonctions cognitives les plus complexes et les plus étudiées est le langage. Il est aujourd'hui bien établi que les structures cérébrales qui le sous-tendent sont relativement distribuées dans le cerveau. Certaines activations sont ainsi relevées dans les cortex moteur et prémoteur durant des tâches de perception phonologique (Fiez et al., 1996 ; Zatorre et al., 1996), de production phonologique (Gelfand et Bookheimer, 2003 ; Heim et al., 2003) ou de manipulation de phrases (Homae et al., 2002 ; Indefrey et al., 2001). Wildgruber et al. (2001) constatent également une implication du gyrus précentral, de la partie antérieure de l'insula, du cerebellum droit et des ganglions de la base dans les activités linguistiques. Or, des

observations récentes mettent en évidence que si l'acte langagier implique différentes parties du cortex, plusieurs de ces zones ne sont pas spécifiques au langage (e.g. les aires motrices, le cerebellum ou les ganglions de la base). Ainsi, Ullman (2001, 2004, voir aussi Ullman, Bergida et O'Craven, 1997) affirme dans son modèle déclaratif/procédural que certaines parties du cerveau sont impliquées tant dans des activités langagières que non verbales. Il distingue deux zones fondamentales : *le gyrus temporal supérieur*, dont l'activation sous-tend l'aspect sémantique mais également la mémoire déclarative et épisodique, et *le gyrus frontal inférieur gauche associé aux ganglions de la base*, qui s'activent lorsque les sujets utilisent des règles grammaticales et lors d'apprentissages procéduraux. Plus précisément, des résultats montrent que les ganglions sont activés lors d'apprentissages procéduraux implicites (Echenbaum et Cohen, 2001), d'apprentissages de règles probabilistes (Knowlton et al., 1996 ; Poldrack et al., 1999) ou de séquences (Aldridge et Berridge, 1998 ; Peigneux et al., 2000).

Le fait que la perception de régularités soit sous-tendue par les ganglions de la base est particulièrement intéressant. En effet, l'influence de ce type de régularités sur l'acquisition du langage avait déjà été abordée lors de recherches en psychologie du développement par Saffran et al. (1996). Ils ont observé que des enfants de huit mois pouvaient discriminer des pseudomots par simple perception de régularités présentes dans leur environnement. Selon Seidenberg (1997), ce résultat prouve que les contraintes, dans les processus d'apprentissage, peuvent favoriser l'acquisition et le développement des fonctions cognitives, et notamment le langage. Pour les auteurs cités ci-dessus, l'enfant apprend à utiliser la compétence langagière en découvrant les régularités de l'environnement, régularités que le fonctionnement même de son cerveau le contraint à découvrir. La question de savoir ce qui se passe quand l'individu n'est pas apte à découvrir ces régularités (dans le cas d'un handicap mental), ou quand il perd cette faculté (dans le cas d'une lésion cérébrale), trouve dès lors toute sa pertinence.

La recherche présentée ici vise à tester l'hypothèse selon laquelle un entraînement, basé sur la détection de régularités environnementales, peut mener à une réorganisation des activations cérébrales liées au langage. Cet entraînement se veut non-verbal afin d'éviter de travailler la fonction lésée par elle-même.

Dominey et ses collaborateurs ont déjà montré qu'un apprentissage spécifique pouvait se transférer d'un domaine non-linguistique à des domaines linguistiques, postulant selon eux une base neuronale commune aspécifique. Ces auteurs ont observé une activation cérébrale antérieure gauche lors d'exercices non verbaux comparable à celle observée lors d'exercices portant sur la syntaxe (Hoen et Dominey, 2000). Ils ont alors formulé l'hypothèse que l'application de transformations systématiques dans des séries logiques est l'une des propriétés requises pour accéder aux mécanismes neurophysiologiques du langage, notamment la syntaxe. Ils ont pour ce faire étudié les effets d'un entraînement à des séquences non linguistiques sur la compréhension syntaxique chez six patients aphasiques et découvert un lien entre l'habileté à détecter les séquences non verbales et l'habileté grammaticale (Hoen et al., 2003). Ils n'ont toutefois pas encore envisagé une remédiation complète basée sur ce traitement, et se sont focalisés sur l'habileté à manipuler du langage verbal dans le cadre des activités proposées.

Un autre ensemble d'études (Houdé et al., 2000 ; Houdé et al., 2001) a mis en évidence le fait que l'expertise obtenue suite à des apprentissages spécifiques peut changer le pattern d'activation associé à une tâche donnée (i.e. des tâches de raisonnement dans ces études). Houdé et al. constatent une activation de zones frontales après entraînement alors qu'elles étaient préalablement inactives pour la même tâche. Ces zones frontales sont réputées impliquées dans des épreuves d'organisation visuospatiale et, de manière générale, dans des fonctions cognitives dites supérieures.

Ces différentes études montrent combien le développement de compétences cognitives peut favoriser l'activation d'aires cérébrales préalablement peu actives, voire inactives, zones qui peuvent soutenir des compétences comme le langage ou l'organisation visuospatiale. Elles illustrent également la pertinence d'une hypothèse de réorganisation cérébrale fondée sur un apprentissage externe.

Le but de cette recherche est donc de démontrer qu'il est possible d'observer une modification des activations cérébrales dans le cadre d'activités cognitives, langagières ou visuospatiales, par un entraînement à la perception de régularités environnementales.

Pour tester cette hypothèse, nous avons choisi de présenter des problèmes de recherche de régularités en présentant des exercices logiques issus de matériels concrets : les « Représentations Concrètes de Systèmes Formels » (R.C.S.F.). En effet, nous pensons qu'il est possible d'agir sur l'organisation cérébrale par la manipulation de dispositifs spécifiques développant des mécanismes de perceptions de régularités logiques.

Ce matériel a été choisi car les observations cliniques et expérimentales relatives aux R.C.S.F. montrent l'influence de ces dispositifs sur le développement de certaines fonctions cognitives. Rappelons que la caractéristique fondamentale des R.C.S.F. est qu'elles sont pourvues de contraintes techniques qui amènent le sujet à découvrir les régularités de l'environnement présenté. Elles semblaient donc tout indiquées pour répondre à notre question de recherche.

Ce travail est l'aboutissement d'un ensemble de recherches dont l'objectif est de définir les modifications neuronales observables chez le sujet sain suite à un entraînement exogène spécifique. La première étape est de définir le matériel adéquat : en effet, les R.C.S.F. constituent un ensemble divers de dispositifs, partageant des caractéristiques communes mais dont les effets respectifs sur le fonctionnement cognitif n'ont jamais été comparés. Après revue, il s'avère que deux matériels ont fait l'objet de recherches expérimentales : les labyrinthes dynamiques et la mosaïque. C'est donc tout naturellement que nous avons investigué plus précisément ces deux outils (chapitre XI). Une fois le matériel idéal défini, nous avons mis au point un protocole expérimental adapté aux contraintes IRMf (chapitre XII). Ce protocole vise à tester les hypothèses concernant les modifications neuronales dans le cadre d'activité de langage et d'organisation visuospatiale, hypothèses issues des travaux de recherches comparant les dispositifs précités. Deux recherches ont été menées auprès de sujets sains volontaires afin de valider le paradigme expérimental, et de répondre aux premières interrogations (Chapitres XII et XIV). Deux études subséquentes ont été menées auprès de sujets présentant d'autres caractéristiques, afin de vérifier la pertinence des premières conclusions auprès d'autres populations (Chapitre XV et XVI). Ces investigations nous ont alors permis de répondre à la question de recherche : *est-il possible de modifier les activations neuronales impliquées lors de tâches langagières et visuospatiales grâce à un entraînement fondé sur la perception de régularités environnementales ?*

Chapitre XI : Validation de l'outil de recherche

Afin de pouvoir évaluer l'influence des régularités environnementales sur le fonctionnement neuronal, il était nécessaire de définir l'outil adéquat susceptible de pouvoir les présenter. Le laboratoire de Sciences Cognitives de l'Université de Mons-Hainaut développe depuis plus de vingt ans un ensemble d'outils qui semblent favoriser le développement cognitif : les représentations concrètes de systèmes formels. Nous nous sommes donc tout naturellement interrogé sur ce qui pouvait expliquer les résultats obtenus, qui tendaient à mettre en évidence l'intérêt d'une approche fondée sur des exercices non verbaux sur le domaine verbal (et notamment la lecture).

Deux dispositifs ont été plus particulièrement étudiés : les labyrinthes dynamiques et la mosaïque. Selon Lowenthal (1986c), les labyrinthes dynamiques développent la lecture alors que la mosaïque favorise l'expression orale (Lowenthal, 1990). Si la présence de régularités environnementales est aisément observée lors de l'exploitation des labyrinthes (i.e. le sujet doit découvrir la séquence d'étapes intermédiaires de l'automate fini), la mosaïque ne semble pas mettre en œuvre ce genre de processus, mais s'axerait plutôt sur la composition-décomposition de séquences.

Afin de vérifier si cette distinction est pertinente, une étude comparative de ces deux matériels a été réalisée avec pour objectif de mettre en évidence les incidences particulières de chaque outil (Lefebvre, 2001a, 2002a). Il est utile de rappeler que pour Lowenthal (1986c), la manipulation des labyrinthes dynamiques influence positivement les compétences de lecture des enfants uniquement lorsque ceux-ci se voient proposer une méthode d'apprentissage non fondée sur l'élaboration, la production et le jugement d'hypothèses (méthode hypothético-déductive). De ce fait, il est important également de considérer le type d'enseignement proposé aux enfants rencontrés. Cette première recherche va permettre de vérifier, voire valider, les résultats princeps.

XI.1. Objectifs de la recherche

L'objectif principal de cette recherche est d'observer l'influence de la manipulation et de l'exploitation de divers dispositifs sur les capacités cognitives de jeunes enfants.

Cela permettra :

- de vérifier si les propriétés communes à toutes les représentations concrètes de systèmes formels déterminent le développement de structures cognitives spécifiques ;
- de mettre en évidence les divers développements cognitifs propres à chacun des dispositifs étudiés dans le cas contraire.

XI.2. Hypothèses

Cinq hypothèses ont guidé les investigations lors de cette étude :

1. Conformément aux résultats obtenus par Mauro (communication personnelle) avec des sujets souffrant du « Non Verbal Syndrome » - syndrome qui se manifeste chez un sujet par un QI de performance beaucoup plus faible que le QI Verbal (différence supérieure à 15 points) - les représentations concrètes de systèmes formels développent les compétences verbales traduites dans le WISC-III mais pas celles de performance.
2. Conformément aux résultats de Lowenthal (1986c), les labyrinthes dynamiques développent l'habileté de lecture, traduite dans le test d'Inizan.
3. Les capacités structurales des R.C.S.F. sont susceptibles de développer la structuration spatiale des individus les manipulant, structuration mise notamment en évidence dans le test de la figure de Rey.

4. La latéralité, mise en jeu de manière systématique dans le cadre de la manipulation de labyrinthes dynamiques est également développée, ce qui se traduit par une évolution significative au Reversal Test.
5. La notion de schéma corporel, évaluée par le test du bonhomme (McCarthy, 1991), peut être développée grâce aux représentations concrètes de systèmes formels. En effet, si les représentations concrètes de systèmes formels favorisent la structuration spatiale, cette compétence est susceptible elle-même d'influer sur la notion étudiée et de la développer.

XI.3. Méthodologie

XI.3.1. Population

Les sujets (40 garçons et 48 filles), âgés de 72 à 85 mois ($m = 76$ mois), suivent un enseignement fondamental ordinaire dans la région de Mons (Belgique francophone). La majorité de la population provient d'une classe sociale ouvrière.

Concernant la méthode d'apprentissage de la lecture, suite à un entretien avec les enseignants et l'observation des activités en classe, nous avons pu déterminer que trente-sept enfants suivent un apprentissage fondé sur la méthode « globale » (i.e. apprentissage à partir du mot pris dans son ensemble), dix-huit suivent une méthode « synthétique » (i.e. apprentissage à partir des graphèmes) et trente-deux enfants se voient proposer une méthode d'apprentissage de la lecture dite « mixte » (i.e. apprentissage intégrant les deux méthodes précitées). Il s'agit bien entendu de tendances générales d'enseignement, aucune classe ne s'affirmant comme relevant d'une méthode unique et bien définie.

XI.3.2. Matériel

Cette expérience tente de préciser le rôle de deux dispositifs R.C.S.F. sur le développement cognitif. Dans ce cadre, l'échelle d'intelligence WISC-III, la batterie prédictive d'Inizan (1983)²³, le Reversal Test (Edfeld, 1970), la Figure Complexe de Rey (1959) et le test du bonhomme issu de la batterie de dépistage de Mccarthy (1991) ont été administrés à chaque sujet afin de définir les compétences verbales, non verbales et de lecture de ceux-ci.

Il est en effet plausible que la mise en œuvre d'une compétence cognitive lors de la manipulation des dispositifs permette une évolution de celle-ci, qui se traduirait par une évolution des résultats obtenus à ces divers tests.

XI.3.2.1. Les tests utilisés

Le Wechsler Intelligent Scale for Children (WISC-III)

Le WISC-III est la troisième édition de l'Echelle d'Intelligence de Wechsler pour enfants (Wechsler, 1991). Il s'agit d'un test de passation individuelle qui permet d'évaluer l'intelligence des sujets âgés de 6 ans à 16 ans 11 mois. Le WISC-III comprend plusieurs sous-tests mesurant chacun « une facette différente de l'intelligence ».

Selon Wechsler, certains sous-tests font appel entre autre au raisonnement abstrait, à la mémoire et à certaines capacités perceptives. De même, un sous-test peut mettre en jeu plusieurs compétences cognitives. Nous avons choisi ce test dans un but autre que la simple détermination d'un quotient intellectuel. Nous visons une approche de différentes capacités cognitives, traduites au travers des divers sous-tests, ce qui explique le choix du WISC-III, habituellement vu comme complexe

²³ La batterie d'Inizan se compose de deux batteries de tests : la « batterie prédictive », administrée en début d'année scolaire et qui évalue les prérequis à la lecture, et la « batterie de lecture », passée en fin de première année d'apprentissage, qui évalue le niveau de lecture effectivement atteint.

pour des enfants âgés de 6 ans. Nous postulons en effet un développement des compétences cognitives par la manipulation et l'exploitation des R.C.S.F., or des tests plus simples, comme la WPPSI (Wechsler, 1995) ou la McCarthy (McCarthy, 1991), auraient inévitablement suscités un effet plafond. Le WISC-III offre lui une large opportunité de développement puisqu'il est encore adapté à des jeunes de 16 ans et 11 mois.

Les épreuves du WISC-III sont les suivantes (Wechsler, 1991, p.6). Nous distinguerons les items verbaux (V) des items de performance, non verbaux (NV) :

- 1) **Complètement d'images (NV)** : Série d'images en couleur représentant des objets ou des situations familières. Sur chaque image, le sujet doit identifier la partie manquante.
- 2) **Information (V)** : Série de questions orales qui évaluent la connaissance de faits ou d'objets ordinaires, d'endroits ou de gens connus.
- 3) **Code (NV)** : Série de formes géométriques ou de chiffres, associés à un symbole simple. Le sujet doit compléter le plus rapidement possible un tableau où sont reprises les formes en y associant le symbole correspondant.
- 4) **Similitudes (V)** : Série de paires de mots présentées oralement. Pour chaque paire, le sujet explique la similitude entre les objets ou les concepts proposés.
- 5) **Arrangement d'images (NV)** : Séries d'images en couleur présentées dans le désordre, que le sujet doit ranger afin de proposer une histoire logique.
- 6) **Arithmétique (V)** : Série de problèmes arithmétiques que le sujet doit résoudre mentalement et auxquels il doit répondre oralement.
- 7) **Cubes (NV)** : Série de modèles géométriques en deux dimensions construits devant le sujet ou présentés de manière dessinée que le sujet doit reproduire à l'aide de cubes bicolores.

- 8) **Vocabulaire (V)** : Série de mots présentés oralement, que le sujet doit définir de manière verbale.
- 9) **Assemblage d'objets (NV)** : Ensemble de puzzles, dont les pièces sont présentées au sujet d'une façon précise et qu'il doit assembler pour obtenir une forme cohérente.
- 10) **Compréhension (V)** : Série de questions orales. Le sujet doit résoudre des problèmes de la vie courante, comprendre et appliquer des règles ou des concepts relatifs à la vie sociale.

Trois sous-tests supplémentaires sont proposés dans le WISC-III : les symboles, la mémoire des chiffres et les labyrinthes. Ceux-ci n'interviennent pas dans le calcul du quotient intellectuel ce qui permet de ne pas les administrer tout en conservant une bonne validité.

L'intérêt que nous portons au WISC-III est le grand nombre de capacités cognitives mises en jeu lorsque la batterie est proposée au sujet. Les représentations concrètes de systèmes formels peuvent développer les aptitudes à certains sous-tests et notamment les résultats aux items verbaux au regard de différents résultats expérimentaux (Mauro, comm. pers.). C'est ce que nous tentons d'observer dans cette étude.

La batterie prédictive et batterie de lecture d'Inizan

La batterie d'Inizan a été initialement conçue dans un but pédagogique, afin de guider l'apprentissage de la lecture selon les capacités de l'enfant. Elle permet de :

- « *personnaliser pour chaque enfant le moment de s'engager dans l'apprentissage de la lecture ;*
 - *personnaliser la préparation de cet apprentissage en proposant aux enseignants des activités appropriées à chaque enfant ;*
 - *personnaliser la cadence d'apprentissage afin de proposer à chacun un ensemble d'activités réussies susceptibles de maintenir la motivation à apprendre à lire. »*
- (Inizan, 1983, p.5).

Grâce à la batterie prédictive, nous avons quantifié les capacités prédisposant à la lecture pour chaque élève, afin de déterminer des groupes homogènes. La batterie de lecture a permis quant à elle d'observer si la manipulation de R.C.S.F. affectait positivement l'acquisition de cette compétence. Inizan explique en effet (1983, p.29) que « *les instruments décrits ci-dessous peuvent offrir, à quiconque aurait le loisir d'entreprendre une recherche de ce genre, à la fois le moyen d'apprécier les effets d'apprentissage (batterie de lecture) et celui d'apparier les élèves (batterie prédictive) : c'est la même durée d'apprentissage qui permettrait l'appariement* ».

Les deux batteries sont composées de diverses épreuves. Les épreuves d'application individuelle (et donc verbales) sont en italique.

Pour la batterie prédictive :

1. **Les figures géométriques (F.G.)** : l'enfant est amené à reproduire des figures géométriques de complexité et de formes diverses.
2. **La mémoire de dessins (M.D.)** : l'enfant doit retenir sept dessins et ensuite les retrouver au sein d'éléments distracteurs.
3. **La discrimination perceptive visuelle (D.V.)** : l'enfant observe un modèle. Il doit ensuite retrouver les dessins identiques à ce modèle au sein d'un ensemble d'éléments distracteurs, le modèle étant toujours présenté.
4. **Langage – Compréhension (L.C.)** : l'enfant entend la description orale d'une situation et doit ensuite choisir entre plusieurs images celle qui correspond à l'énoncé.
5. **Les discriminations phonologiques (D. Ph.)** : l'enfant est amené à déterminer la présence ou non de phonèmes communs à deux signifiants oraux (e.g. poisson – mouton) présentés de manière imagée.

6. **Le Rythme Copie (R.C.)** : l'enfant observe une séquence d'éléments (e.g. un dessin composé de trois cases, dans la première, il voit un bâtonnet, dans la seconde, trois et dans la troisième, deux) et doit reproduire la séquence à l'identique plusieurs fois.
7. *Le Rythme Répétition (R.R.)* : Même exercice que le Rythme Copie sauf que les modèles proposés ne sont plus visuels mais auditifs.
8. *Articulation et Parole (A.P.)* : l'enfant entend des mots prononcés par l'expérimentateur et doit les répéter.
9. *Langage – Expression (L.E.)* : l'enfant reçoit un dessin représentant une chambre et où figurent divers éléments. Il doit expliquer la disposition de la pièce à l'expérimentateur qui possède les éléments du dessin et doit les replacer selon les directives de l'enfant.
10. *Les Cubes de Kohs (C.K.)* : l'enfant doit réaliser certaines figures en manipulant des cubes dont les faces sont colorées de diverses manières (voir le sous-test « Cubes » du WISC-III).

Pour la batterie de lecture :

1. **Combinatoire – Orthographe (C.O.)** : l'enfant entend des phrases qu'il doit retranscrire (exercice de « dictée »).
2. **Compréhension de la Lecture Silencieuse (C.L.S.)** : l'enfant a plusieurs dessins devant lui. Il lit des consignes qui l'enjoignent à réaliser une certaine action (e.g. l'enfant voit un monsieur fumant une pipe, une phrase à côté du dessin indique qu'il doit barrer la pipe).
3. **Lecture Orale Chronométrée (L.O.C.)** : l'enfant reçoit un texte de 124 mots qu'il doit lire le plus rapidement et le plus correctement possible.

Les cubes de Kohs, proches de l'item « Cubes » du WISC-III n'ont pas été proposés aux enfants.

Le reversal test

Ce test a été créé en 1970 par Edfeldt. Il vise à « apprécier, au moment où l'enfant va aborder l'apprentissage de la lecture, s'il possède la maturité requise pour cet apprentissage ». Il consiste à mesurer la difficulté plus ou moins grande pour les enfants à reconnaître que deux figures sont identiques ou inversées. L'expérimentateur présente quatre-vingts quatre paires de figures simples, soit rigoureusement identiques, soit inversées, c'est-à-dire symétriques par rapport à un ou deux axes ou par rapport à un point. L'enfant doit simplement rayer les paires de figures non identiques.

Il semble que ce test fasse appel à la latéralité et à l'orientation spatiale. Bastien-Toniazzo (1997) précise que ces deux habiletés sont impliquées dans l'apprentissage de la lecture. Nous pensons que l'utilisation de R.C.S.F., et tout particulièrement des labyrinthes dynamiques où l'opposition gauche-droite est abordée de manière systématique, favorise le développement de cet apprentissage.

La figure de Rey

Ce test consiste à copier puis à reproduire de mémoire un tracé géométrique complexe. Selon Rey (1959), la figure choisie réunit les propriétés suivantes :

1. absence de signification évidente ;
2. réalisation graphique facile ;
3. structure de l'ensemble suffisamment compliquée pour solliciter une activité perceptive analytique et organisatrice.

L'étude de la manière dont le sujet réalise la figure de Rey permet d'appréhender son activité perceptive. Elle révèle sa façon de percevoir l'espace graphique (par l'analyse de la copie de la figure) et de mémoriser des éléments symboliques (par l'analyse de la figure restituée de mémoire).

Dans la reproduction immédiate, la perception est de type « reconnaissance immédiate ». La reproduction de mémoire donne quant à elle des indications sur l'étendue et la fidélité de la mémoire visuelle en rapport à un mode de perception (Rey, 1959).

Rey précise que « la perception étudiée par son test est une perception directrice d'un processus de copie, polarisée par cette activité ». Elle semble donc mettre en œuvre des mécanismes proches de ceux mis en œuvre lors de la manipulation de R.C.S.F.

Le test du bonhomme

Le test du Bonhomme choisi pour cette étude correspond au treizième sous-test de la batterie McCarthy (1991). L'enfant doit dessiner « le plus beau bonhomme qu'il peut faire ». Chaque élément structurel du corps (tête, cheveux, yeux, nez, bouche, cou, tronc, mains et bras, raccordement des bras, pieds et jambes) est noté séparément selon son degré de réalisme et selon la présence ou non des détails dans ladite partie du corps. L'étude des réalisations des enfants permettra d'apprécier leur notion de schéma corporel.

XI.3.2.2. Plan expérimental

Afin de recueillir les données nécessaires à l'élaboration de ce travail, nous nous sommes rendus dans différents établissements scolaires des entités de Bernissart et Peruwelz.

Nous avons travaillé dans les classes de première primaire de ces divers établissements pour réaliser les prétests (mois d'octobre). Les enfants rencontrés étaient âgés de 6-7 ans (40 garçons et 48 filles), de milieux sociaux divers. Deux tests collectifs (batterie prédictive d'Inizan partie collective, édition 1983, et le Reversal Test) ont été administrés en classe, par groupe de plus ou moins 8 élèves. Ensuite chaque enfant a été rencontré de manière individuelle, afin de lui administrer les autres épreuves (WISC-III, batterie prédictive d'Inizan partie individuelle, édition 1983, figure de Rey et Test du Bonhomme).

Une fois les prétests réalisés, les enfants ont été appariés en trois groupes, en fonction de leurs résultats à la batterie prédictive d'Inizan, à la copie de la figure de Rey et au Reversal Test (voir annexe 2 pour exemple). Nous n'avons pas intégré le WISC-III dans l'ensemble des tests discriminants. Chaque sous-test semblait en effet pertinent, ce qui faisait du WISC-III douze tests distincts, rendant l'appariement des sujets fort complexe. De même, le test du Bonhomme n'a pas servi non plus à élaborer les groupes en raison de son caractère relativement accessoire dans cette expérience. Ces deux tests peuvent néanmoins amener des résultats très intéressants, c'est pourquoi ils ont été retenus.

Trente sujets ont participé à un entraînement aux labyrinthes dynamiques, vingt-huit autres à la mosaïque²⁴, trente enfin ont formé le groupe contrôle, qui ne réalisait aucune activité particulière (variable « Groupe »). Pour composer les groupes, nous avons listé les enfants en fonction de leurs résultats aux tests précités au sein de leur classe. Pour chaque classe, nous avons ensuite formé des groupes équivalents (e.g. classe 1, l'enfant ayant les meilleurs résultats a été placé dans le groupe labyrinthes dynamiques, le deuxième dans le groupe mosaïque, le troisième dans le groupe contrôle et ainsi de suite ; pour la classe 2, l'enfant ayant obtenu les

²⁴ Une mortalité expérimentale de deux sujets a été observée.

meilleurs résultats a été placé dans le groupe mosaïque, le deuxième dans le groupe contrôle et ainsi de suite...). Nous avons alors vérifié l'équivalence statistique des échantillons pour chacune des variables dépendantes (les sous-tests ; voir annexe 3). Seul un effet mineur apparaît pour le dessin du Bonhomme en ce qui concerne la variable « Méthode de lecture » ($F = 2,534$; $\alpha = .086$). Les groupes étaient donc bien équivalents au prétest lors de leur composition.

Trois expérimentateurs ont participé à la phase expérimentale. Afin de minimiser les effets pouvant interférer dans le cadre d'un plan expérimental de ce type, nous avons attribué à chacun d'eux un groupe d'enfants « équivalent », selon la méthode suivante : nous avons attribué le premier enfant du groupe labyrinthes dynamiques de la classe 1 à l'expérimentateur A, le deuxième à l'expérimentateur B et ainsi de suite. Le premier enfant du groupe mosaïque de la classe 1 a été attribué à l'expérimentateur B, le deuxième à l'expérimentateur C... Le premier enfant du groupe « labyrinthes dynamiques » de la classe 2 a été attribué à l'expérimentateur B, le deuxième à l'expérimentateur C, le premier du groupe « mosaïque » de la classe 2 a été attribué à l'expérimentateur C, le deuxième à l'expérimentateur A et ainsi de suite pour chacune des classes. Chaque classe comporte un nombre équivalent d'enfants de chacun des trois groupes. Les trois expérimentateurs avaient donc des groupes équivalents et travaillaient avec les deux dispositifs.

Les deux groupes expérimentaux ont été soumis à une phase expérimentale de 10 séances de 25 minutes, à raison d'une séance par semaine (soit une durée de 5-6 mois). Chaque groupe a manipulé le matériel qui lui était attribué et s'est vu présenter les exercices relatifs aux différentes étapes développées précédemment (voir Chapitre X ; annexe 4). Nous avons évolué au rythme de l'enfant, adaptant l'apprentissage de manière individuelle, mais toujours en suivant le canevas principal. Il a semblé pertinent en effet de travailler avec les R.C.S.F. de manière similaire à un professionnel amené à utiliser ce matériel à des fins pédagogiques.

Un post-test a conclu l'expérience : les cinq tests précédemment administrés ont été à nouveau présentés aux enfants des trois groupes (concernant la batterie d'Inizan (1983), il s'agissait du test de lecture), afin de déterminer les acquis spécifiques amenés par les dispositifs précités.

XI.4. Résultats

Le but de cette recherche est d'observer les évolutions sur le plan cognitif chez les enfants manipulant des R.C.S.F. Nous nous sommes intéressés aux gains qui pouvaient apparaître au niveau des notes (brutes ou standards, selon les tests) lorsque les résultats du prétest et ceux du post-test chez les enfants des différents groupes sont comparés (voir annexe 5). Les gains ont été calculés en soustrayant la valeur obtenue au prétest à celle du post-test pour chacune des variables à l'exception de la batterie d'Inizan, pour laquelle nous avons comparé les notes brutes des trois groupes à la batterie de lecture. En effet, le prétest (i.e. batterie prédictive) et le post-test (i.e. batterie de lecture) sont deux tests différents, le calcul de gains n'est donc pas applicable. Nous pensons pouvoir toutefois nous intéresser aux résultats obtenus à la batterie de lecture afin de déterminer une éventuelle évolution puisque les groupes ont été initialement appariés à l'aide de la batterie prédictive.

Le choix du test statistique utilisé s'est porté sur l'analyse de variance (ANOVA) univariée (voir Mialaret, 1991, pour revue). Nous sommes confrontés en effet à deux variables indépendantes (« Groupe » et « Méthode de lecture »), susceptibles d'intervenir séparément, mais également de développer une interaction. L'analyse portant sur les moyennes des gains des sujets, l'ANOVA semble être le test indiqué.

Le second test utilisé est le test de Student (ou « test t »). *« Le "test t" est une méthode qui permet de décider si la différence observée entre les moyennes de deux échantillons est attribuable à une cause systématique ou si elle peut être considérée comme l'effet des fluctuations dues au hasard. En d'autres termes, le test t permet d'éprouver l'hypothèse nulle d'une différence entre moyennes ou encore de déterminer si les deux échantillons ont été extraits de la même population »* (D'Hainaut, 1975). Dans cette recherche, nous avons utilisé le test de Student pour échantillons indépendants quand un résultat significatif était observé lors de l'analyse de l'ANOVA. Ce test permet en effet d'observer les moyennes des groupes pris deux à deux et ainsi de déterminer lesquels ont particulièrement évolué.

Tous les résultats ont été calculés à l'aide du programme de statistique SPSS 10.0.

XI.4.1. Echantillon global

La première analyse étudie l'influence des dispositifs (variable « groupe ») et du type de méthode de lecture sur les résultats aux différents tests et sous-tests (voir annexe 6). Nous abordons chacun des sous-tests mais ne développons que ceux ayant un effet significatif sur les variables considérées, sur lesquels nous avons par ailleurs procédé à une comparaison entre variables prises deux à deux à l'aide du test t (voir annexe 7). Nous resterons vigilants à l'égard de certains écarts-types qui peuvent parfois être élevés. Enfin, il est utile de préciser qu'un enfant ayant manipulé les labyrinthes dynamiques n'a pas pu être testé une seconde fois au WISC-III, il n'a donc pas été intégré aux résultats (ce qui explique le n=87 dans les résultats issus du WISC-III).

XI.4.1.1. Le WISC-III

Il ne semble pas apparaître d'effet significatif que ce soit pour les groupes, la méthode de lecture ou l'interaction de ces deux variables pour les neuf sous-tests et quotients suivants :

- complètement d'images
- information
- code
- similitudes
- arrangement d'images
- arithmétique
- vocabulaire
- assemblage d'objets
- compréhension
- quotient intellectuel Verbal
- quotient intellectuel de Performance
- quotient intellectuel Total

Les résultats concernant les 88 sujets montrent un effet significatif du matériel uniquement pour le sous-test « cubes »²⁵ au niveau du groupe et de la méthode de lecture (voir tableau V). Il n'y a aucun effet significatif concernant les items verbaux du WISC-III (i.e. information, similitudes, arithmétique, vocabulaire et compréhension).

Cubes

	F	α
Groupe	3,532	0,034
Méthode de lecture	3,091	0,051
Groupe*Méthode de lecture	0,874	0,483

Tableau V : Résultats ANOVA au sous-test « cubes » pour l'échantillon global

Il existe un effet significatif au sous-test « cubes » en ce qui concerne les groupes ($F = 3.532$; $\alpha = .034$). Pour la méthode de lecture, il y a également un effet, plus faible, mais intéressant également ($F = 3.091$; $\alpha = .051$). Par contre, il n'y a pas d'interaction entre les deux variables ($F = .874$; $\alpha = .483$).

Suite à ce résultat, il est intéressant de déterminer les groupes et méthodes de lecture ayant permis l'évolution des résultats à la variable « cubes ». Pour ce faire, les moyennes des gains des groupes entre pré et post-test ont été comparées (voir tableau VI).

Groupe	Moyenne	Ecart-type
labyrinthes dynamiques	1.55	3.79
mosaïque	.54	3.11
contrôle	-.30	2.47

Tableau VI : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « cubes » pour la variable « Groupe » de l'échantillon global

²⁵ Sous-test où le sujet doit reproduire plusieurs figures à l'aide de 9 cubes de couleurs. Les cubes sont réputés mettre en œuvre les compétences d'orientation visuospatiale et de mémoire de travail. Cet item est inclus dans l'échelle de performance du WISC-III.

La moyenne des gains des élèves ayant manipulé les labyrinthes dynamiques est significativement supérieure à la moyenne des gains des élèves du groupe contrôle ($t = 2.30$; $\alpha = .030$). Par contre, les deux autres comparaisons ne donnent pas de différences significatives (mosaïque vs contrôle : $t = 1.138$; $\alpha = .260$; labyrinthes dynamiques vs mosaïque : $t = 1.104$; $\alpha = .275$).

Méthode	Moyenne	Ecart-type
Synthétique	2.06	3.89
Mixte	.24	2.93
Globale	.17	2.98

Tableau VII : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « cubes » pour la variable « Méthode de lecture » de l'échantillon

Concernant l'influence de la méthode de lecture sur le score au sous-test « cubes » (voir tableau VII), le groupe « synthétique » a plus évolué, comparé aux autres groupes : « mixte » ($t = 1.880$; $\alpha = .066$) ou « globale » ($t = 1.980$; $\alpha = .053$). Par contre, il n'y a pas de différence significative entre ces deux derniers ($t = .106$; $\alpha = .916$).

XI.4.1.2. La batterie de lecture d'Inizan

	F	α
Groupe	1,286	0,282
Méthode de lecture	2,365	0,101
Groupe*Méthode de lecture	0,325	0,860

Tableau VIII : Résultats à la batterie de lecture d'Inizan pour l'échantillon global

Toujours concernant l'échantillon global, nous n'observons pas d'effet significatif que ce soit pour les groupes ($F = 1.286$; $\alpha = .282$) ou la méthode de lecture, bien qu'une certaine tendance apparaisse ($F = 2.365$; $\alpha = .101$). Il n'y en a pas non plus en ce qui concerne l'interaction des variables ($F = .325$; $\alpha = .860$) (tableau VIII).

XI.4.1.3. La figure de Rey : pas d'effets significatifs**XI.4.1.4. Le reversal test** : pas d'effets significatifs**XI.4.1.5. Le test du bonhomme** : pas d'effets significatifs

Précisons que l'effet « Classe » a également été contrôlé pour chacune des variables et qu'aucun effet significatif n'a été observé.

XI.4.1.6. Discussion

Ces résultats sont en contradiction avec les résultats connus relatifs à l'influence des dispositifs étudiés. La plupart des travaux antérieurs indiquaient une évolution des compétences cognitives des individus lorsqu'ils sont amenés à manipuler ces matériels (Lowenthal, 1986c, 1990 ; Lowenthal et Saerens, 1987 ; Mauro, communication personnelle), or ce n'est pas le cas dans la présente recherche.

1. L'hypothèse 1 n'est pas confirmée (mais elle est appliquée ici à une population saine) : les résultats indiquent que les représentations concrètes de systèmes formels n'influencent pas les compétences verbales telles que reflétées dans le WISC-III (pour le QI verbal).
2. L'hypothèse 2 n'est pas confirmée : les R.C.S.F. ne semblent pas faire évoluer les compétences en lecture traduites dans la batterie de lecture d'Inizan, contrairement aux résultats de Lowenthal (1986c).
3. L'hypothèse 3 n'est pas non plus confirmée : les R.C.S.F. ne favorisent pas la structuration spatiale observée au travers de la copie de la figure de Rey. Par contre, la méthode « synthétique » semble elle influencer cette épreuve.
4. L'hypothèse 4 n'est pas confirmée par les résultats : les R.C.S.F. ne développent pas la latéralité telle que mesurée dans le Reversal Test.
5. L'hypothèse 5 n'est pas confirmée : il n'y a pas d'évolutions significatives de la part des groupes expérimentaux dans leur perception du schéma corporel (test du Bonhomme).

Les résultats indiquent néanmoins une amélioration significative particulièrement intéressante : le résultat aux cubes du groupe « labyrinthes dynamiques » comparé au groupe contrôle.

Il est possible d'expliquer cette observation en prenant en considération les qualités intrinsèques du sous-test. En effet, l'une des compétences cognitives impliquées lors de la résolution du sous-test « cubes » a une importance particulière : l'organisation visuospatiale appliquée à des formes abstraites. La structuration visuelle de l'espace, nécessaire lors de la construction du circuit, est certainement fortement mise en jeu. Sans doute cela explique-t-il ce résultat.

Concernant l'influence de la méthode de lecture sur le développement cognitif des enfants, une amélioration des compétences pour le sous-test « cubes » est observée chez ceux ayant été confrontés à la méthode de lecture « synthétique ». Il semble que le fait d'apprendre à lire de cette manière favorise également l'apprentissage d'une structuration de l'espace ou encore une évolution de la latéralité. Ce résultat confirme l'hypothèse selon laquelle les méthodes de lecture influencent spécifiquement le développement cognitif, mais également l'hypothèse d'un développement cognitif similaire lorsque des sujets sont entraînés aux labyrinthes dynamiques et lorsqu'ils sont soumis à une méthode synthétique. Rappelons que Lowenthal (1986c) n'avait pu mettre en évidence une incidence du matériel dans une classe où l'émission et la validation d'hypothèses étaient impliquées systématiquement.

Après analyse de l'ensemble de ces données, il n'est pas possible de corroborer les conclusions obtenues lors des études antérieures. Toutefois, un certain nombre de paramètres expérimentaux peuvent expliquer partiellement l'absence de résultats.

Ainsi, lors des précédentes expériences sur ces dispositifs, les sujets travaillaient en groupe ou par dyade. Or, nous avons privilégié dans cette étude une manipulation individuelle. Peut-être les interactions initiées par ce type d'approche sont-elles un facteur crucial dans l'utilisation optimale des labyrinthes dynamiques ou de la mosaïque.

Il semble également que l'âge d'apprentissage de la lecture lors de l'expérience de Lowenthal (1986c) - six ans - ne corresponde plus à ce qui est préconisé aujourd'hui. En effet, actuellement les enfants sont censés être capables de lire en fin de deuxième année d'apprentissage. Ainsi, selon les critères d'Inizan, 17% des enfants rencontrés dans cette étude étaient lecteurs, contre 61% dans l'expérience de Lowenthal (1986c). Il serait donc possible que les labyrinthes dynamiques offrent un soutien optimal à un moment précis dans le processus d'acquisition de la lecture et que l'intervention s'est déroulée trop précocement pour le système pédagogique actuel. Le soutien des mécanismes de perception de régularités pourrait n'être que partiellement bénéfique selon le style d'apprentissage, mais nous y reviendrons.

Quant à la mosaïque, les résultats observés par Lowenthal (1990) ont été obtenus auprès d'enfants de 6-7 ans alors qu'ils avaient manipulé ce dispositif l'année précédente. Or, le post-test de cette étude a été réalisé durant les derniers mois de la première année du fondamental. Peut-être l'effet de l'intervention, basée sur la manipulation de ce matériel implique-t-il une certaine phase de maturation, de latence, avant de pleinement influencer les compétences verbales.

Une hypothèse alternative serait que la manipulation des dispositifs n'est pertinente que pour une partie de l'échantillon et non pour sa totalité, hypothèse testée dans la suite de ce travail, et qui va nous apporter des éléments de réponse.

XI.4.2. Résultats selon le niveau initial des enfants

Pieters (1999) a observé une amélioration significative des compétences de lecture chez les lecteurs débutants, lorsque ceux-ci manipulent et exploitent les labyrinthes dynamiques. Il semblerait que selon leur habileté en lecture, les enfants sont plus ou moins réceptifs aux apports des dispositifs non verbaux.

Afin de valider cette observation, deux sections ont été formées au sein des trois groupes (labyrinthes dynamiques, mosaïque et groupe contrôle). Chaque groupe a été scindé en deux : ceux ayant obtenu les moins bons résultats à la batterie prédictive d'Inizan (section 1) et ceux ayant obtenu les meilleurs résultats (section 2). La partition était effectuée en fonction de l'effectif (e.g. si le groupe « labyrinthes dynamiques » de la classe 1 avait un effectif de 6, les 3 premiers étaient intégrés à la section 2, les autres à la section 1). Cette technique avait pour but de ne pas réunir un nombre trop important d'élèves d'une même classe dans la même section, ce qui aurait pu arriver si nous avions listé et regroupé l'ensemble des élèves uniquement sur base de leurs résultats. L'équivalence des deux sections au sein des classes a été ainsi respectée. Nous avons ensuite observé les tendances spécifiques pour chacune de ces sections.

Les résultats sont présentés en trois étapes : ceux des enfants de la section 1 sont discutés en premier lieu, suivent les résultats des enfants de la section 2. Une discussion de synthèse reprenant l'ensemble de ces observations termine cette partie.

XI.4.2.1. Résultats des enfants ayant eu les moins bons scores à la batterie prédictive d'Inizan (section 1)

Seuls les résultats significatifs et les tendances importantes observés lors de l'analyse statistique sont développés ci-dessous (voir annexes 8 et 9).

Arithmétique

Le premier résultat concerne l'influence de la variable « Groupe » sur le sous-test relatif aux mathématiques ($F = 3,112$; $\alpha = .057$) (voir tableau IX).

	F	α
Groupe	3,112	0,057
Méthode de lecture	0,676	0,515
Groupe*Méthode de lecture	1,191	0,333

Tableau IX : Résultats au sous-test « Arithmétique » pour la section 1

L'analyse des différences intergroupes (voir tableau X) met en évidence une distinction significative entre le groupe « mosaïque » et le groupe « labyrinthes dynamiques » ($t = 2.171$; $\alpha = .039$). Les élèves ayant manipulé ces derniers ont une moyenne des gains à ce sous-test significativement supérieure à celle des élèves ayant manipulé la mosaïque. Il n'y a pas de différence entre le groupe contrôle et les groupes expérimentaux.

Groupe	Moyenne	Ecart-type
labyrinthes dynamiques	3.86	3.98
Mosaïque	.86	3.30
Contrôle	2.73	3.83

Tableau X : Moyennes et écarts-types des gains des enfants de la section 1 au sous-test « arithmétique » pour la variable « Groupe »

Discussion des résultats obtenus pour la section 1

Les résultats indiquent un apport des labyrinthes dynamiques sur le plan de l'arithmétique chez des enfants ayant eu des difficultés en lecture lors du prétest. Sans doute le support apporté par le matériel est-il venu en soutien de l'enseignement traditionnel, en favorisant une approche plus ludique des nombres (utilisés dans le cadre de l'exploitation de ce dispositif). Certaines notions de base sont notamment abordées et fixées, comme la parité ou les relations de bases (addition, soustraction). Ce résultat est à mettre en parallèle avec ceux observés par Cordier et Lowenthal (1973) et Cordier, Lowenthal et Héreau (1975). Ces auteurs avaient utilisé des approches mathématiques spécifiques (graphes fléchés, diagrammes de Venn) pour permettre à des enfants caractériels d'aborder le domaine numérique de manière différente et avaient constaté une évolution de leur échantillon. Or l'exploitation de circuits de labyrinthes dynamiques met également en œuvre l'utilisation de certaines de ces techniques. Peut-être le fait d'avoir pu aborder l'arithmétique de manière différente a-t-il permis à certains des enfants rencontrés d'évoluer positivement, comparés à ceux ayant manipulé la mosaïque.

XI.4.2.2. Résultats des enfants ayant eu les meilleurs scores à la batterie prédictive d'Inizan (section 2)

Les résultats obtenus par les enfants ayant eu les meilleurs scores à la batterie d'Inizan ont également été observés, afin de déterminer si l'utilisation des dispositifs par cette population avait ou non permis une évolution de leurs compétences cognitives (voir annexes 10 et 11).

Chaque sous-test a été analysé séparément en tenant compte d'interactions éventuelles. Seuls les résultats significatifs ou exprimant une forte tendance ont été repris ci-dessous.

Arithmétique

La méthode de lecture a un effet sur la moyenne des résultats obtenus par les élèves des différents groupes au sous-test arithmétique (voir tableau XI).

	F	α
Groupe	1,669	0,203
Méthode de lecture	3,299	0,049
Groupe*Méthode de lecture	1,106	0,369

Tableau XI : Résultats au sous-test « arithmétique » pour la section 2

Les enfants qui ont particulièrement évolué sont ceux ayant suivi une méthode « globale » (voir tableau XII). Leurs gains sont significativement plus élevés que ceux du groupe ayant suivi une méthode « mixte » ($t = 2.449$; $\alpha = .020$). Les autres comparaisons sont non significatives.

Méthode	Moyenne	Ecart-type
Synthétique	2.67	3.20
Globale	3.24	1.71
Mixte	.83	3.68

Tableau XII : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « arithmétique » pour la variable « Méthode de lecture » de la section 2

Cubes

Les effets observés à ce sous-test viennent confirmer les tendances déjà rencontrées pour l'échantillon global et les enfants de la section 1, à savoir une forte influence des deux variables « Groupe » ($F = 4.619$; $\alpha = .017$) et « Méthode de lecture » ($F = 4.787$; $\alpha = .015$) ainsi que, dans une moindre mesure, l'apparition d'une interaction entre celles-ci ($F = 2.189$; $\alpha = .090$) (voir tableau XIII).

	F	α
Groupe	4,619	0,017
Méthode de lecture	4,787	0,015
Groupe*Méthode de lecture	2,189	0,090

Tableau XIII : Résultats au sous-test « cubes » pour la section 2

Concernant les évolutions des groupes (voir tableau XIV), les enfants ayant manipulé les labyrinthes dynamiques ont des gains significativement supérieurs à ceux du groupe contrôle ($t = 2.449$; $\alpha = .020$). Quant à ceux qui ont manipulé la mosaïque, une certaine amélioration est constatée mais non significative ($t = 1.654$; $\alpha = .106$) alors que la comparaison entre les deux matériels ne met pas en évidence un quelconque effet ($t = .508$; $\alpha = .615$).

Groupe	Moyenne	Ecart-type
labyrinthes dynamiques	2.33	3.75
mosaïque	1.64	3.54
contrôle	-.33	2.79

Tableau XIV : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « cubes » pour la variable « Groupe » de la section 2

Les résultats relatifs à la variable « Méthode de lecture » montrent que les enfants ayant suivi la méthode dite « mixte » ont moins évolué (mixte vs. synthétique : $t = -2.086$; $\alpha = .047$; mixte vs. globale : $t = -1.929$; $\alpha = .062$) à ce sous-test que les enfants des autres groupes (voir tableau XV), particulièrement ceux qui ont suivi une méthode d'enseignement de type « Synthétique ».

Groupe	Moyenne	Ecart-type
Synthétique	3.00	5.29
Globale	1.65	2.85
Mixte	-.11	2.54

Tableau XV : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « cubes » pour la variable « Méthode de lecture » de la section 2

Batterie de lecture

Les résultats indiquent une influence de la variable « Groupe » ($F = 2.880$; $\alpha = .070$) (voir tableau XVI).

	F	α
Groupe	2,880	0,070
Méthode de lecture	0,913	0,411
Groupe*Méthode de lecture	0,236	0,916

Tableau XVI : Résultats au sous-test « batterie de lecture » pour la section 2

Une étude plus approfondie montre que l'exploitation des outils choisis n'est pas indiquée pour les enfants ayant eu de bons résultats aux prétests (voir tableau XVII). En effet, quelle que soit la moyenne considérée, celle des labyrinthes dynamiques ($t = -2.077$; $\alpha = .047$) ou de la mosaïque ($t = -3.366$; $\alpha = .002$), elle est significativement inférieure à la moyenne des résultats des enfants du groupe contrôle.

Groupe	Moyenne	Écart-type
labyrinthes dynamiques	18.20	8.49
mosaïque	16.00	5.79
contrôle	24.13	7.10

Tableau XVII : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « batterie de lecture » pour la variable « Groupe » de la section 2

Discussion des résultats obtenus pour la section 2

Nous constatons que la section 2 ne suit pas les mêmes tendances que la section 1. La méthode synthétique vient toujours en soutien d'exercices d'organisation visuospatiale comme les cubes (résultats par ailleurs observés dans l'ensemble de la population). Cette méthode semble permettre une approche beaucoup plus analytique des éléments composant la forme générique, approche particulièrement pertinente dans la résolution de cette épreuve.

Mais pour les enfants composant la section 2, la méthode globale a une influence positive, notamment pour les résultats en arithmétique et, dans une moindre mesure, pour les cubes. Cette évolution des gains en arithmétique amène à poser une nouvelle hypothèse : la méthode globale favorise le développement de la faculté de raisonner déductivement. En effet, le sous-test arithmétique met en jeu cette compétence : l'enfant entend un énoncé présentant une règle (addition, soustraction,...) qu'il doit ensuite appliquer au problème. Si plusieurs observations viennent étayer cette hypothèse, il est nécessaire de vérifier ultérieurement sa pertinence.

Concernant l'influence du matériel, une amélioration des compétences aux cubes est observée chez les enfants ayant manipulé les labyrinthes dynamiques, conformément aux résultats globaux. Sans doute les labyrinthes dynamiques et la méthode synthétique soutiennent-ils le développement cognitif d'une façon similaire, ce qui expliquerait les tendances générales semblables observées statistiquement pour ces deux variables.

Le résultat relatif à la batterie de lecture est particulièrement intéressant : les groupes expérimentaux ont une compétence moindre en lecture que le groupe contrôle. Ce résultat peut être interprété de manière similaire à ce que Pieters (1999) avait affirmé. Cet auteur avait observé une amélioration des compétences en lecture chez les enfants faibles lorsqu'ils manipulaient des labyrinthes dynamiques. Le résultat rencontré va dans ce sens, les labyrinthes dynamiques pourraient soutenir l'apprentissage de la lecture uniquement chez les enfants éprouvant des difficultés à ce niveau. Notamment, nous fondant sur l'idée que l'organisation visuospatiale est une sous-composante de la lecture (Charpentier, 1992), nous pensons que les labyrinthes dynamiques ont permis de développer ce niveau inférieur, préparant la lecture. Rappelons que peu d'enfants testés savaient lire selon les termes d'Inizan. Nous pouvons donc émettre les hypothèses que, ayant testé plus tôt que Lowenthal (1986c) les enfants, nous avons mis en évidence un développement intermédiaire lors de la phase d'apprentissage de la lecture, et que nous pouvons agir à ce niveau.

Par contre, les élèves ayant déjà une certaine capacité de lecture ne profiteraient pas des dispositifs pour apprendre à lire mais au contraire, seraient déçus.

D'ailleurs, afin de corroborer cette hypothèse, nous avons repris les résultats de Lowenthal (1986c) et procédé à des analyses complémentaires. Après avoir classé son échantillon selon les résultats des enfants à la Batterie prédictive d'Inizan de la même manière que pour la présente étude (voir p.215), nous avons vérifié lesquels d'entre eux avaient réellement évolué dans leur compétence de lecture grâce à la manipulation et à l'exploitation des labyrinthes dynamiques.

Après nous être assuré que les groupes formés restaient équivalents suite à la classification (section 1 pour les enfants ayant eu les moins bons résultats à la batterie prédictive, section 2 pour ceux ayant eu les meilleurs résultats), nous avons observé l'influence des labyrinthes dynamiques sur les deux sections. Si effectivement l'influence des labyrinthes dynamiques est réelle lors de l'analyse de l'échantillon global ($F= 4.903$; $\alpha = .032$), nous constatons que seuls les enfants de la section 1 ont significativement progressé dans l'apprentissage de la lecture tel qu'il

est traduit dans la batterie de lecture d'Inizan ($F = 4.691$; $\alpha = .043$). Les enfants de la section 2 n'ont quant à eux pas évolué de manière significative ($F = 2.191$; $\alpha = .154$).

Les résultats des différentes études portant sur l'influence des labyrinthes dynamiques tendent donc à vérifier l'idée que seuls les enfants ayant de moins grandes compétences en lecture peuvent réellement profiter de la manipulation de ce dispositif (pour l'apprentissage de la lecture). Ceci indiquerait une utilisation fondée plus particulièrement sur un objectif de remédiation que d'apprentissage.

XI.5. Discussion générale

Le but de cette expérience était la mise en évidence des compétences cognitives développées par la manipulation et l'exploitation de deux représentations concrètes de systèmes formels : les labyrinthes dynamiques et la mosaïque. Cette analyse a été croisée avec une étude de l'influence des méthodes de lecture. De ce fait, il est possible de vérifier la portée des résultats déjà obtenus dans le domaine et de déterminer les apports respectifs de chacune des variables sur le développement cognitif.

L'analyse qui découle de cette expérience montre plusieurs résultats, qui permettent de délimiter avec une relative précision les influences des diverses modalités considérées. Concernant les dispositifs étudiés (Lefebvre, 2002a) :

1. Les labyrinthes dynamiques et la mosaïque ne semblent pas développer les mêmes ressources cognitives. Ainsi, de manière plus générale, les représentations concrètes de systèmes formels n'influencent pas le développement cognitif de façon similaire.
2. Les résultats ne permettent pas de confirmer l'influence des labyrinthes dynamiques sur le développement de la lecture.
3. La mosaïque n'a pas d'effet sur le développement du langage verbal.

4. Les labyrinthes dynamiques influencent l'organisation visuospatiale de formes abstraites. Aucune influence de la mosaïque sur les compétences cognitives n'est observée.
5. Les labyrinthes dynamiques soutiennent l'acquisition de certaines compétences mathématiques chez les sujets ayant eu les moins bons résultats à la batterie prédictive d'Inizan.

Concernant l'influence des méthodes de lecture (Lefebvre, 2003b) :

1. Les méthodes de lecture ne développent pas les mêmes compétences cognitives.
2. La méthode « synthétique » semble avoir une influence similaire à celle des labyrinthes dynamiques, à savoir développer l'organisation visuospatiale de formes abstraites.
3. La méthode « globale » semble intervenir partiellement dans le développement du raisonnement déductif.
4. Il n'y a pas d'apports significatifs concernant la méthode « mixte ».

XI.5.1. Les labyrinthes dynamiques

Les labyrinthes dynamiques paraissent particulièrement indiqués pour un certain type de population. Ils semblent en effet développer de manière importante l'organisation visuospatiale, particulièrement chez les enfants ayant de faibles compétences en lecture au départ. De plus, tout un aspect sur le développement de la mathématique et de l'arithmétique est également à considérer (Lefebvre, 2003a).

Le développement des habiletés numériques est relativement complexe. L'hypothèse de mettre en évidence une évolution parallèle d'habiletés cognitives dites de bas niveau au travers de l'analyse de certaines compétences, et ainsi d'inférer les fondements de la compétence en arithmétique, avait été émise. Cela n'a toutefois pas été possible. Peut-être est-ce dû au fait que les prérequis à l'acquisition du nombre, tels que les oppositions, le rythme, le classement, la sériation ou la correspondance terme à terme, compétences qui ont néanmoins pu être développées

grâce aux dispositifs, n'ont pas été investiguées. Il serait intéressant lors d'études futures de vérifier s'il y a effectivement évolution des ces prérequis lorsque les sujets manipulent les labyrinthes dynamiques et de cerner lesquels évoluent effectivement : l'ensemble de ceux-ci ou seulement certains d'entre eux.

Les labyrinthes dynamiques peuvent toutefois, et notre expérience le confirme, favoriser l'acquisition des opérations mathématiques chez les enfants ayant eu les moins bons résultats à la batterie prédictive d'Inizan. Il est utile de rappeler que la différence principale apparaît entre les enfants ayant manipulé les labyrinthes dynamiques et ceux ayant utilisé la mosaïque, mais qu'une tendance est présente également entre le groupe « labyrinthes dynamiques » et le groupe « contrôle ».

Il semble dès lors pertinent d'élaborer une méthodologie plus adéquate en rapport avec la population considérée, à savoir les enfants âgés de 6-7 ans, notamment dans le cadre des phases d'exploitation, souvent complexes pour les enfants ayant des problèmes en arithmétique. Une approche plus adaptée en fonction des caractéristiques propres au dispositif permettrait certainement de catalyser les potentialités des enfants et d'accroître les apports de ce matériel. Il paraît notamment pertinent de réfléchir à la manière d'aborder le concept de nombre à l'aide de ce dispositif, ce qui serait alors particulièrement intéressant pour la population rencontrée.

Concernant l'importance de la perception de régularités, il semble qu'il faille attendre un âge plus avancé pour le vérifier, ou à tout le moins un stade plus avancé dans l'acquisition de la lecture. Des études complémentaires, sur des sujets maîtrisant le langage seraient pertinentes dans ce cadre.

XI.5.2. La mosaïque

Cette expérience n'a pas mis en évidence l'influence de ce matériel sur les compétences cognitives analysées, quelle que soit la population considérée (Lefebvre, 2001b). Certaines tendances semblent apparaître sur le plan statistique, sans pour autant permettre d'affirmer un quelconque effet de la mosaïque.

Il est intéressant toutefois de constater que le principal résultat expérimental obtenu à partir de ce matériel (Lowenthal, 1990) fait état d'un accroissement des capacités verbales chez des enfants de deuxième année du fondamental ayant manipulé la mosaïque l'année précédente. Or, le post-test s'est effectué fin de la première année, il n'est donc pas possible de confirmer ou d'infirmer ce résultat. Il se peut qu'une période de maturation soit nécessaire entre la manipulation de la mosaïque et l'apparition de résultats liée à l'évolution de la compétence verbale.

De plus, nous nous questionnons sur la difficulté de transférer les acquis réalisés lors de la manipulation de ce dispositif aux sous-tests proposés. Les labyrinthes dynamiques offrent un support arithmétique qui a favorisé le développement de la compétence mathématique chez certains des sujets. Un transfert s'est réalisé, aisément compréhensible comme nous l'avons expliqué. Or, la mosaïque n'offre pas de telles opportunités, les problèmes présentés ne permettant aucune comparaison directe avec des connaissances antérieures du sujet. Bastien-Toniazzo (1997) insiste notamment sur la « contextualisation des connaissances », à savoir, l'importance de la mise en contexte d'un savoir dans le cadre de son apprentissage. C'est pourquoi nous préconiserions maintenant la mise au point d'exercices offrant une plus grande facilité de transfert et ce, par un accroissement de la « transparence » de la relation entre acquis cognitifs et compétences utilisées. Nous soutenons l'idée que les représentations concrètes de systèmes formels doivent être dégagées autant que possible de tout arrière-plan affectif. Toutefois, concernant l'arrière-plan cognitif, nous pensons que certaines compétences cognitives doivent être acquises, du moins partiellement, préalablement à l'exploitation individuelle des dispositifs (tels les fondements de l'addition pour les labyrinthes dynamiques).

Une deuxième hypothèse est que certaines notions abordées, comme la récursion ou l'infini, malgré leur intérêt indéniable, ne sont peut-être pas adaptées lorsqu'elles sont présentées de manière abstraite, l'enfant ne percevant pas le concept. Sans doute faudrait-il reconsidérer la formulation de celles-ci afin de les intégrer dans un contexte plus général.

Enfin, nous constatons une distinction importante entre les labyrinthes dynamiques et la mosaïque : la « force » des contraintes techniques. Elles sont très présentes pour le premier dispositif, l'utilisateur n'a que peu de libertés quant à l'utilisation des différentes pièces et la manière de les placer. Elles sont en rapport direct avec des caractéristiques inhérentes au matériel, l'expérimentateur n'a pas à imposer une règle. Or, dans le cas de la mosaïque, les contraintes sont plus faibles. Ainsi, la seule contrainte réellement inhérente au matériel est la manière d'insérer la pièce colorée dans la planche. Les autres (e.g. division de la planche en trois zones, placement des pièces, séparations entre les éléments composant la procédure) doivent être exposées par l'expérimentateur, rendant les contraintes non « naturelles ». Sans doute cette variable, non encore étudiée, peut elle être un facteur non négligeable dans l'impact des dispositifs sur le développement cognitif des utilisateurs.

Il sera par conséquent important à l'avenir de redéfinir les représentations concrètes de systèmes formels, principalement en accentuant l'importance des capacités **inhérentes**, car il semble que les **contraintes techniques fortes, issues du matériel lui-même**, soient un facteur très important dans l'impact des dispositifs sur les compétences cognitives.

XI.5.3. Les méthodes de lecture

Au travers de cette étude, il semble que l'influence de la méthode de lecture sur les compétences cognitives est réelle (Lefebvre, 2003b, 2003c). Toutefois, il n'a pas été possible de mettre en évidence d'influence significative en faveur de l'une ou de l'autre des méthodes sur l'apprentissage de la lecture en tant que telle. Sans doute une étude sur plusieurs années reste-t-elle nécessaire pour répondre à ce genre de questionnement.

De manière très lapidaire, il semble que la méthode « synthétique » permette une amélioration des capacités à organiser le champ perceptif, effet semblable à celui produit par les labyrinthes dynamiques. Toutefois, ces résultats restent sujets à caution, notamment en raison des différences entre les effectifs de chacun des groupes. Nous insistons donc sur la nécessité d'études ultérieures qui viendraient corroborer les observations déjà réalisées pour ce qui est des relations entre méthodes de lecture et compétences cognitives. Nous considérons les résultats de cette étude comme des indicateurs pour d'éventuelles recherches futures mais sommes conscients des limites de ceux-ci.

XI.6. Conclusions

Cette recherche montre que les deux dispositifs étudiés n'ont pas la même influence sur le développement cognitif. En fait, certaines caractéristiques propres à chacun permettent des évolutions particulières, ce qui amène à remettre en question la pertinence de la définition actuelle des outils non verbaux, peut-être fort généraliste. Il apparaît en effet que l'impact des contraintes techniques inhérentes au matériel est fondamental et que nuancer cette définition serait adéquat. La mosaïque n'ayant pas montré de résultats pertinents, nous nous concentrerons uniquement sur les labyrinthes dynamiques lors des expériences subséquentes.

La question de l'évolution du langage lors de la manipulation de R.C.S.F. reste ouverte. Selon nous, l'intérêt de cet outil réside dans le soutien qu'il apporte à l'élaboration, le testing et la validation d'hypothèses, ce qui le rapproche de la méthode « synthétique ». Comme dit précédemment, dans un cadre développemental, l'outil semble plus indiqué pour des enfants ayant au départ des faiblesses lors de l'apprentissage.

Concernant l'hypothèse de l'influence des régularités dans la lecture, une autre expérience, avec cette fois une population ayant acquis cette compétence, s'impose. Elle devrait notamment permettre de déterminer si une fonction déjà installée peut être développée. L'acquisition préalable des bases de l'activité de

lecture, ou en tout cas une certaine maturité cognitive, est peut-être nécessaire pour pouvoir ensuite pleinement profiter de cette formation. Il s'agirait alors d'un apprentissage où s'influencent mutuellement les compétences en lecture et la perception de régularités (et se développe dès lors le langage). Nous pensons en effet que la façon « traditionnelle » de proposer les labyrinthes à de jeunes enfants favorise la partie « construction » du circuit, plus ludique et plus simple, mais que la partie « exploitation » n'est pas pleinement utilisée. Actuellement, la manière de proposer les exercices permet de travailler sur des opérations simples, mais l'élaboration de règles générales, plus spécialement fondées sur les régularités, n'est pas accessible aux enfants rencontrés.

Nous pensons que le fait que la partie « construction » soit pleinement exploitée permet de comprendre l'origine de l'évolution au niveau visuospatial. C'est en effet principalement à ce stade de l'entraînement que le sujet est amené à structurer visuellement son environnement et à développer sa latéralité.

Nous postulons donc que chaque étape dans le travail effectué avec des labyrinthes dynamiques développe une compétence cognitive différente. Si la phase « construction » semble plus entraîner les aspects visuospatiaux, la phase « exploitation » serait plus en lien avec le développement de la perception de régularités, aspects capables d'expliquer d'éventuelles évolutions dans certaines compétences langagières.

Nous pensons dès lors qu'une population plus âgée, plus avancée dans son développement cognitif, pourrait plus certainement profiter de cette seconde partie, c'est ce que nous tenterons d'observer dans la suite de ce travail. Ceci permettra parallèlement de tester l'hypothèse relative aux développements distincts issus des deux phases composant les exercices de labyrinthes dynamiques.

Chapitre XII : Elaboration des items du paradigme de recherche IRMf

XII.1. Introduction

Les résultats obtenus lors de la recherche comparative entre les labyrinthes dynamiques et la mosaïque, et l'expérience principale concernant les labyrinthes dynamiques de Lowenthal (1986c), ont permis de mettre en évidence deux informations majeures : une influence possible des labyrinthes sur la lecture et sur l'organisation visuospatiale.

Nous avons décidé de tester, de comprendre l'évolution de ces deux compétences cognitives qui semblent développées, ou du moins influencées, auprès de différentes populations.

Dès lors, il importe dans le cadre de cette recherche de comprendre avec précision les évolutions neurologiques sous-tendues par l'entraînement à la perception de régularités. Si divers outils d'imagerie sont aujourd'hui à disposition, il semble pertinent de procéder à des analyses à l'aide de la résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Cette méthode est actuellement la plus à même de définir la position et les localisations des substrats neuronaux supportant les fonctions cognitives. Ni la magnétoencéphalographie (MEG) ou l'électroencéphalogramme (EEG) dont les résolutions spatiales restent faibles, ni la tomographie par émissions de positons (PET-Scan) qui nécessite l'injection d'un produit radioactif alors que plusieurs séances d'imagerie sont nécessaires, ne semblent convenir aussi bien.

L'étape préalable au testing IRMf a été la création du paradigme expérimental soumis aux sujets lors des sessions IRMf. Le service de résonance magnétique de l'hôpital Erasme (Bruxelles), où s'est déroulée la partie imagerie des expériences, ne disposait pas d'un paradigme adéquat, l'élaboration de celui-ci a donc été envisagée.

L'activité de lecture étant fort complexe, trois niveaux ont été investigués :

- une activité de vision de formes sans sens, afin d'activer les zones visuelles, aussi impliquées dans la lecture ;
- une activité de lecture de pseudomots, qui permet une production langagière sans implication sémantique ;
- une activité de génération de verbes, qui permet une situation de production, mais également de compréhension du langage.

L'évolution de l'organisation visuospatiale s'est traduite chez les sujets testés par un accroissement significatif au résultat à l'item des « cubes » de l'échelle d'intelligence de Wechsler (WISC-III ; voir chapitre XI), nous avons donc décidé de créer une tâche similaire sur ordinateur.

L'analyse des résultats sera réalisée à l'aide d'une méthode soustractive. Ceci est grandement dû à la simplicité de cette méthode lorsqu'il s'agit de recherches à caractère exploratoire. Elle est de plus largement validée dans la littérature traditionnelle relative à l'imagerie.

XII.2. Création des items

XII.2.1. Les formes visuelles abstraites

Afin de composer une tâche de repos sous IRMf, il est communément admis aujourd'hui qu'une simple demande « *de ne rien faire* » au sujet est insuffisante, le sujet ne pouvant s'empêcher de penser. Une tâche contrôle doit donc impliquer une certaine activité.

Les deux principales compétences cognitives investiguées dans notre étude étant la lecture et l'organisation visuospatiale, il est rapidement apparu qu'une tâche de vision simple, sans impliquer de fonctions cognitives dites supérieures, pourrait utilement composer la tâche contrôle.

Dès lors, pour que les mécanismes perceptifs de l'individu soient les plus proches possibles de ceux activés dans le cadre de la lecture, nous avons décidé de présenter des stimuli horizontalement. De plus, nous avons vérifié que l'input visuel global des stimuli soit de taille équivalente à la forme des mots présentés dans les autres tâches, afin de ne pas suractiver les zones visuelles lors de cette épreuve (voir figure 15).



Figure 15 : Exemple de stimuli visuels (tâche contrôle)

XII.2.2. Les pseudomots

Afin d'investiguer la production langagière, nous avons eu recours aux pseudomots. Ceux-ci présentent l'avantage de ne pas avoir de représentation sémantique, et donc de ne pas activer le lexique mental chez l'individu.

Les pseudomots proposés, de longueur diverse mais corrélée au nombre de lettres composant les mots générateurs de verbes, présentent tous la forme consonne-voyelle-consonne-voyelle. Le but est qu'ils soient lus très facilement, et que la correspondance graphème-phonème soit la plus transparente possible.

Exemples : PATIBU – JOLIDA ...

XII.2.3. Les mots générateurs de verbes

La troisième tâche qui investigate la lecture est la génération de verbes. Elle vise à identifier les processus d'accès au sens, notamment lorsqu'elle est comparée à la tâche de pseudomots. En effet, pour générer un verbe en lien avec un mot, il est nécessaire de comprendre préalablement ce mot. Cette tâche a déjà été bien étudiée dans la littérature, et montre un degré d'activation et de latéralité tout à fait intéressant (Lehericy et al., 2000).

Le choix des items dans ce genre d'activité est complexe. Nous avons relevé trois contraintes principales :

- le paradigme IRMf nécessite que le stimulus soit présenté trois secondes, sous peine d'impliquer des délais trop importants. Il faut donc des mots qui permettent une génération de verbes aisée, d'autant plus que le paradigme élaboré a pour finalité d'être présenté également à des enfants ou à des patients cérébrolésés qui ont perdu une partie de leurs compétences langagières ;
- la fréquence des mots est fort importante, les mots fréquents étant lus plus facilement que les mots peu fréquents, ce qui implique des activations cérébrales distinctes (Etard et Tzourio-Mazoyer, 2003) ;
- enfin, Thompson-Schill et al. (1997) ont montré que dans ce genre de tâche, le fait qu'un mot amène à la conscience un ou plusieurs verbes va modifier considérablement l'activation cérébrale : plus un mot amène une génération importante de verbes, plus la zone de Broca est activée. Ceci peut avoir une influence forte pour certains types de sujets. Ainsi des patients présentant une lésion du gyrus frontal inférieur gauche feront plus d'erreurs de génération pour des épreuves de sélection haute (i.e. où le choix de verbes est important) que pour les mots de sélection faible (Thompson-Schill et al., 1998).

L'ensemble de ces contraintes a nécessité une élaboration rigoureuse de la liste de mots présentée.

La première étape a été de définir 80 mots simples, relativement fréquents et connus des populations jeunes. Ils sont repris dans le tableau XVIII.

1. Table	2. Brosse	3. Photo	4. Chaise
5. Verre	6. Porte	7. Chien	8. Fromage
9. Crayon	10. Lessive	11. Cadeau	12. Larme
13. Four	14. Serrure	15. Micro	16. Brosse
17. Lit	18. Tente	19. Télé	20. Botte
21. Vélo	22. Corde	23. Fleur	24. Lèvre
25. Piscine	26. Vendeur	27. Bain	28. Pluie
29. Peigne	30. Placard	31. Pomme	32. Tartine
33. Cadeau	34. Marmite	35. Argent	36. Avion
37. Bâton	38. Cible	39. Lettre	40. Boule
41. Livre	42. Beurre	43. Pain	44. Ballon
45. Lampe	46. Maison	47. Ecole	48. Pomme
49. Couteau	50. Livre	51. Bouche	52. Chiffre
53. Poupée	54. Bébé	55. Nez	56. Chaise
57. Râteau	58. Eau	59. Banane	60. Voleur
61. Sucette	62. Café	63. Veste	64. Essuie
65. Cheval	66. Film	67. Réveil	68. Armoire
69. Panier	70. Auto	71. Crayon	72. Bateau
73. Savon	74. Soupe	75. Oiseau	76. Cheveu
77. Vache	78. Marteau	79. Chat	80. Pull

Tableau XVIII : Liste des 80 mots générateurs de verbes

Une pré-expérience, visant à définir les mots les plus à même de permettre à un enfant de générer un verbe, a ensuite eu lieu. Nous postulons que si de jeunes enfants âgés de 8 à 10 ans sont capables de résoudre ce genre de tâche, il en serait de même pour les adultes sains, ainsi que certaines personnes cérébrolésées.

47 enfants ($m = 8$; 6 mois) issus d'un milieu socioculturel caractéristique de la région de Mons ont été amenés à produire un verbe consécutivement à la présentation d'un mot. Ceux-ci étaient placés devant un ordinateur, la consigne étant de produire un verbe en lien avec le mot apparaissant à l'écran. Quatre items d'entraînement étaient proposés afin de s'assurer de la compréhension de l'exercice. Ensuite, les enfants, enregistrés par un dictaphone, voyaient défiler les quarante

premiers mots issus de la liste présentée ci-dessus à raison d'un mot toutes les trois secondes. Après une pause de trois minutes, les quarante items suivants étaient présentés au même rythme. Le tableau XIX indique les résultats. Les verbes présentés à droite des mots sont ceux qui ont été produits, ainsi que leur occurrence. La dernière colonne présente le ratio entre le nombre de fois que le verbe le plus produit pour un mot donné a été énoncé sur le nombre total de verbes produits pour ce mot (e.g. verre a été produit 29 fois, et a amené la génération du verbe « boire » 28 fois. Le ratio est donc de 28/29 soit 0.96).

Le premier critère de sélection a été que le mot amène la génération d'un verbe chez plus de la moitié des sujets (soit n supérieur ou égal à 24, voir colonne « *Nbr* »), ce qui nous a donné un corpus de 60 mots (les 60 premiers présentés dans le tableau XIX -au-dessus de la ligne pointillée- ; le ratio a été calculé uniquement pour ces derniers).

N = 47	Nbr	Verbes produits				Ratio
Verre	29	Boire 28	Mettre			0.96
Crayon	40	Dessiner 11	Tailler 3	Ecrire 25	Colorier	0.62
Four	33	Cuire 12 Enfermer	Chauffer 12 Cuisiner 2	Mettre 3 Allumer	Manger 2	0.36
Lit	40	Dormir 35	Lire 4	Se coucher		0.87
Vélo	42	Rouler 29 Aller	Pédaler 9	Faire	Monter 2	0.69
Piscine	43	Nager 38	Plonger 5			0.88
Peigne	32	Peigner 13	Coiffer 5	Brosser 13	Peindre	0.41
Cadeau	30	Offrir 15 Ouvrir 2 Emballer 2	Donner 3 Déballer Prendre	Recevoir 2 Déchirer Jouer	Découvrir Ouvrir	0.5
Livre	43	Lire 41	Ouvrir	Livrer		0.95
Lampe	37	Allumer 28	Eclairer 7	Mettre	Eteindre	0.76
Couteau	41	Couper 39	Mettre	Manger		0.95
Poupée	34	Jouer 34				1
Pelle	29	Creuser 22	Trouer Ramer	Bêcher 2 Déterrer	Jouer Faire	0.76
Sucette	37	Sucer 25	Manger 10	Lécher 2		0.68
Savon	41	Laver 30 Nettoyer 2	Savonner 5 S'essuyer	Acheter	Frotter 2	0.73
Brosse	41	Brosser 33 Nettoyer 2	Peigner Frotter	Laver 2 Balayer	Coiffer	0.8
Porte	37	Ouvrir 21	Fermer 8	Porter 7	Rentrer	0.57
Lessive	33	Lessiver 13	Laver 15	Nettoyer 5		0.45
Corde	28	Monter 13 Nouer Attacher	Tendre 2 Tirer 3 Tordre	Corder Sauter	Grimper 4 Tenir	0.46
Vendeur	30	Vendre 24	Acheter 4	Donner 2		0.8
Beurre	31	Beurrer 16 Etaler	Tartinier 5 Mettre	Manger 6	Cuire Couper	0.52
Eau	32	Boire 28	Avoir 2	Couler	Mouiller	0.87
Café	26	Boire 25	Faire			0.96
Film	35	Regarder 27	Visionner	Voir 2	Filmer 5	0.77

Auto	38	Collectionner Avancer	Rouler 21 Monter 2	Conduire 12	Aller	0.55
Soupe	38	Boire 28	Souper 4	Manger 5	Mélanger	0.74
Chien	29	Aboier 8 Promener 10 Tenir	Corrir Avoir Jouer 2	Tirer 3 Peigner	Caresser Déplacer	0.35
Poire	27	Manger 24	Cueillir	Couper 2		0.89
Micro	42	Chanter 25	Parler 16	Entendre		0.59
Télé	43	Regarder 39 Entendre	Visionner	Voir	Ecouter	0.91
Fleur	36	Sentir 17 Fleurir 4	Cueillir 7 Acheter	Renifler Offrir	Donner 3 Arracher Parfumer	0.47
Bain	37	Laver 25 Prendre	Baigner 7 Rincer	Faire	Mouiller Nettoyer	0.68
Pomme	40	Manger 36	Croquer 2	Découper	Cueillir	0.9
Argent	28	Payer 8 Gagner	Acheter 9 Dépenser 2	Avoir Vendre	Donner 4 Prendre 2	0.32
Lettre	35	Envoyer 14 Poster 4	Lire 7 Regarder	Ecrire 7 Donner	Mettre	0.4
Pain	44	Manger 40 Découper	Faire	Acheter	Couper	0.91
Ecole	34	Travailler 12 Apprendre 6	Aller 8 Ecrire	Jouer	Etudier 6	0.35
Bouche	27	Manger 11 Siffler	Parler 8 Boire	Ouvrir 3	Laver 2 Avaler	0.41
Nez	36	Respirer 9	Sentir 20	Moucher 4	Renifler 3	0.55
Banane	37	Manger 35	Couper	Cueillir		0.95
Veste	27	Mettre 13 Acheter	S'habiller 8	Retirer	Couvrir 4	0.48
Réveil	35	Réveiller 20 Entendre	Sonner 8	Se lever 5	Appuyer	0.57
Gomme	39	Gommer 23	Effacer 15	Couper		0.59
Menteur	24	Mentir 22	Voler	Etre		0.92
Marteau	41	Taper 28 Utiliser	Frapper 9 Donner	Enfoncer	Clouer	0.68
Chaise	38	S'asseoir 37	Déposer			0.97
Fromage	42	Manger 38	Acheter	Grignoter	Couper 2	0.9

Larme	33	Pleurer 31	Bercer	Etre		0.94
Radio	40	Ecouter 33 Enregistrer	Acheter	Allumer	Entendre 4	0.82
Botte	32	Mettre 19 Boiter	Marcher 6 Chausser	S'habiller 3 Prendre	Aller Enfiler	0.59
Tartine	40	Manger 27	Beurrer 4	Tartiner 9		0.67
Avion	39	Voler 27 Décoller Aller 3	Regarder Voyager Monter 2	Rouler Prendre	Partir Promener	0.69
Ballon	38	Jouer 23 Rebondir 2 Tomber	Voler Rouler 3 Prendre	Lancer 4 Taper	Dribbler Shooter	0.6
Feu	25	Cramer 2 Réchauffer 5	Brûler 6 Jouer	Allumer 4 Cuire	Chauffer 4 Eclairer 2	0.24
Cerise	39	Manger 34	Cueillir 2			0.87
Voleur	37	Voler 31 Regarder	Prendre 2 Dire	Avoir	Piquer	0.84
Essuie	34	Essuyer 33	Frotter			0.97
Photo	24	Photographier 16	Regarder Faire 5	Prendre	Voir	0.67
Bateau	39	Naviguer 23 Ramer 5	Flotter 6 Couler 3	Voguer	Monter	0.59
Pull	29	Réchauffer 2 Se vêtir	Mettre 17 Enfiler	Coudre Pendre	S'habiller 5 Couvrir	0.59
Table	19	Manger 14 Tabler	Dresser 2	Ecrire	Mettre	
Bâton	12	Lancer 2 Prendre Marcher	Taper 3 Frapper	Battre Casser	Dessiner Jouer	
Cheval	23	Monter 13	Galoper 7	Courir 2	Trotter	
Panier	19	Prendre 6 Promener 2	Cueillir 4 Acheter	Porter	Mettre 5	
Vache	7	Meugler	Traire 4	Manger	Ruminer	
Serrure	16	Ouvrir 9 Tourner	Fermer 4	Susurrer	Claquer	

Tente	20	Pique niquer Dormir 10	Monter 3 Cacher	Tenter S'abriter	Camper 2 Planter	
Placard	13	Ranger 6 Fermer	Mettre 3	Ouvrir 2	Aller	
Marmite	19	Cuire 9 Bouillir 2	Touiller 2 Chauffer 2	Cuisiner Mélanger	Manger Avoir	
Cible	23	Tirer 14	Viser 5	Cibler 3	Lancer	
Maison	23	Habiter 13 Construire 2 Fabriquer	Rentrer Dormir 2	Déménager Être	Peindre Rester	
Bébé	15	Nourrir Dormir Parler	Pleurer 7 Coucher	Changer Avoir	Jouer Langer	
Oiseau	23	Voler 14 Siffler	Chanter 5 Entendre	Prendre	Nicher	
Chat	16	Chasser 2 Sauter	Miauler 8	Prendre Marcher	Jouer 2 Griffer	
Lèvre	23	Parler 17 Câliner	S'essuyer Boire	Sentir	Manger 2	
Pluie	16	Pleuvoir 9	Tomber 4	Mouiller 2	Couler	
Boule	20	Jouer 6 Se mettre	Rouler 9	Prendre	Lancer 3	
Chiffre	21	Calculer 4 Ecrire 4	Regarder Lire 2	Compter 7 Chiffrer	Dire Apprendre	
Armoire	23	Ranger 13 Ouvrir	Prendre Fermer	Aller	Mettre 6	
Cheveu	20	Peigner 9 Coiffer	Brosser 7 Tirer	Se coiffer	Pousser	

Tableau XIX : Résultat de l'exercice de génération de verbes auprès d'enfants de 8-10 ans

Légende : Nbr : nombre de sujets ayant émis un verbe pour le mot considéré ; ratio : nombre de fois que le verbe le plus prononcé a été émis/nombre total de productions

Ces mots ont ensuite été introduits dans deux bases de fréquence : Frantext²⁶ et Corpaix²⁷ (voir tableau XX).

²⁶ Base élaborée par le centre d'Analyse et de Traitement informatique de la langue française de l'Université de Nancy (voir http://cid-cedille.ens-lsh.fr/article.php3?id_article=591 le 23/07/2002).

²⁷ Corpus oral de 1 million de mots, présentés par l'équipe DELIC d'Aix-en-Provence (Blanche-Beveniste, 2000).

Mots	Frantext (/1000000)	Corpaix (/1000000)	Mots	Frantext (/1000000)	Corpaix (/1000000)
1. Verre	115.29	53	31. Fleur	32.97	37
2. Crayon	15.55		32. Bain	26.87	
3. Four	18.52	36	33. Pomme	26.45	33
4. Lit	196.39	94	34. Argent	143.00	235
5. Vélo	13	12	35. Lettre	98.48	
6. Piscine	8.26	21	36. Pain	62.94	19
7. Peigne	6.84		37. Ecole	169.42	493
8. Cadeau	18.65	22	38. Bouche	150.68	27
9. Livre	144.29	235	39. Nez	95.94	
10. Lampe	42.61	13	40. Banane	2.45	
11. Couteau	26.94	14	41. Veste	27.68	15
12. Poupée	10.90	15	42. Réveil	16.94	14
13. Pelle	6.55		43. Gomme	6.81	
14. Sucette	0.71		44. menteur	4.39	
15. Savon	9.94	11	45. Marteau	10.26	
16. Brosse	11.35	12	46. Chaise	48.45	18
17. Porte	426.48	185	47. Fromage	12.52	16
18. Lessive	4.84		48. Larme	6.48	
19. Corde	22.10	14	49. Radio	50.42	75
20. Vendeur	4.00	35	50. Botte	5.55	
21. Beurre	24.48	26	51. Tartine	4.58	
22. Eau	339.10	14	52. Avion	34.71	22
23. Café	96.06	58	53. Ballon	17.42	27
24. Film	37.87	70	54. Feu	156.29	
25. Auto	27.06	14	55. Cerise	2.48	
26. Soupe	19.26		56. Voleur	8.39	
27. Chien	69.68	66	57. Essuie	7.13	
28. Poire	6.42		58. Photo	29.26	
29. Micro	9.94	16	59. Bateau	41.94	68
30. Télé	13.32	95	60. Pull	6.68	

Tableau XX : Fréquences des mots sélectionnés

Une valeur supérieure à 1 au Frantext est déjà l'indice d'un mot assez fréquent. Seul le mot « sucette » est inférieur à cette limite, et a donc été écarté. Concernant le Corpaix, nous n'avons pu relever une valeur pour tous les termes, nous n'y avons donc accordé qu'une importance relative, bien que validant pour l'ensemble les choix issus du Frantext.

Dans le cadre de cette recherche, il a été décidé de ne proposer que trente mots différents aux sujets (trois corpus de 10 mots). Nous avons donc sélectionné les 30 mots dont le ratio est le plus élevé, ceux-ci sont repris dans le tableau XX en gras. Le ratio le moins élevé des trente mots est celui du mot « avion », avec un ratio de .69.

Si dans la littérature, une activation plus importante de Broca est observée lorsque le choix d'un verbe est grand, nous avons postulé que cela rendrait l'exercice également plus complexe. Or, la contrainte des trois secondes ne permet pas de laisser une grande latitude aux hésitations que pourraient avoir les sujets. Les trente mots avec les plus grands ratios ont donc été retenus.

XII.2.4. Les cubes

Afin de tester l'organisation visuospatiale, nous avons élaboré un paradigme IRMf fondé sur l'item des « cubes » issu de l'échelle d'intelligence de Wechsler pour Adultes – 3^{ème} édition (WAIS-III). L'item consiste à reproduire à l'aide de cubes à faces blanches et/ou rouges un modèle présenté en deux dimensions, ou exécuté en trois dimensions devant le sujet.

Rozencwajg et Francequin (1999) constatent que les cubes évaluent une forme d'intelligence générale et de développement fortement saturée en facteur g. En tant qu'épreuve non verbale, elle est utile pour évaluer les capacités intellectuelles de sujets peu scolarisés. Elle est aussi saturée dans le facteur spatial et dans un facteur « d'intelligence pratique » que des analyses factorielles ont mis en évidence. En psychologie scolaire, la faible performance aux cubes est interprétée entre autre comme l'indice de troubles spatio-temporels, mis fréquemment en rapport avec des difficultés d'apprentissage dans la lecture.

Vu que cet exercice nécessite la manipulation de cubes, ce qui est impossible sous IRMf, nous avons conçu des planches où étaient représentés dans la partie supérieure la représentation d'un item des cubes et dans la partie inférieure la face d'un cube (voir figure 16).

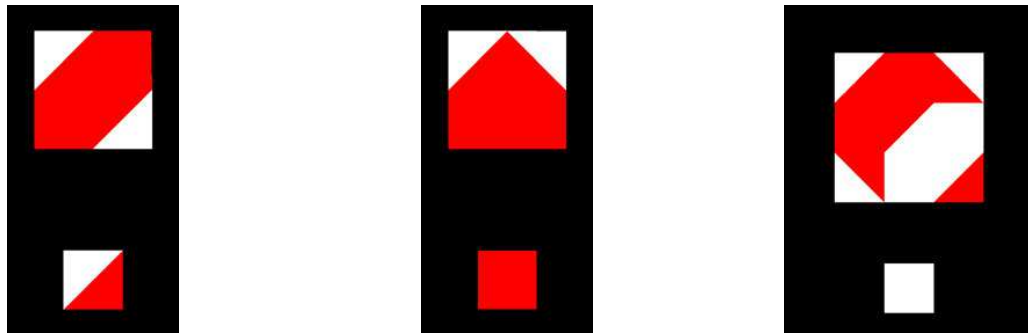


Figure 16 : Exemples d'exercices IRM relatifs aux cubes

Le sujet doit essayer en trois secondes de découvrir la position du cube inférieur dans la figure complexe. La face du cube situé dans la partie inférieure peut se retrouver une fois, plusieurs fois dans le grand carré supérieur, ou encore ne pas s'y trouver. Les sujets étaient informés que l'important était de tenter de réaliser l'exercice, non l'efficacité de la réponse, seul l'effort cognitif étant mesuré.

30 items ont ainsi été conçus.

XII.3. Méthode de présentation

Les stimuli ont été projetés sur un écran situé derrière la machine IRM à l'aide du logiciel « Presentation », le patient pouvant voir le stimulus grâce à un jeu de miroir. Le software « Presentation » est particulièrement adapté pour les paradigmes IRMf, car il permet la mise en relation temporelle entre l'apparition des items et les acquisitions IRM (pour le codage de la programmation des expériences, voir annexe 12). Pour chaque « bloc » de 10 items (formes, pseudomots, mots générateurs de verbes ou cubes), il a été nécessaire de définir le premier de la liste, qui doit apparaître de façon immuable en première place, les neuf autres items composant les séries apparaissant ensuite aléatoirement.

Les données obtenues sont présentées en deux chapitres : le premier traite des résultats liés au langage et plus particulièrement à la lecture (chapitre XIII), le second de l'organisation visuospatiale (chapitre XIV).

Chapitre XIII : Développer les aires du langage

XIII.1. Introduction

Nous avons vu que les activations cérébrales en lien avec le langage sont largement distribuées : elles se retrouvent dans l'aire motrice supérieure ou prémotrice, le gyrus précentral, le gyrus temporal, l'insula, le cerebellum droit ou les ganglions de la base pour les principaux foyers. Ces données montrent que l'activité cérébrale lors d'épreuves langagières implique parfois des zones non spécifiquement attribuées au langage lui-même.

Ullman (2001, 2004), dans son modèle Déclaratif/Procédural, affirme que certaines parties du cerveau sont impliquées aussi bien lors d'actes de langage que lors d'activités non verbales. Selon lui, deux zones sont particulièrement importantes durant une activité de lecture :

- le gyrus temporal supérieur, sous-tendant l'activité sémantique ;
- le gyrus frontal inférieur gauche associé aux ganglions de la base, activés quand les sujets utilisent des structures grammaticales.

Or, les ganglions sont également activés lors de tâches cognitives non verbales comme l'apprentissage procédural implicite, l'apprentissage de règles ou de séquences, compétences qui pourraient être impliquées dans l'apprentissage du langage (Saffran et al., 1996), voire de compétences cognitives au sens large (Seidenberg, 1997).

Selon ces derniers auteurs, un individu doit découvrir les régularités de son environnement pour acquérir le langage.

L'étude présentée ici s'inscrit partiellement dans cette lignée, mais en allant plus loin : nous postulons que ces régularités peuvent être fournies par des exemples non verbaux, et qu'il est possible de développer l'activation des structures qui sous-

tendent la perception des régularités (i.e. les ganglions de la base notamment ; Lefebvre, 2002b). Nous arguons également que les modifications observées au niveau du langage seront cantonnées à un domaine particulier : la grammaire (i.e. l'utilisation de règles). En effet, selon Ullman (2001, 2004), les ganglions de la base soutiennent cette compétence, tout comme la perception des régularités environnementales. Dès lors, nous devrions observer une évolution distincte entre grammaire et autres compétences liées au langage.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons choisi d'utiliser les labyrinthes dynamiques, l'expérience préliminaire ayant montré certaines évolutions cognitives chez ceux qui ont manipulé ces dispositifs (voir chapitre XI). Après analyse de l'outil, il nous semble pertinent de croire que ces dispositifs sont à même de travailler sur des régularités, ce qui pourrait expliquer les précédents résultats obtenus dans la littérature.

XIII.2. Méthodologie (Lefebvre, 2004)

XIII.2.1. Population

Vingt volontaires sains francophones -14 femmes et 6 hommes-, âgés de 18 à 20 ans ont participé à cette étude. La sélection des sujets s'est faite une semaine environ avant les prétests IRMF, après un entretien où étaient repris des éléments d'anamnèse de ceux-ci. Les participants sélectionnés ont ensuite donné, après avoir reçu une feuille d'information (voir annexe 13), leur consentement écrit pour poursuivre l'étude (voir annexe 14). Cette recherche a été approuvée par le Comité d'Ethique Médicale de l'Université de Mons-Hainaut et de l'Université Libre de Bruxelles (Hôpital Erasme ; voir annexe 15).

Tous les sujets étaient droitiers, ce qui a été confirmé par un score situé entre 70 et 100 à l'échelle de latéralité « *Edinburgh handedness scale* » (Ransil et Schacter, 1994 ; voir annexe 16). 9 sujets avaient entre 70 et 79, 6 sujets entre 80 et 89 et enfin 5 sujets entre 90 et 100.

XIII.2.2. Plan expérimental

Lors du prétest, chaque sujet a été testé afin d'évaluer son niveau de langage écrit à l'aide des tests d'orthographe et de grammaire de Doutriaux et Lepez (1980), et de vocabulaire de Monballin (1999). Ces tests ont été choisis afin de vérifier si une modification de l'activation des ganglions de la base, en charge de la perception des régularités de l'environnement, allait également permettre une évolution des compétences de grammaire chez les sujets (voir annexes 17 et 18). Nous pouvons dès lors postuler une modification au niveau de la grammaire, mais pas de l'orthographe ni du vocabulaire. Les résultats à ces tests ont permis de diviser le groupe des vingt sujets en deux groupes de dix équivalents. La proportion de sujets hommes/femmes dans les deux groupes a également été respectée.

Chaque participant a ensuite été confronté au protocole IRMf. Après l'évaluation, le groupe expérimental (GE) a été soumis à une phase d'entraînement, basée sur la perception de régularités environnementales. Pour ce faire, un intérêt tout particulier a été porté à la phase d'exploitation des labyrinthes dynamiques, et notamment sur la recherche de règles générales pour les circuits présentés. Le groupe contrôle (GC) n'a quant à lui pas réalisé d'activités particulières. Une fois la phase expérimentale terminée, les participants des deux groupes ont été amenés à repasser une évaluation psychométrique et une séance IRMf. Lorsque les sujets sortaient de l'IRM, ils étaient questionnés sur leurs impressions générales et sur la manière dont ils résolvaient les exercices.

XIII.2.3. Session expérimentale

Les dix sujets du groupe expérimental ont été soumis individuellement à quatre séances de manipulation de labyrinthes dynamiques (Lefebvre, 2005a). Chaque séance durait une heure et ce pendant quatre semaines à raison d'une séance par semaine. La première séance avait pour but la familiarisation au dispositif ; lors des trois suivantes, les sujets construisaient et exploitaient dix circuits de complexité croissante (pour description complète des circuits proposés, voir annexe 19). Comme

dit précédemment, une attention particulière a été portée sur la seconde phase afin d'entraîner le sujet à la mise en évidence des régularités inhérentes au circuit. Il est utile de préciser que bien que de complexité croissante, l'ensemble des exercices a été réussi par tous les sujets expérimentaux.

XIII.2.4. Séquences IRM

L'acquisition des scans IRM a été réalisée sur une machine Philips Intera 1.5T. Les images fonctionnelles ont été obtenues par une méthode de contraste dépendante du niveau d'oxygène (BOLD) en utilisant une séquence EPI basée sur un écho de gradient « *single-shot* » ayant les paramètres suivants : temps de répétition de 3000 ms, un temps d'écho de 50 ms, une taille de champ de 200 mm, une matrice 64 x 64 avec 32 coupes de 4,85 mm d'épaisseur couvrant l'entièreté du scalp. Un scan anatomique de référence était également acquis pour chaque sujet en utilisant une séquence T1 basée sur un écho de gradient 3D, la résolution isotropique étant de l'ordre de 1,3 mm.

XIII.2.4.1. Le protocole

L'expérience IRMf impliquait la présentation visuelle de 30 formes sans sens, trente pseudomots et trente mots écrits (décrits dans le chapitre XII).

Les sujets avaient pour consigne de :

- 1) regarder les formes sans essayer de leur attribuer un sens quelconque²⁸ ;
- 2) lire silencieusement les pseudomots, sans tenter de leur attribuer un sens quelconque ou de trouver des mots réels ressemblant²⁹ ;
- 3) générer silencieusement un verbe pour chaque mot présenté³⁰.

²⁸ Situation contrôle d'activation visuelle. La position des formes vise à ressembler globalement à un mot, et sont donc présentées horizontalement.

²⁹ Situation de production langagière. Les pseudomots présentent tous la forme consonne-voyelle-consonne-voyelle ... afin d'être lus facilement, et une correspondance graphème-phonème la plus transparente possible.

³⁰ Situation de génération et de compréhension langagière. Les mots résultent de la pré-expérience présentée au chapitre précédent.

Chaque stimulus est présenté 3 secondes au sujet (i.e. le temps nécessaire pour scanner le cerveau entièrement). La durée totale de la session langage est de 4 minutes et 30 secondes, divisée en 9 blocs de 30 secondes, chaque bloc étant constitué de dix items : le sujet voyait une série de 10 formes, 10 pseudomots et 10 mots, ensuite une deuxième, puis une troisième série. Chaque participant présentait deux fois la session totale lors des prétests et post-tests. L'immobilité du sujet devant être complète, nous préférons en effet procéder à deux analyses distinctes afin de disposer finalement d'au moins une session exploitable.

XIII.2.4.2. L'analyse des données

Les images acquises ont été analysées dans un second temps à l'aide du logiciel SPM2 (University College of London, UK). Les étapes de l'analyse incluaient le réaligement des images fonctionnelles, la coregistration entre les scans fonctionnels et le scan anatomique, la normalisation de tous les scans dans l'atlas de Talairach par l'utilisation du template T1 (Talairach et Tournoux, 1988) et l'application d'un filtre gaussien, le smoothing étant de 10 mm (Friston et al., 1995). Les analyses pour chaque sujet ont été réalisées en utilisant un modèle de type « box-car » lié à une estimation de la réponse hémodynamique. Les clusters d'activation de chaque session ont été définis en appliquant un seuil statistique de $t = 4.5$. En effet, Binder (1997) explique que la reproductibilité est améliorée lorsque des seuils statistiques élevés sont utilisés (tel $t = 4.5$). Ensuite, nous avons analysé le niveau de significativité des clusters et conservé uniquement ceux dont le seuil était strictement inférieur à .005 non corrigé. Si les deux sessions d'un même sujet étaient analysables, nous procédions alors à une moyenne des deux résultats.

Finalement, une analyse statistique de type « random-effects » a été réalisée afin de vérifier les activations significatives pour les groupes contrôle et expérimental, en utilisant les images de contrastes obtenues lors de l'analyse individuelle (Friston et al., 1999), avec les mêmes seuils statistiques.

XIII.3. Hypothèses

XIII.3.1. Au niveau psychométrique

1. L'entraînement à la perception de régularités environnementales permet le développement des compétences langagières, qui se traduit par une amélioration des compétences grammaticales chez le sujet. L'orthographe et le vocabulaire ne sont pas influencés.

XIII.3.2. Au niveau IRMf

2. Les pseudomots activent le gyrus angulaire, centre des images visuelles des mots ainsi qu'une portion de la région de Broca (i.e. le pars opercularis), responsable du traitement phonologique.
3. La comparaison entre la génération de verbes et la tâche contrôle met en évidence un large réseau reprenant la zone de Wernicke, de Broca, les aires motrices et prémotrices gauches, ainsi que le cerebellum droit et les structures sous-corticales antérieures.
4. La comparaison entre la génération de verbes et les pseudomots montre une activation plus particulière de la zone de Wernicke, des structures sous-corticales antérieures et de la zone de Broca (notamment par l'activation complémentaire du pars triangularis).
5. Les deux temps de l'expérience montrent une évolution du réseau langagier, qui pourrait expliquer les résultats psychométriques observés antérieurement. Le fait que l'accent soit mis sur le développement de l'utilisation de règles peut amener une modification de l'activation au niveau des ganglions de la base.

XIII.4. Résultats (Lefebvre et al., soumis)

XIII.4.1. Résultats aux tests psychométriques

XIII.4.1.1. Prétest

Compétences linguistiques (/45) Résultat (Ecart-type)	Groupe expérimental (N = 10)	Groupe contrôle (N = 10)	U (2 issues)
Grammaire	29 ($\sigma=4,6$)	29,6 ($\sigma=4,7$)	U = 45,5 ($\alpha = .732$)
Orthographe	27,5 ($\sigma=5,4$)	27,8 ($\sigma=5,3$)	U = 48 ($\alpha = .879$)
Vocabulaire	25,3 ($\sigma=7,4$)	23,5 ($\sigma=8,1$)	U = 41 ($\alpha = .494$)

Tableau XXI : Moyennes, écarts-types aux prétests et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes au prétest de l'expérience I

Les résultats présentés dans le tableau XXI montrent que les groupes sont équivalents au début de l'expérience. Il n'y a néanmoins pas de différences significatives au post-test malgré le traitement (voir tableau XXII).

XIII.4.1.2. Post-test

Compétences linguistiques (/45) Résultat (Ecart-type)	Groupe expérimental (N = 10)	Groupe contrôle (N = 10)	U (2 issues)
Grammaire	27,8 ($\sigma=4,1$)	29,9 ($\sigma=4,5$)	U = 35,5 ($\alpha = .270$)
Orthographe	26,5 ($\sigma=6,5$)	28,4 ($\sigma=6,4$)	U = 41,5 ($\alpha = .519$)
Vocabulaire	25,7 ($\sigma=6,6$)	24,5 ($\sigma=8,5$)	U = 48 ($\alpha = .879$)

Tableau XXII : Moyennes, écarts-types aux post-tests et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes au post-test de l'expérience I

Les résultats aux post-tests ne permettent donc pas d'affirmer une évolution quantitative des compétences en grammaire-orthographe ou en vocabulaire chez les sujets, telle qu'évaluée par les tests utilisés. Nous avons ensuite vérifié les différences entre les groupes du point de vue des gains relatifs³¹ (voir tableau XXIII).

XIII.4.1.3. Gains relatifs

Compétences linguistiques Résultat (Ecart-type)	Groupe expérimental (N = 10)	Groupe contrôle (N = 10)	U (2 issues)
Grammaire	0,01 ($\sigma=0,16$)	0,09 ($\sigma=0,17$)	U = 35,5 ($\alpha = .273$)
Orthographe	0,02 ($\sigma=0,15$)	0,1 ($\sigma=0,19$)	U = 38,5 ($\alpha = .384$)
Vocabulaire	0,05 ($\sigma=0,12$)	0,09 ($\sigma=0,18$)	U = 47,5 ($\alpha = .850$)

Tableau XXIII : Moyennes, écarts-types aux gains relatifs et valeurs U issues de la comparaison entre les gains relatifs des deux groupes

La comparaison des gains relatifs confirme que les groupes ne se distinguent pas au niveau de leur évolution aux compétences étudiées. Nous ne pouvons donc rien affirmer concernant l'influence des labyrinthes dynamiques et de l'entraînement à la perception de régularités sur les habiletés évaluées.

³¹ Le gain relatif se calcule de la manière suivante :

Note au post-test - note au prétest / *note maximum au test - note au prétest* si l'évolution est positive
Note au post-test - note au prétest / *note au prétest* si l'évolution est négative

XIII.4.2. Résultats IRMf (voir annexe 20)

Trois modalités ont été comparées : pseudomots-repos (P-R³²), génération de verbes-repos (V-R³³) et génération de verbes-pseudomots (V-P³⁴). Une première analyse a porté sur l'ensemble des sujets au prétest (N=20), afin d'avoir une ligne de base pour les analyses futures. Les résultats concernant le groupe expérimental et le groupe contrôle sont repris dans les tableaux suivants (voir tableau XXIV), à deux temps différents : avant et après l'entraînement (voir tableau XXV pour le groupe expérimental et tableau XXVI pour le groupe contrôle). Lorsque cela était possible, une approximation du locus principal de l'activation a été calculée par SPM02.

Le delta des activations calculées directement entre les groupes n'ayant rien donné, nous avons choisi une comparaison issue d'une analyse distincte.

³² P-R = soustraction des activations cérébrales suite à la vision de formes abstraites aux activations cérébrales issues de la lecture de pseudomots

³³ V-R = soustraction des activations cérébrales suite à la vision de formes abstraites aux activations cérébrales issues de la génération de verbes

³⁴ V-P = soustraction des activations cérébrales issues de la lecture de pseudomots aux activations cérébrales issues de génération de verbes

XIII.4.2.1. Pour le groupe total au prétest

<i>Régions (Zones de Brodmann)</i>	Pseudomots - repos			génération de verbes - repos			génération de verbes - pseudomots		
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>									
AMS ³⁵ (6)	-6	6	54	-6	8	54	-8	20	42
Zone prémotrice (6)	-52	-2	46	oui			-32	2	55
Gyrus frontal G	-60	8	12	oui			oui		
inférieur (44) D				44	20	-6	42	22	-6
<i>Lobe Pariétal</i>									
Gyrus pariétal postérieur (7)				-38	-62	46	-40	-58	48
<i>Lobe Occipital</i>									
Lingual (17) G	-16	-76	-12						
D				2	-80	-4			
Dorsal extrastrié (18)	-10	-98	4	-8	-96	22			
<i>Cingulum</i>									
Cingulum G				-8	20	42	-8	20	42
antérieur (24/32) D	8	5	32				6	22	40
<i>Zones sous-corticales</i>									
Putamen + G				-8	-2	4	-6	0	6
Globus Pallidus D				14	8	6			
Thalamus							-4	-26	6
<i>Cérébellum</i>	18	-52	-30	oui			42	-68	-40

Tableau XXIV : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour l'ensemble des sujets au prétest – analyse par random effect, t-test pour un échantillon.

Notes : oui : activation claire de la zone lors de l'analyse, mais la taille du cluster ne permet pas la mise en évidence de coordonnées précises. Case vide : absence d'activation de la zone considérée.

³⁵ Aire motrice supplémentaire

P-R prétest groupe total

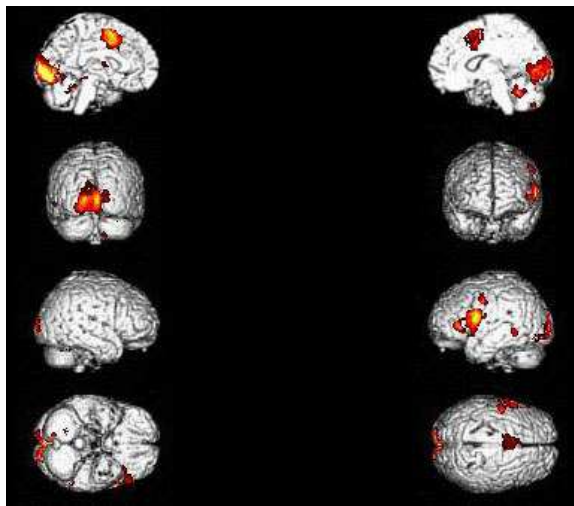


Figure 17 : Zones actives lors de la comparaison pseudomots-repos pour le groupe total au prétest

La comparaison entre les pseudomots et la tâche contrôle montre une activation fronto-occipitale associée au cerebellum droit, le cingulum antérieur étant également impliqué (voir figure 17). Ceci confirme partiellement l'hypothèse 2, puisque nous retrouvons notamment l'activation frontale inférieure gauche. Toutefois, nous n'avons pas pu mettre en évidence une activation du gyrus angulaire.

V-R prétest groupe total

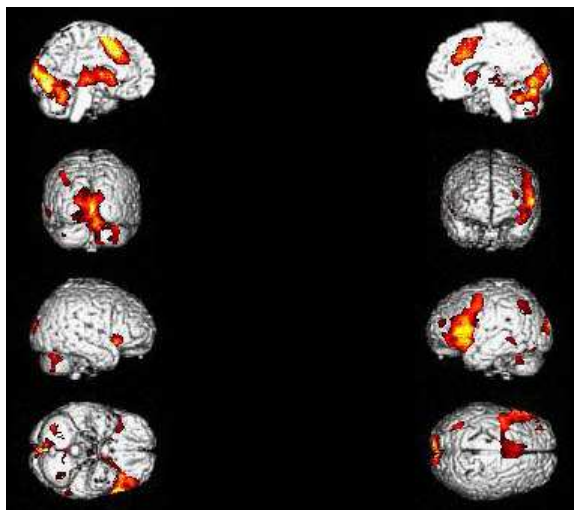


Figure 18 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-repos pour le groupe total au prétest

La comparaison entre la génération de verbes et la tâche contrôle reprend les résultats observés lors de P-R, avec toutefois une mise en évidence complémentaire du gyrus frontal inférieur droit, du gyrus pariétal postérieur et des structures sous-corticales antérieures (voir figure 18). Ceci tendrait à confirmer le large réseau évoqué dans l'hypothèse 3, à l'exclusion d'une activation temporelle postérieure (i.e. l'aire de Wernicke) qui, bien que partiellement observée sur le render, ne répond pas de manière significative.

V-P prétest groupe total

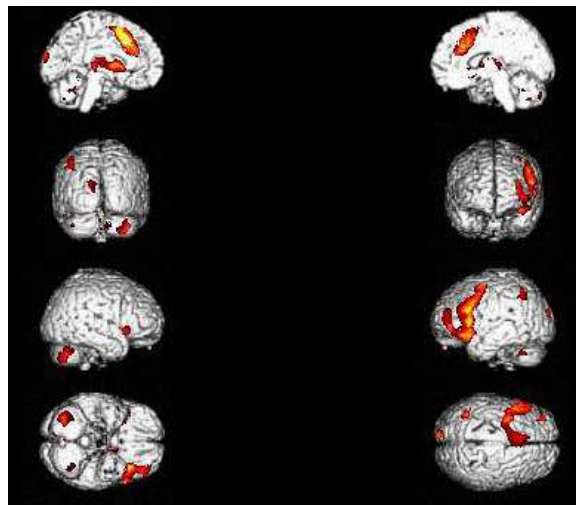


Figure 19 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-pseudomots pour le groupe total au prétest

Enfin, l'analyse de V-P relève un pattern d'activation proche de celui rencontré lors de V-R, avec toutefois une activation du cingulum droit et du thalamus (voir figure 19). L'hypothèse 4 est donc confirmée, hormis le fait qu'aucune activation de l'aire de Wernicke n'est rencontrée.

XIII.4.2.2. Pour le groupe expérimental

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos						Génération de verbes - repos						Génération de verbes - pseudomots					
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			Prétest			Post-test		
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>																		
AMS (6) G	-3	-1	50	-10	12	48	-4	0	60	-12	14	56	-8	10	52	-8	16	46
D																6	10	48
Zone prémotrice (6)													-35	-3	56	-24	4	60
Gyrus Frontal G	-60	2	11	-58	18	2	-52	20	2	-56	14	12	-46	16	4	-52	14	10
Inférieur (44) D							46	24	-6									
<i>Lobe Temporal</i>																		
Gyrus Temporal Supérieur (22)										-60	-42	0						
<i>Lobe Occipital</i>																		
Lingual (17) G	-20	-80	-14	-12	-82	-10	-14	-82	-16	-16	-84	-10						
D							6	-78	-18									
Dorsal G	-14	-94	2	-12	⁻¹⁰²	10	-12	⁻¹⁰²	10	-6	-98	0						
Extrastré (18) D				8	⁻⁹⁶	2												
<i>Cingulum</i>																		
Antérieur (24/32) G	-8	16	44	-10	6	42	-8	22	44	-10	20	32	-8	20	44	-8	22	34
D							10	24	38									
<i>Zones sous-corticales</i>																		
Putamen + G	-18	12	-2				-10	10	6	-16	6	12						
Globus D	12	12	2							20	12	6						
Pallidus																		
Thalamus							-12	-14	-2									
Cérébellum G													-10	-64	-38			
D							38	-64	-30	30	-80	-42				14	-56	-36

Tableau XXV : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour le groupe expérimental – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Notes : oui : activation claire de la zone lors de l'analyse, mais la taille du cluster ne permet pas la mise en évidence de coordonnées précises. Case vide : absence d'activation de la zone considérée.

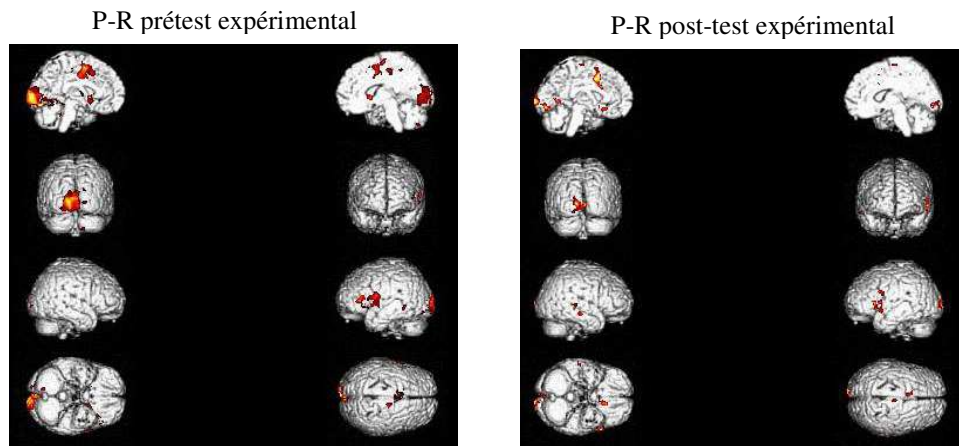


Figure 20 : Zones actives lors de la comparaison pseudomots-repos pour le groupe expérimental au prétest et au post-test

La comparaison P-R pour le groupe expérimental met en évidence une activation fronto-occipitale associée au cingulum gauche comme pour le groupe total. Toutefois, il est intéressant d'observer l'absence d'activation du cerebellum, alors que les structures sous-corticales antérieures sont présentes au prétest. Les résultats au post-test confirment ceux du prétest, avec la différence notable, toutefois, de la disparition de l'activation du putamen et du globus pallidus (voir figure 20).

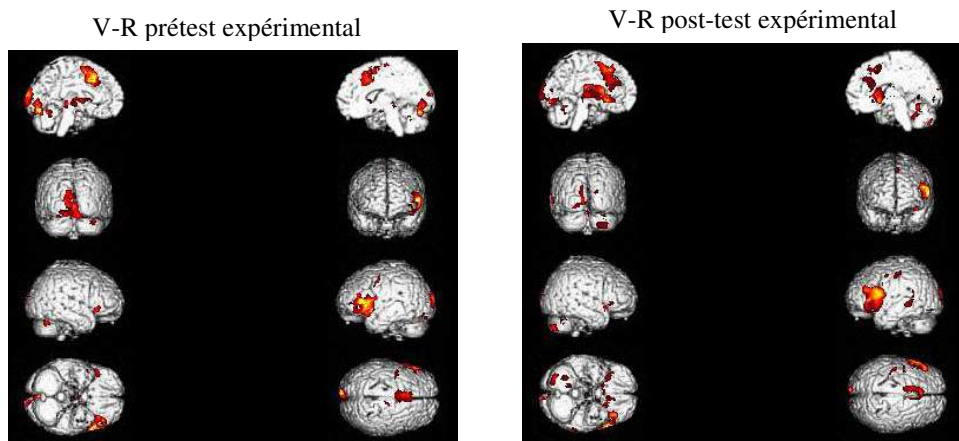


Figure 21 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-repos pour le groupe expérimental au prétest et au post-test

La distinction entre V-R rend compte du même type d'activations au prétest, même si l'importance de celles-ci diffère grandement. Au post-test toutefois, plusieurs zones s'activent également, telles les zones prémotrice et dorsale médian dans le lobe frontal, le gyrus temporal supérieur et le thalamus (voir figure 21).

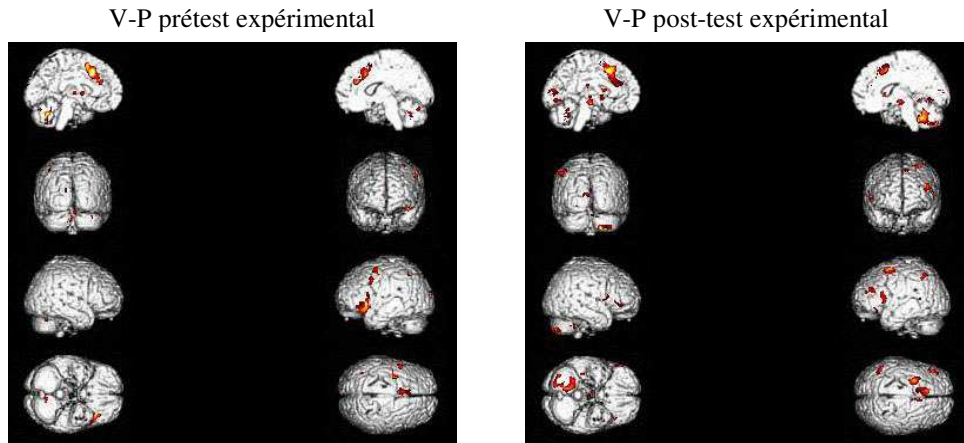


Figure 22 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-pseudomots pour le groupe expérimental au prétest et au post-test

La distinction V-P, enfin, reprend l'activation fronto-occipitale avec soutien du cerebellum, que ce soit au prétest ou au post-test, avec toutefois prédominance du cerebellum gauche au prétest et du cerebellum droit au post-test. Une activation de l'aire motrice supplémentaire droite est également observée (voir figure 22).

XIII.4.2.3. Pour le groupe contrôle

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos						Génération de verbes - repos						Génération de verbes - pseudomots					
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			Prétest			Post-test		
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>																		
AMS (6)	-6	12	50				-12	6	58	-2	8	52	-18	4	56	-4	14	38
Aire prémotrice (6)	-52	-4	44	-52	-2	39	-40	0	50	-38	1	44	-24	0	46	-44	4	48
Gyrus frontal inférieur (44) D				-53	8	9	-46	20	14	-39	13	-1				-34	24	-8
Aire préfrontale (10)							-34	54	22	-28	50	32	-34	48	10	42	40	32
<i>Lobe Pariétal</i>																		
Gyrus pariétal postérieur (7)							-38	-62	46									
<i>Lobe Occipital</i>																		
Gyrus lingual (17) D	-16	-76	-10	18	-86	-12				6	-72	-9				-4	-80	-2
Dorsal extrastrié (18) D	-12	-98	4				14	-96	18	2	-88	18						
<i>Cingulum</i>																		
Antérieur (24/32) D							-8	20	40	-4	18	34						
Postérieur (30)							10	28	32	8	18	38				10	18	36
																8	-22	32
<i>Zones sous-corticales</i>																		
Putamen + Globus Pallidus							-16	7	5									
Thalamus D							-7	-22	3				-6	-14	-14			
										4	-10	14	6	-4	14			
Cérébellum D	2	-66	-28	16	-64	-32	46	-60	-38	13	-81	-39	42	-62	-38	28	-50	-34
																-34	-56	-30

Tableau XXVI : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour le groupe contrôle

– analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+);

Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

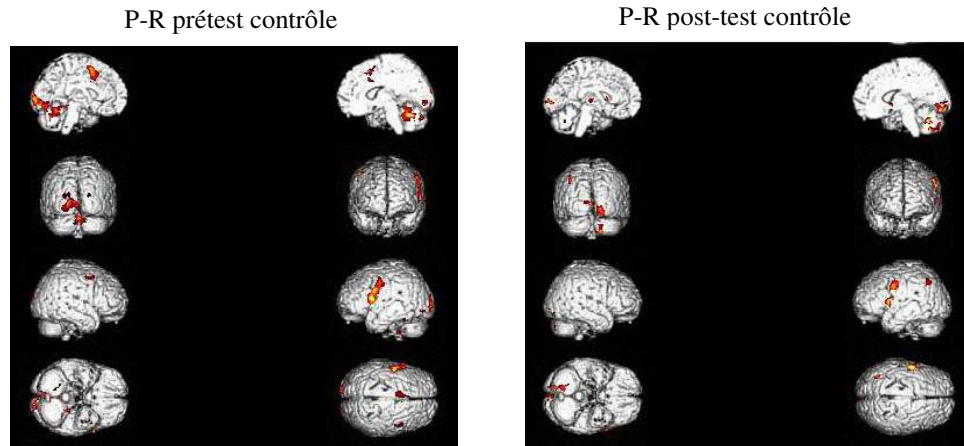


Figure 23 : Zones actives lors de la comparaison pseudomots-repos pour le groupe contrôle au prétest et au post-test

Concernant le groupe contrôle, la distinction P-R présente également au prétest, comme au post-test, une activation fronto-occipitale associée au cerebellum droit. Notons toutefois un décroissement de l'activation de l'aire motrice supplémentaire gauche au profit du gyrus frontal inférieur gauche au post-test (voir figure 23).

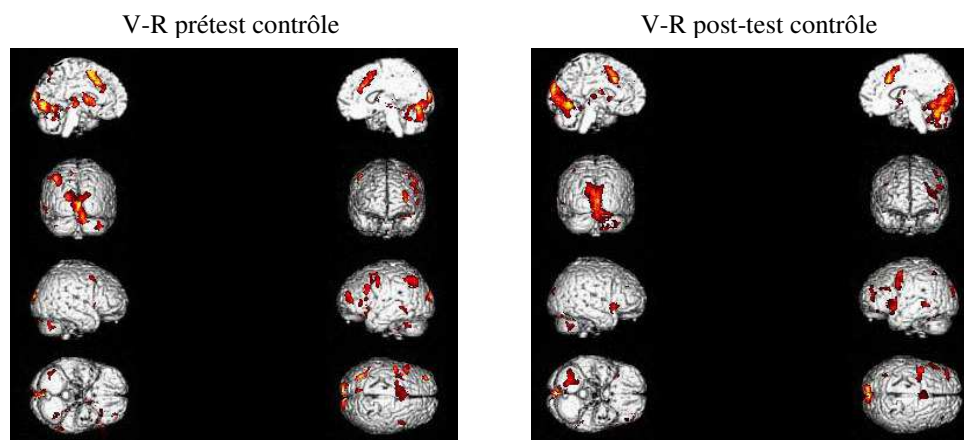


Figure 24 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-repos pour le groupe contrôle au prétest et au post-test

L'opposition V-R présente un large pattern d'activations reprenant largement les activations frontales (aire motrice supplémentaire, aire prémotrice, gyrus frontal inférieur et aire préfrontale), occipitale, surtout droite, sous-corticales, cingulaires et cérébelleuses. Précisons que l'activation sous-corticale rencontrée concerne surtout la zone thalamique. Enfin, le gyrus pariétal est également activé lors du prétest, ce qui ne se retrouve pas lors de la seconde passation (voir figure 24).

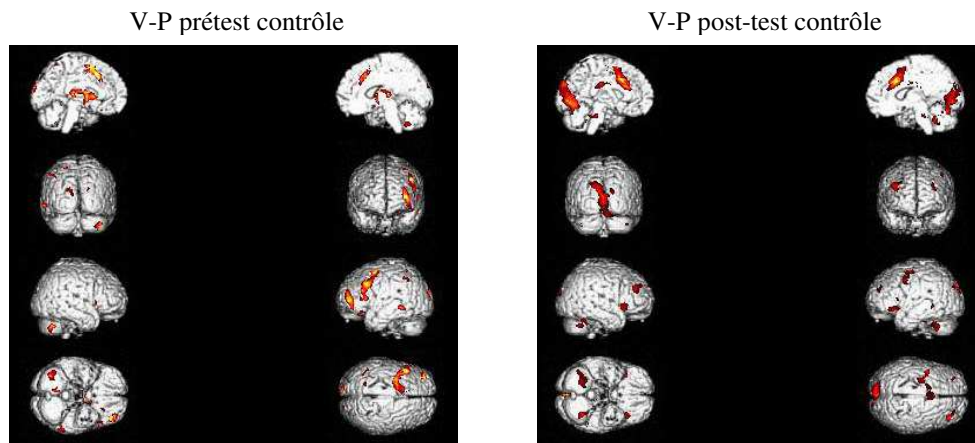


Figure 25 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-pseudomots pour le groupe contrôle au prétest et au post-test

L'opposition V-P met surtout en évidence une large activation frontale, thalamique et cérébelleuse au prétest. Au post-test, une activation des gyri frontaux inférieurs bilatéraux, des gyri occipitaux et des cingulum droits antérieur et postérieur est également relevée alors que le thalamus semble moins actif (voir figure 25).

XIII.5. Discussion

XIII.5.1. Au niveau psychométrique

Les résultats psychométriques montrent que les groupes ne se distinguent pas au niveau de leur évolution aux compétences étudiées. Nous ne pouvons donc rien affirmer concernant l'influence des labyrinthes dynamiques et de l'entraînement à la perception de régularités sur les habiletés évaluées, ce qui infirme l'hypothèse 1.

XIII.5.2. Au niveau IRMf

XIII.5.2.1. L'activité corticale

Les tâches proposées semblent investiguer correctement le langage, la boucle fronto-baso-cerebello-occipitale se retrouvant dans les analyses, comme le montre la figure issue des analyses du prétest (e.g. figure 26).

V-R prétest groupe total

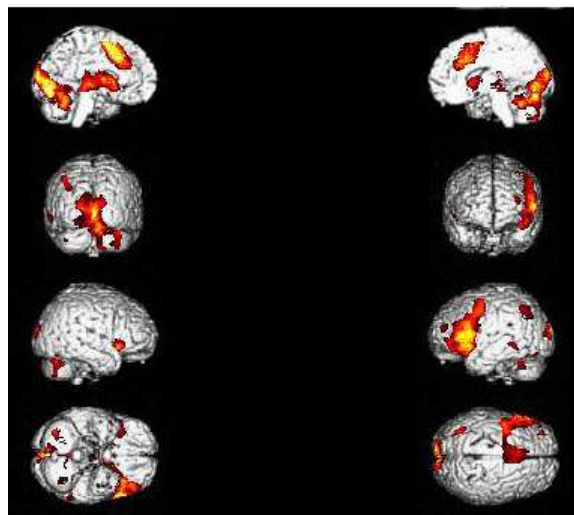


Figure 26 : Activations génération de verbes – repos au prétest chez les 20 sujets

Les deux groupes présentent une large dominance hémisphérique pour les tâches de langage, mise en évidence par le nombre important d'activations cérébrales gauches, comparé à la partie droite de manière générale. Ces activations sont plus particulièrement observées à gauche dans la zone frontale (l'aire motrice supplémentaire, l'aire dorsale prémotrice et l'aire de Broca) et dans la région occipitale avec à droite toutefois l'activation du cerebellum.

L'activation frontale, motrice et prémotrice est entre autre due à l'acte moteur issu de la lecture silencieuse des pseudomots ou des mots.

La zone de Broca est active quant à elle durant la tâche de lecture de pseudomots et de génération de verbes. La programmation articulatoire et la prise de conscience analytique expliqueraient cette implication. Ce résultat confirme également certaines assertions décrivant Broca comme le centre de la production phonologique (et plus particulièrement le pars opercularis (Houdé et al, 2002)) et de la conversion phonème-graphème. De plus, de nombreux résultats ont montré que le réseau préfrontal gauche est également impliqué dans le langage interne (Houdé et al., 2000 ; Jonides et al., 1998 ; Price, 1997 ; Price et al., 1996), type de langage que nos sujets utilisaient pour résoudre les épreuves. L'implication du gyrus frontal inférieur droit lors de la tâche de génération de verbes semblerait indiquer un recrutement des zones controlatérales lors de tâches sémantico-syntaxiques. Ce recrutement est absent lors de la lecture de pseudomots.

L'activation occipitale peut marquer l'implication plus importante de cette région dans le traitement des lettres, malgré la tâche contrôle sensée se rapprocher de ce genre de stimuli. L'implication du cortex extrastrié (BA 18-19) conforte cette idée, cette zone étant traditionnellement dévolue au traitement cognitif des stimuli visuels. Ceci rejoindrait également les observations de Price (1997), qui décrivent l'activité du cortex occipital en termes de complexité visuelle des stimuli ou de demande attentionnelle. L'hypothèse de l'accroissement de la demande attentionnelle serait d'ailleurs confirmée par l'activation plus importante observée dans les cingulum antérieurs chez les sujets.

Enfin, les résultats confirment l'implication du cerebellum droit dans les tâches de langage, vraisemblablement en soutien de ses aspects moteurs (Gebhart et al., 2002 ; Papathanassiou et al., 2000 ; Riva et Giorgi, 2000). Plus précisément, nous observons que le cerebellum droit est activé durant les tâches V-R et V-P dans les deux groupes, avant comme après l'entraînement. Ce résultat semble indiquer, au-delà de l'aspect moteur, une implication sémantique de cette structure (car surtout impliquée dans les tâches de génération de verbes pour les deux groupes). Ceci pourrait adéquatement compléter les analyses de Desmond et Fiez (1998) qui ont déjà montré l'influence du cerebellum droit dans le cadre d'activités de langage, mais sans pour autant préciser son action.

La comparaison des deux groupes expérimental et contrôle offre plusieurs informations intéressantes.

En ce qui concerne la distinction entre pseudomots et repos, les résultats entre les deux groupes sont équivalents, avec une activation de l'aire motrice supplémentaire, de la zone de Broca et du cortex occipital (voir figure 27). Les quelques observations contradictoires peuvent s'expliquer par le choix du seuil statistique, sans permettre d'inférer un effet du traitement. Ceci correspond à nos hypothèses, les modifications expérimentales issues de l'apprentissage de la perception de régularités ne devant se répercuter que lorsque le sujet devrait utiliser des règles (i.e. lors de la génération de verbes).

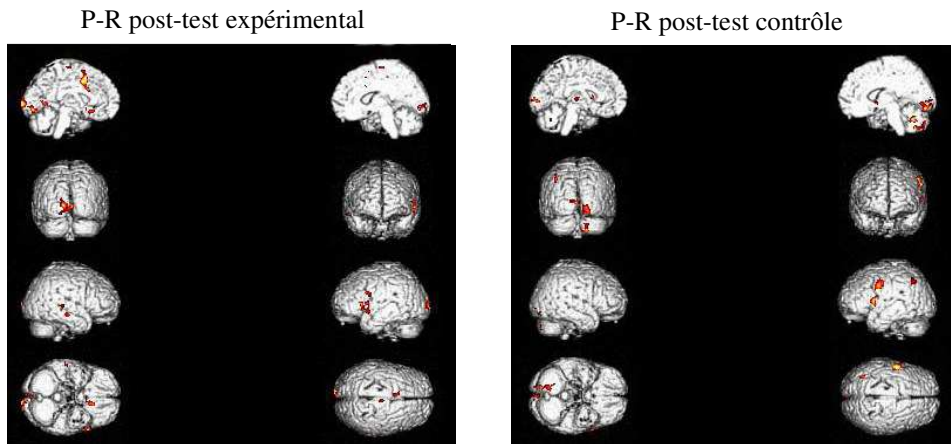


Figure 27 : Comparaison des activations pseudomots – repos pour les groupe expérimental et contrôle au post-test

Les résultats issus de la comparaison entre la génération de verbes et la tâche de repos montrent des activations dans le gyrus temporal supérieur qui s’observent uniquement lors du post-test chez le groupe expérimental (voir figure 28). Par contre, des activations « secondaires », comme le frontal inférieur droit, « perceptives » comme le gyrus lingual droit, ou « attentionnelles » (i.e. le cingulum antérieur) disparaissent au post-test.

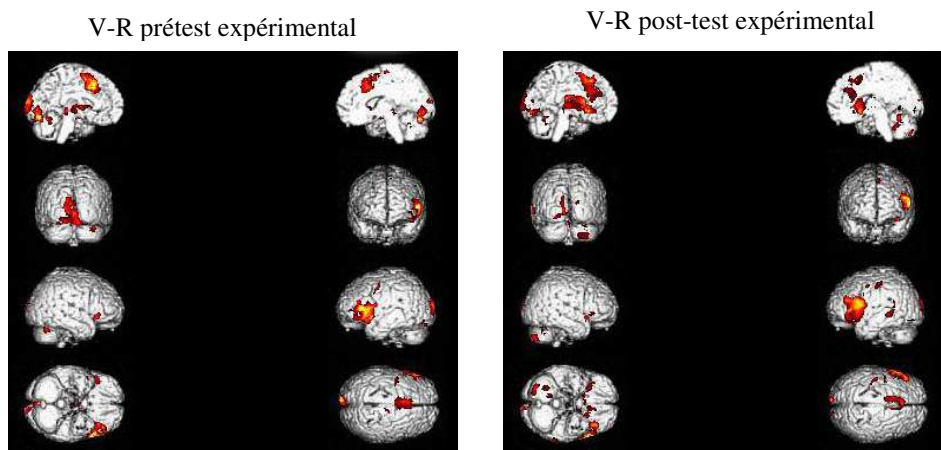


Figure 28 : Comparaison des activations génération de verbes – repos pour le groupe expérimental au prétest et au post-test

Ceci pourrait indiquer une meilleure conceptualisation de la tâche au post-test, le gyrus temporal étant traditionnellement dévolu à un traitement cognitif supérieur, celui de l'accès au sens. La prise en charge lors du post-test par une zone corticale sous-tendant une activité cognitive plus complexe semble dès lors indiquer un possible développement suite à la phase expérimentale (ce qui confirmerait l'hypothèse 5). Le groupe contrôle, hormis une disparition de l'activation pariétale, présente les activations observées au prétest lors du post-test, ce qui tendrait à indiquer une relative absence d'effet d'apprentissage (voir figure 29).

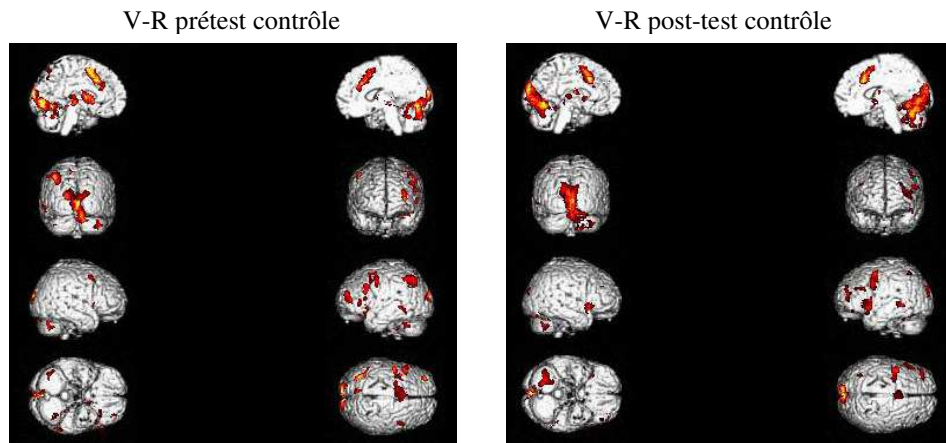


Figure 29 : Comparaison des activations génération de verbes – repos pour le groupe contrôle au prétest et au post-test

La comparaison entre génération de verbes et pseudomots confirme la suractivation frontale, cingulaire et cérébelleuse lors de la tâche de génération de verbes (voir figure 30). Les activités syntaxiques, soutenues par le pôle frontal, et sémantiques (cerebellum et frontal) nécessitent donc un investissement cognitif particulier, notamment pour le cerebellum non activé lors de la comparaison P-R.

V-P prétest groupe total

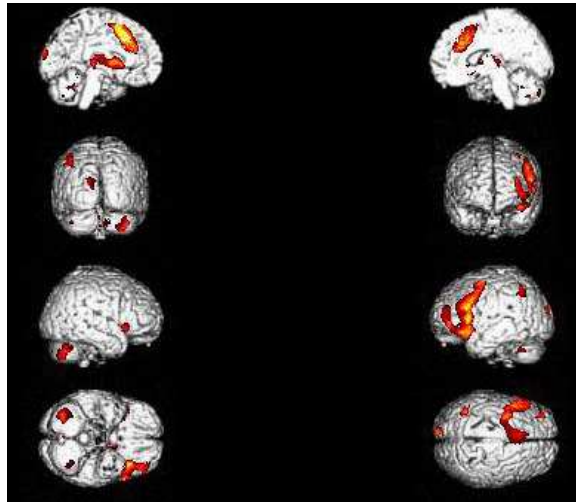


Figure 30 : Activations génération de verbes – pseudomots au prétest chez les 20 sujets

De manière inattendue, le groupe contrôle présente au post-test un pattern d'activations plus important, activant notamment le gyrus frontal inférieur gauche et droit, le cervelet gauche, le gyrus lingual et le cingulum, tant dans sa partie antérieure que postérieure (voir figure 31).

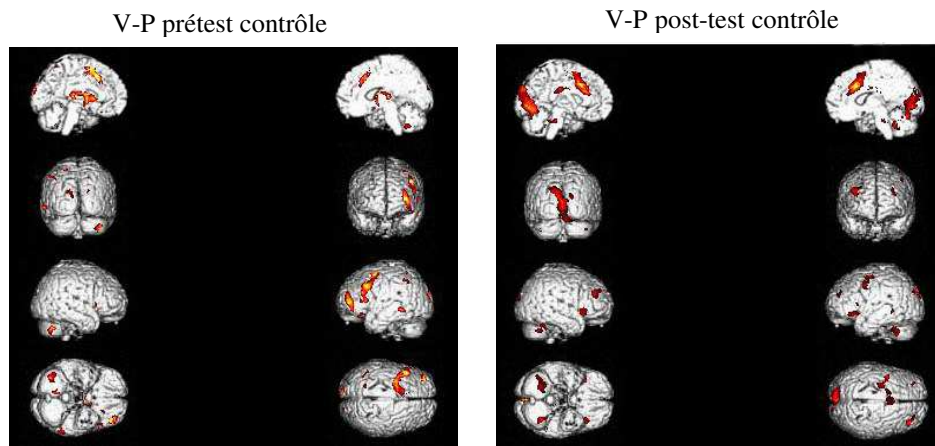


Figure 31 : Comparaison des activations génération de verbes – pseudomots pour le groupe contrôle au prétest et au post-test

Ceci confirmerait la complexité de la tâche de génération de verbes face à la simple lecture de pseudomots. Cet exercice implique un recrutement plus large, et les sujets contrôles auraient réalisé la tâche d'une manière différente, peut-être de

manière plus efficiente au post-test, avec notamment cette fois une activation de la zone de Broca et de sa zone controlatérale.

XIII.5.2.2. L'activité sous-corticale

Les patterns d'activations des structures sous-corticales sont tout particulièrement intéressants. Il semble notamment que ces structures ne soient impliquées que lorsque des sujets produisent des verbes mais pas lorsqu'ils lisent des pseudomots (hormis au prétest des sujets expérimentaux, ce que nous n'expliquons pas, mais cette activation ne se retrouve pas dans l'analyse des vingt sujets pris ensemble au prétest). Une activation des structures sous-corticales antérieures -les ganglions de la base gauche- et postérieure -le thalamus gauche- s'observe dans les deux groupes au prétest V-R (aussi bien expérimentaux que contrôles). Toutefois, après le traitement, nous trouvons un accroissement bilatéral important de l'activation du putamen et du globus pallidus gauche pour le groupe expérimental (voir tableau XXVII). Par contre, pour le groupe contrôle au post-test, aucune activation subséquente n'est ensuite relevée.

	Groupe expérimental							
	Prétest				Post-test			
	X	Y	Z	TC	X	Y	Z	TC
Ganglions de la base	-11	-5	4	1,75	-13	4	6	10,4

	Groupe contrôle							
	Prétest				Post-test			
	X	Y	Z	TC	X	Y	Z	TC
Ganglions de la base	-16	7	5	0,86				

Tableau XXVII : Comparaison des activités du putamen et du globus pallidus gauche entre les groupes expérimental et contrôle. *Légende* : TC: Taille des clusters (en cm³)

Nous observons clairement une plus grande activation dans les nuclei caudés bilatéraux et dans le globus pallidus gauche après la phase expérimentale, contrairement au groupe contrôle, alors que le putamen reste activé aux différents moments de l'expérience (voir les coupes présentées sur la figure 32)³⁶.

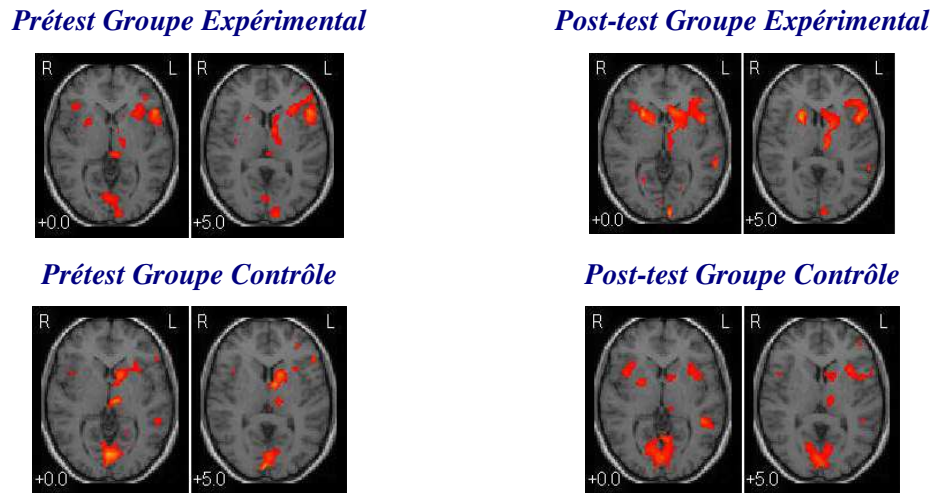


Figure 32 : Comparaison des activations sous-corticales avant et après l'entraînement, pour les groupes expérimental et contrôle (Lefebvre, 2005a, 2005b).

Rappelons que si les ganglions sont plus impliqués dans des activités cognitives de haut niveau, le thalamus soutient des comportements plus primaires, comme l'éveil ou le danger. Ceci rejoindrait notre interprétation plus générale selon laquelle les sujets, au post-test, ont pu conceptualiser l'exercice alors même que les sujets contrôles sont restés à un niveau plus « perceptuel ».

Trois hypothèses peuvent être formulées quant à l'implication exacte des ganglions de la base, bien que les deux premières ne correspondraient pas à ce qui peut être trouvé dans la littérature traditionnelle.

La première serait que ce résultat provient d'une implication sémantique, les ganglions de la base étant impliqués lors de la tâche de génération de verbes et non lors d'une lecture de pseudomots. Ceci rejoindrait d'ailleurs l'observation corticale qui trouve une activation au niveau du gyrus temporal postérieur au post-test.

³⁶ Il est utile de rappeler que les images neurologiques présentent la partie gauche du cortex à droite de l'image (R = right ; L = left).

La deuxième hypothèse serait que l'activation observée reflète l'activité nécessaire lors de la sélection de mots, caractéristique d'une tâche de génération de verbes. Cette fonction est pourtant habituellement dévolue à la zone de Broca.

Une troisième hypothèse, nettement plus séduisante, serait que cette activation marque l'activité syntaxique des sujets. En effet, plusieurs d'entre eux ont fait part d'un choix particulier pour certains mots lors de la tâche. Ils décelaient en effet le radical de l'item présenté (e.g. vend- pour vendeur, bross- pour brosse voire livr- pour livre), et formulaient silencieusement le verbe correspondant en appliquant une simple règle grammaticale (i.e. adjonction de terminaisons pour former un verbe). Nous croyons que ce genre d'activité mentale est en parfaite adéquation avec les observations d'Ullman (2001, 2004), qui situe l'application de règles grammaticales dans les structures sous-corticales.

Une analyse individuelle de l'activité sous-corticale montre d'ailleurs que la moitié du groupe expérimental présente une activation du nucleus caudé gauche plus importante (i.e. une taille de cluster plus importante après l'entraînement). Par comparaison, aucun sujet du groupe contrôle ne montre d'activation significative au post-test (voir tableau XXVIII).

Sujets	Prétest	Post-test
<i>Groupe Expérimental</i>		
D.T.	0	0
L.E.	0,55	0
L.A.	0	0
R.D.	0	0
L.J.	0	4,42
G.O.	2,27	0,66
A.V.	0	1,2
P.J.	1,14	6,7
P.S.	0	1,55
F.S.	0	0,7
<i>Groupe Contrôle</i>		
C.O.	0	0
T.P.	1,99	0
D.T.	0	0
B.M.	0,12	0
F.A.	0	0
L.S.	1,07	0
V.A.	0	0
L.L.	0,38	0
D.D.	0	0
D.P.	0	0

Tableau XXVIII : Comparaison des tailles de clusters (en cm³) entre le prétest et le post-test dans le nucleus caudé gauche

La comparaison entre les groupes est non-significative au prétest ($Z=.177$, $\alpha = .912$). Selon nous, si l'activation des ganglions de la base gauches ne ressort pas chez une majorité de sujets (notamment contrôle), c'est simplement dû au choix du seuil statistique considéré. Ceci ne veut pas indiquer pour autant une absence complète d'activation chez les autres sujets.

Au post-test par contre, une différence intergroupe significative est mise en évidence en faveur du groupe expérimental ($Z = 2.8$, $\alpha = .023$). Il est intéressant de constater que tous les sujets présentant une plus grande activation au post-test ont été soumis à une phase d'entraînement ($N=5$). Ceci pourrait constituer un indicateur fort en faveur d'un effet de l'intervention sur l'activation de cette structure spécifiquement.

XIII.6. Conclusions

L'entraînement à la détection de séquences, fondé plus précisément sur la perception de régularités, semble donc développer l'activation du cortex temporal supérieur et des structures sous-corticales antérieures gauches. Ceci peut selon nous être relié aux résultats de Saffran et al. (1996), pour qui habiletés probabilistes et langage sont fortement interconnectés, l'entraînement à l'un pouvant développer l'habileté à l'autre.

Si nous nous référons aux travaux d'Ullman (2001, 2004), nous pouvons observer que les ganglions de la base sont impliqués durant l'activité syntaxique, mais également lors d'exercices non-verbaux. Nous pensons que la spécificité des outils utilisés, qui permettent un apprentissage à la perception de règles, a peut-être permis le développement du langage chez les sujets, plus précisément de leur capacité à utiliser des règles syntaxiques. Il est possible selon nous que des exercices fondés sur la perception de régularités, qui stimulent les ganglions de la base, développent ainsi diverses fonctions cognitives comme le langage, supportées par ces structures.

Toutefois, l'activation du gyrus temporal au post-test au sein du groupe expérimental ne nous permet pas de rejeter l'hypothèse d'un développement non pas syntaxique, mais sémantique. De plus, l'ensemble de ces résultats a été obtenu auprès d'une population particulière, à savoir des étudiants universitaires. Tant au niveau psychométrique qu'au niveau de l'imagerie, il convient de valider ces résultats auprès d'autres échantillons, en faisant varier plusieurs variables. Deux d'entre elles nous semblent fondamentales, de part leur implication reconnue sur le

fonctionnement cérébral : le niveau socioculturel du sujet, ainsi que son degré de latéralité. Toutefois, avant de présenter les résultats relatifs à ces variables, il convient d'également tester la seconde compétence cognitive particulièrement influencée par les dispositifs R.C.S.F. : l'organisation visuospatiale. En effet, des résultats très concluants avaient été obtenus lors de l'expérimentation des outils, il nous semble dès lors pertinent de s'interroger sur le développement neuronal éventuellement subséquent.

Chapitre XIV : Développer les aires de l'organisation visuospatiale

L'organisation visuospatiale est souvent décrite comme particulièrement importante lors d'activités de lecture, c'est pourquoi nous nous intéressons à cette fonction. De plus, des résultats encourageants ont été obtenus avec des enfants ayant manipulé les labyrinthes dynamiques, et notamment ayant construit les circuits, ce qui suggère une piste pour mieux comprendre d'où proviennent les évolutions au niveau du langage.

Ce chapitre décrira plus en profondeur l'état actuel des connaissances sur le domaine, ainsi que ses principaux modèles. Nous développerons ensuite l'expérience sous imagerie réalisée, ainsi que les principaux résultats et enseignements de celle-ci.

XIV.1. Introduction

Un large consensus est aujourd'hui rencontré concernant l'existence d'une représentation interne de l'environnement extrapersonnel. La représentation du « *qu'est-ce qui est où ?* », selon l'expression de Petit et Zago (2002), est en fait fortement distribuée, impliquant des niveaux hiérarchiques organisés et des traitements sous-tendus dans une large part du cortex.

L'un des principaux canaux d'entrée d'informations est la vision. Lorsque cette modalité est utilisée, la perception et le traitement des stimuli par l'individu posent néanmoins deux problèmes :

- l'information à traiter est souvent perdue parmi des stimulations visuelles non pertinentes,
- certains stimuli ont une durée de vie trop brève pour être traités.

Selon Petit et Zago (2002), trois systèmes cognitifs vont être recrutés pour pallier à ces difficultés :

- 1) la sélection et la focalisation de l'attention visuospatiale, qui permettront de sélectionner et d'isoler l'information pertinente ;
- 2) la mémoire de travail visuelle, qui va maintenir l'information en mémoire alors même que la présence physique du stimulus aura disparu ;
- 3) l'imagerie mentale visuelle, qui va élaborer et transformer des représentations analogiques stockées en mémoire à long-terme, construites par l'expérience.

Il est aujourd'hui établi que ces fonctions partagent des structures cérébrales communes, même si ces trois champs ont été investigués séparément.

XIV.2. La sélection et la focalisation de l'attention visuospatiale

La perception de l'environnement repose sur plusieurs niveaux de traitement au sein du cortex visuel. Il s'agit d'un processus actif qui sélectionne une partie de l'espace perçu, où une quantité limitée d'informations visuelles est traitée et interprétée. En fait, ce qu'un sujet regarde et ce qu'il sait de son espace extrapersonnel influencent considérablement ce qui se trouve représenté dans le cortex visuel ; ainsi le lobe occipital ne donne pas le même poids à toutes les parties de l'image rétinienne, et ceci dès V1³⁷. La représentation de l'image rétinienne est fonction de l'endroit où se trouve portée l'attention.

³⁷ Zone de perception visuelle primaire (équivalent à la zone de Brodmann 17)

Les étapes de la sélection et de la focalisation de l'attention visuospatiale

1) La saccade oculaire

Face à un nouvel environnement, l'exploration visuelle va s'effectuer en déplaçant le regard à l'aide de mouvements rapides des yeux (entre 50 et 70 ms, développant un potentiel évoqué appelé « P1 »). Ces saccades oculaires ont pour but de placer la fovéa, c'est-à-dire la partie de la rétine où l'acuité est optimale, au centre de chaque objet d'intérêt. Une fois le regard posé, l'ensemble de ses caractéristiques (sa couleur, sa forme, sa vitesse de déplacement,...) va être analysé afin de juger la pertinence de l'objet. Sur le plan oculomoteur, cette prise d'information peut durer jusqu'à 250 ms et représente une période de fixation oculaire.

Les régions corticales et sous-corticales activées lors de la préparation et de l'exécution des saccades oculaires (i.e. la sélection des zones visuelles) sont aujourd'hui relativement bien définies (Petit et Zago, 2002). Au niveau cortical, un réseau fronto-pariétal rassemble les structures systématiquement mises en jeu lors de la réalisation de saccades visuellement guidées : les champs oculomoteurs frontaux (COF), supplémentaires (COS) et pariétaux (COP). Les champs oculomoteurs frontaux sont situés le long du sillon précentral en regard du sillon frontal supérieur. Ils permettent le contrôle des mouvements oculaires : une lésion de ces COF induit une déviation ipsilatérale du regard à l'hémisphère lésé et une incapacité à contrôler les saccades réflexes. Ils participent à la transformation des percepts visuels en commandes motrices et jouent donc un rôle direct dans la production des saccades en relation avec l'image rétinienne. Les champs oculomoteurs supplémentaires, situés sur la partie supérieure du gyrus frontal supérieur, jouent un rôle moins prépondérant dans la production du mouvement de l'œil. Leur rôle porte sur le contrôle temporel et le déclenchement des séries de saccades. Les champs oculomoteurs pariétaux, enfin, sont localisés sur le sillon intrapariétal et concernent la représentation spatiale des cibles vers lesquelles sont élaborées les saccades.

Au niveau sous-cortical, le striatum et le thalamus sont également activés lors de l'exécution des saccades visuellement guidées. Ils constituent, avec le réseau cortical des champs oculomoteurs fronto-pariétaux, la boucle cortico-baso-thalamo-corticale de l'oculomotricité.

2) l'attention visuelle

Il semble que l'attention visuelle soit soutenue par un réseau proche de celui contrôlant le système saccadique. Ainsi, le réseau cortical des champs oculomoteurs (COF, COS, COP) contrôlerait le déplacement du faisceau attentionnel en tout point de l'espace extrapersonnel en codant les déplacements comme s'il s'agissait de saccades oculaires. Toutefois des zones cérébrales supplémentaires sont alors mises en jeu. En effet, pour focaliser son attention, il est nécessaire de désengager le regard de l'endroit fixé, déplacer son attention et la réengager sur la nouvelle information cible, chaque étape étant soutenue par un réseau neuronal précis (Gazzaniga et al., 2002) :

- le lobe pariétal soutient le désengagement de l'attention pour la diriger sur une autre cible (plus particulièrement le lobe pariétal droit) ;
- le colliculus supérieur et le mésencéphale permettent le déplacement de l'attention ;
- le thalamus permet l'attention sélective dans le champ controlatéral et la nouvelle fixation.

La théorie la plus connue sur les bases neuronales de l'attention spatiale a été proposée par Mesulam en 1981, révisée en 1990 puis en 1998. Selon ce modèle, les processus attentionnels régis dans l'espace extrapersonnel sont issus de la mise en jeu d'un réseau distribué construit autour de trois épices corticaux et d'une composante réticulaire sous-corticale (voir figure 33).

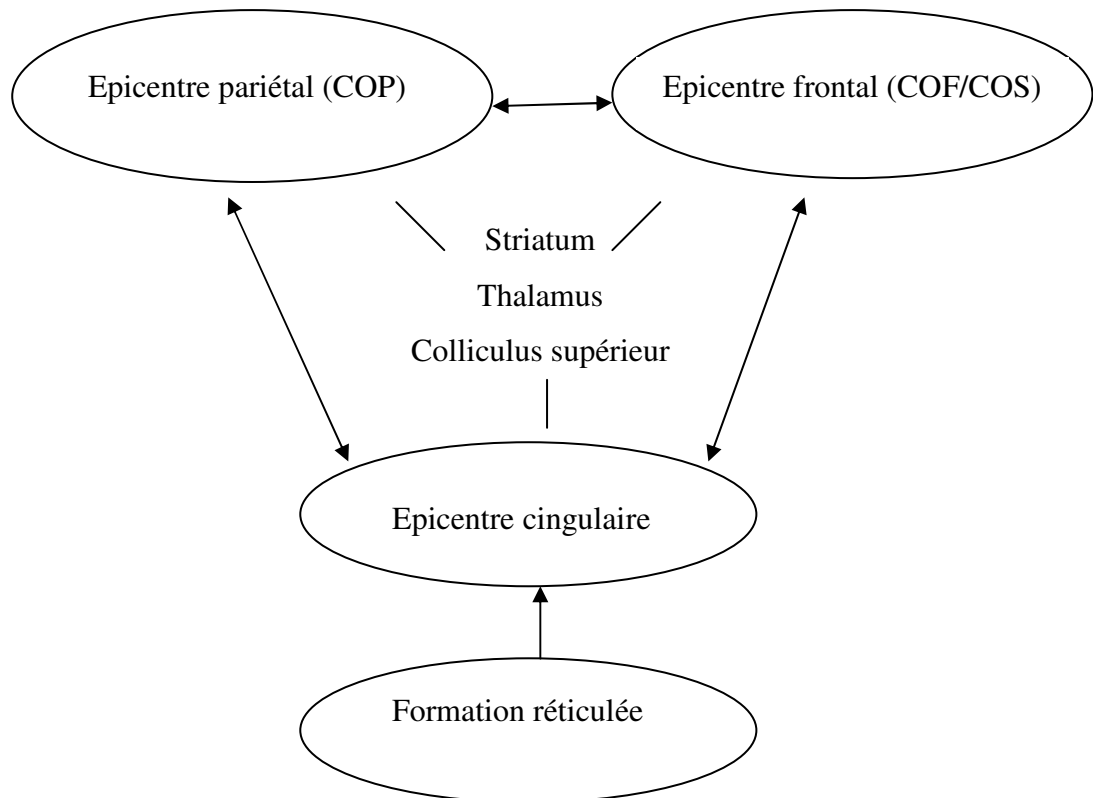


Figure 33 : Le réseau visuospatial selon Mesulam (1998)

La formation réticulée³⁸ module l'éveil et la vigilance nécessaires aux processus attentionnels.

L'épicentre frontal est centré sur les champs oculomoteurs frontaux et supplémentaires, et donne accès à une représentation motrice de la distribution des processus d'exploration et d'orientation ; l'épicentre pariétal est centré sur le sillon intrapariétal et le cortex pariétal hétéromodal environnant. Il inclut les champs oculomoteurs pariétaux et produit une représentation multimodale de l'espace extrapersonnel ; l'épicentre cingulaire, particulièrement sa partie antérieure, concerne l'aspect motivationnel de la représentation de l'attente et de la pertinence.

³⁸ « La formation réticulée est une longue colonne de tissu nerveux qui s'étend de la moelle cervicale au diencéphale. Elle occupe, au centre du tronc cérébral, l'espace situé entre les grandes voies descendantes et ascendantes et les noyaux des nerfs crâniens. Elle forme un réseau multisynaptique non spécifique très complexe, placé au carrefour des trois grands systèmes sensitif, moteur et végétatif » (<http://neurobranches.chez.tiscali.fr/sommeil/systnerveux.html>, le 16/12/05).

XIV.3. La mémoire de travail visuelle

Lorsqu'une stimulation visuelle survient, l'information est perçue par le cortex occipital controlatéral. Gazzaniga et al. (2002) expliquent qu'une dissociation fonctionnelle est ensuite observée en neuroimagerie selon que l'individu est confronté à une tâche de localisation spatiale ou d'identifications d'objets (dissociation qui a donné naissance à la théorie des deux voies de traitements). Selon ces auteurs, lors d'une tâche de localisation, la voie dorsale est activée (cortex visuel extrastrié/lobe pariétal), alors qu'une tâche d'identification active la voie ventrale, temporale. La voie dorsale répond au « où ? » et donne la place dans l'espace de l'objet ; la voie ventrale répond au « quoi ? » et permet l'analyse des caractéristiques de l'objet (couleur, forme, ...) afin de l'identifier. Par la suite, les informations sont transmises plus antérieurement au lobe frontal afin d'être traitées et mises en mémoire de travail.

La mémoire de travail, notamment visuelle, se situe en effet dans le cortex dorsolatéral préfrontal correspondant aux zones de Brodmann 9 et 46. Selon Wilson et al. (1993), ce cortex s'active différemment selon que l'individu retient la nature de l'objet observé (activation de la partie ventrale du cortex dorsolatéral ; en jaune sur la figure 34) ou sa position dans l'espace (dans la partie dorsale ; en rouge sur la figure 34). Une fois les informations traitées par la mémoire de travail, les informations sont transmises au cortex moteur si nécessaire.

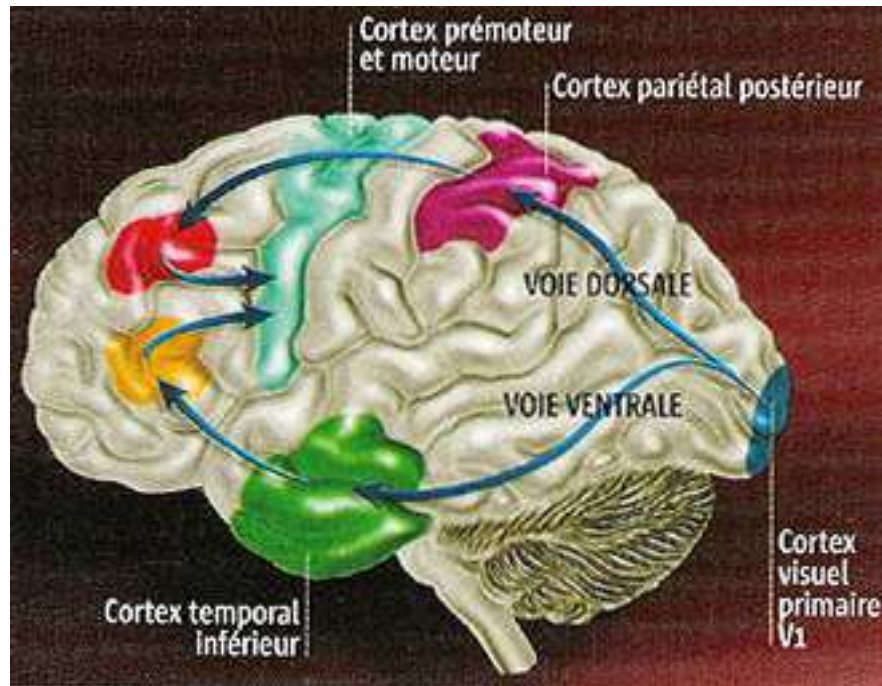


Figure 34 : Représentation des voies dorsales et ventrales³⁹

XIV.4. Le maintien et la manipulation d'informations spatiales

Un certain nombre de régions autres que celles du cortex préfrontal sont également activées lors d'une tâche de mémoire impliquant l'organisation visuospatiale. Ces régions constituent un ensemble sur lesquelles le cortex préfrontal exerce un contrôle descendant (*top-down*) du même ordre que celui portant sur les processus attentionnels. L'une des expériences princeps ayant permis d'isoler les bases neuronales de la MDT spatiale a été effectuée en Pet-Scan par Jonides et al. (1993). Ces auteurs ont comparé les bases neuronales de la mémorisation spatiale et celles de la perception spatiale. Ils constatent que, comparé à une simple activité de perception, le maintien en mémoire de localisations spatiales implique plus fortement les régions occipitale, pariétale, prémotrice et préfrontale inférieure droites. Ce même auteur a ensuite étudié le maintien en mémoire de localisations spatiales et le maintien en mémoire de formes. Si le maintien d'informations concernant les

³⁹ http://membres.lycos.fr/neuropsychologie/images/cerveau_vision.jpg le 16/12/05.

localisations visuospatiales présente un pattern d'activation analogue à celui observé lors de la première expérience, le maintien d'informations sur des formes implique les cortex frontal inférieur, temporal inférieur et pariétal de l'hémisphère gauche. Il y aurait donc dissociation entre une tâche purement spatiale qui active l'hémisphère droit et une tâche de mémoire d'objet qui implique l'hémisphère gauche.

Au-delà de ces trois grands aspects, d'autres résultats permettent de poser certaines hypothèses concernant les activations cérébrales impliquées dans le cadre de tâches visuospatiales. Notamment, Robertson et Lamb (1991), dans une recherche approfondie, ont pu mettre en évidence certaines activations en fonction du type d'attention considérée. Selon eux, l'organisation hiérarchique des objets implique la coordination d'au moins quatre sous-systèmes séparés :

- un premier qui perçoit les propriétés globales de la figure (associé aux régions pariéto-temporales supérieures postérieures droites) ;
- un autre qui perçoit les propriétés locales d'une figure (associé aux régions pariéto-temporales supérieures postérieures gauches) ;
- un troisième qui contrôle la distribution des ressources attentionnelles de ces sous-systèmes (associé aux lobes pariétaux latéral droit et gauche) ;
- un dernier qui interconnecte les propriétés locales et globales et qui serait soutenu par les régions pariéto-temporales postérieures.

Le modèle de Robertson et Lamb ne reprend pas l'influence des structures sous-corticales, associant les ressources attentionnelles aux lobes pariétaux. Cette dernière analyse a par la suite été réfutée, l'attention étant soutenue par les structures limbiques et sous-corticales.

L'intérêt de l'investigation des fonctions visuospatiales est leur implication possible dans le cadre d'activités de lecture. Il semble en effet qu'elles soutiennent la compétence de lecture, notamment via leur implication dans la perception visuelle des patterns écrits. Une étude préalable (Lefebvre, 2002a) ayant montré une évolution de l'habileté visuospatiale suite à l'utilisation des labyrinthes dynamiques, nous avons tenté d'observer l'influence de leur utilisation sur le fonctionnement cérébral sous-tendant cette habileté. Cette recherche vise également à définir quelle composante de l'organisation visuospatiale est susceptible d'être développée.

XIV.5. Hypothèses

XIV.5.1. Au niveau psychométrique

1. L'entraînement proposé devrait montrer, au niveau des résultats psychométriques, une évolution des sujets au test des cubes, comme précédemment observé auprès de sujets jeunes (Lefebvre, 2002b).

XIV.5.2. Au niveau IRMf

2. La tâche des cubes se veut être une épreuve d'investigation des fonctions visuospatiales. Les activations résultantes devraient reprendre les différentes zones mises en évidence lors des précédentes études, à savoir un large réseau occipito-pariéto-frontal, avec activation des structures sous-corticales postérieures, à savoir le thalamus et le colliculus supérieur.
3. Le cingulum, responsable des compétences attentionnelles, devrait quant à lui décroître au post-test, du fait de l'habituation du sujet à la tâche et de l'optimisation des fonctions qui sous-tendent l'organisation visuospatiale.
4. L'entraînement aux labyrinthes dynamiques devrait amener un renforcement de l'activation du réseau neuronal sous-tendant l'organisation visuospatiale, voire l'activation de zones différentes.

XIV.6. Méthodologie

XIV.6.1. Population

Vingt volontaires sains francophones -14 femmes et 6 hommes-, âgés de 18 à 20 ans, ont participé à cette étude. Tous les sujets étaient droitiers, ce qui a été confirmé par un score situé entre 75 et 100 à l'échelle de latéralité « *Edinburgh handedness scale* » (Ransil et Schacter, 1994). La sélection des sujets s'est faite une semaine environ avant les prétests IRMf. Les participants sélectionnés ont ensuite donné leur consentement écrit pour poursuivre l'étude. Cette recherche a été approuvée par le Comité d'Ethique Médicale de l'Université de Mons-Hainaut.

XIV.6.2. Plan expérimental

Le plan expérimental est identique à celui proposé lors des activités de lecture (voir chapitre XIII).

Chaque sujet a été testé afin d'évaluer sa capacité visuospatiale à l'aide de l'item des cubes issu de la batterie de Wechsler (WAIS-III ; Wechsler, 1997), lors du prétest et du post-test deux à trois mois plus tard.

Les résultats au prétest ont permis de diviser le groupe des vingt sujets en deux groupes de dix équivalents. La proportion de sujets hommes/femmes dans les deux groupes a été respectée.

Chaque participant a ensuite été confronté au protocole IRMf. Après l'évaluation, le groupe expérimental (GE) a été soumis à une phase d'entraînement basé sur la perception de régularités environnementales, présentées à l'aide des labyrinthes dynamiques. Le groupe contrôle (GC) n'a quant à lui pas réalisé d'activités particulières. Une fois la phase expérimentale terminée, les participants des deux groupes ont été amenés à repasser une nouvelle évaluation psychométrique et à représenter une séance IRMf.

XIV.6.3. Session expérimentale

Les dix sujets du groupe expérimental ont été soumis individuellement à quatre séances de manipulation de labyrinthes dynamiques (Lefebvre, 2005a). Chaque séance durait une heure pendant quatre semaines à raison d'une séance par semaine. La première séance avait pour but la familiarisation au dispositif ; lors des trois suivantes, les sujets construisaient et exploitaient dix circuits de complexité croissante. Comme précédemment, une attention particulière a été portée sur la seconde phase afin d'entraîner le sujet à la mise en évidence des régularités inhérentes au circuit.

XIV.6.4. Séquences IRM

L'acquisition des scans IRM a été réalisée sur une machine Philips Intera 1.5T. Les images fonctionnelles ont été obtenues par une méthode de contraste dépendante du niveau d'oxygène (BOLD) en utilisant une séquence EPI basée sur un écho de gradient « *single-shot* » ayant les paramètres suivants : temps de répétition de 3000 ms, un temps d'écho de 50 ms, une taille de champ de 200 mm, une matrice 64 x 64 avec 32 coupes de 4,85 mm d'épaisseur couvrant l'entièreté du scalp. Un scan anatomique de référence était également acquis pour chaque sujet en utilisant une séquence T1 basée sur un écho de gradient 3D, la résolution isotropique étant de l'ordre de 1,3 mm.

XIV.6.4.1. Le protocole

L'expérience IRMf impliquait la présentation visuelle de 30 formes sans sens et de 30 exercices « cubes », comme lors des recherches précédentes.

XIV.6.4.2. L'analyse des données

Les images acquises ont été analysées dans un second temps à l'aide du logiciel SPM2 (University College of London, UK). Les étapes de l'analyse incluaient le réaligement des images fonctionnelles, la coregistration entre les scans fonctionnels et le scan anatomique, la normalisation de tous les scans dans l'atlas de Talairach (Talairach et Tournoux, 1988) et l'application d'un filtre gaussien, le smoothing étant de 10 mm (Friston et al., 1995). Les analyses pour chaque sujet ont été réalisées en utilisant un modèle de type « box-car » lié à une estimation de la réponse hémodynamique. Les clusters d'activation de chaque session ont été définis en appliquant un seuil statistique de $t = 4.7$ ($p < .005$ non corrigé au niveau du cluster). Ce seuil est plus élevé que pour l'expérience langage, l'activation cérébrale étant plus robuste et plus massive lors des tâches visuospatiales.

Ensuite, une analyse statistique de type « random-effects » a été réalisée afin de vérifier les activations significatives entre les groupes contrôle et expérimental, en utilisant les images de contrastes obtenues lors de l'analyse individuelle (Friston et al., 1999). Les mêmes seuils statistiques ont été choisis pour les analyses de groupes et pour les analyses intra-sujets.

XIV.7. Résultats

XIV.7.1. Résultats aux tests psychométriques

Les résultats obtenus par les sujets sont présentés dans le tableau XXIX⁴⁰.

⁴⁰ Rappelons que si l'item des cubes est évalué sur 20, la moyenne de la population est de 10.

sujets	Résultats		
	prétest	post-test	gain relatif
<i>expérimentaux</i>			
D.T.	9	12	.27
L.E.	10	12	.20
L.A.	10	14	.40
R.D.	11	12	.11
L.J.	7	13	.38
A.V.	5	10	.33
G.O.	10	16	.60
P.J.	11	17	.67
P.S.	14	17	.50
F.F.	10	10	.00
<i>contrôles</i>			
T.P.	12	11	-.08
D.T.	10	11	.10
C.O.	10	10	.00
B.M.	12	17	.62
F.A.	8	12	.33
L.S.	8	11	.25
V.A.	12	16	.50
D.D.	10	12	.20
D.P.	9	11	.18
L.L.	6	10	.29

Tableau XXIX : Notes standardisées obtenues par les sujets au test des cubes de l'échelle de Wechsler, ainsi que le calcul des gains relatifs

Résultats aux cubes - moyennes des rangs	Groupe expérimental (N = 10)	Groupe contrôle (N = 10)	U (2 issues)
Prétest	10,55	10,45	U = 49,5 ($\alpha = .969$)
Post-test	12,15	8,85	U = 33,5 ($\alpha = .204$)
Gains relatifs	12,10	8,90	U = 34 ($\alpha = .226$)

Tableau XXX : Moyennes des rangs et valeurs U issues de la comparaison entre les groupes expérimental et contrôle pour l'item des cubes

Les résultats présentés dans le tableau XXX montrent que les groupes sont équivalents au début de l'expérience. Il n'y a toutefois pas de différences significatives au post-test non plus, ni lorsque la technique des gains relatifs est utilisée.

Une analyse plus fine du tableau XXIX montre toutefois qu'un individu particulier du groupe expérimental, F.F., n'a pas évolué au post-test, contrairement à la tendance générale. Pour information, nous avons réitéré l'analyse des résultats, en le soustrayant de l'échantillon (voir tableau XXXI).

Résultats aux cubes - moyenne des rangs	Groupe expérimental (N = 9)	Groupe contrôle (N = 10)	U
Prétest	10	10	U = 44 ($\alpha = 1$)
Post-test	12,28	7,95	U = 24,5 ($\alpha = .095$)
Gains relatifs	12,17	8,05	U = 25,5 ($\alpha = .113$)

Tableau XXXI : Moyennes des rangs et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes pour l'item des cubes, un individu du groupe expérimental non inclus

L'analyse montre que pour le post-test, une tendance à la significativité (.095) apparaît alors même que nous ne comparons que 9 sujets à 10. Si l'effet est moins important chez les adultes que chez les enfants (comme montré au chapitre XI), nous pouvons quand même postuler un éventuel effet du traitement sur la compétence visuospatiale (en restant prudent du fait du sujet éliminé) telle que mesurée par les Cubes de Wechsler.

XIV.7.2. Résultats IRMf (voir annexe 21)

Nous avons comparé les activations lors de la tâche des cubes et la tâche de repos. Une première analyse a porté sur l'ensemble des sujets au prétest (N=20), afin d'avoir une ligne de base pour nos analyses.

Les résultats sont présentés comme suit :

- en premier lieu la discussion des analyses concernant le prétest pour l'ensemble des sujets (voir tableau XXXII),
- ensuite la discussion des résultats spécifiques aux groupes expérimental et contrôle (voir tableaux XXXIII et XXXIV).

XIV.7.2.1. Activations lors du prétest pour le groupe total

<i>Région (Zone de Brodmann)</i>		Groupe total		
		prétest		
		X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>				
Zone prémotrice (6)	G	-52	8	28
	D	54	12	30
Champs oculomoteurs frontaux (8)	G	-30	-2	54
	D	26	10	56
<i>Lobe Pariétal</i>				
Champs oculomoteurs pariétaux (7)	G	-20	-72	52
	D	24	-72	52
<i>Lobe Occipital</i>				
	G	-24	-70	-22
	D	24	-68	-24
<i>Cingulum antérieur</i>				
	G	-4	16	46
	D	4	24	42
<i>Zones sous-corticales</i>				
Colliculus supérieur/Thalamus		-16	-26	4
<i>Cérébellum</i>				
Gauche		oui ⁴¹		
Droite		oui		

Tableau XXXII : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour l'ensemble des sujets au prétest lors de l'épreuve des cubes – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/droite (+) ; Y = postérieur (-)/antérieur (+) ; Z = bas (-)/haut (+))

⁴¹ L'indication « oui » signifie qu'une activation claire est relevée lors de l'analyse, mais que la taille du cluster ne permet pas de localisation précise.

L'activation observée au prétest est clairement définie, avec un réseau d'activations comprenant :

- un pôle frontal, notamment la zone prémotrice et les champs oculomoteurs frontaux,
- un pôle pariétal, et plus précisément les champs oculomoteurs pariétaux,
- un pôle occipital,
- le cingulum, activé de manière bilatérale,
- certaines structures sous-corticales postérieures, à savoir le thalamus et le colliculus,
- les cerebellum gauche et droite (voir figure 35).

C-R prétest groupe total

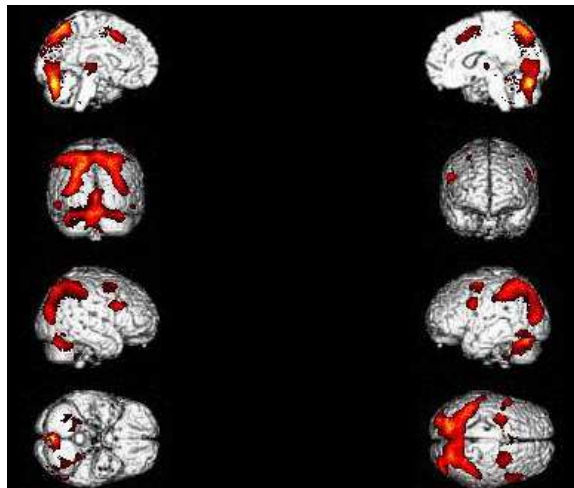


Figure 35 : Activations cubes – repos au prétest chez les 20 sujets

En fait, nous retrouvons le large pattern postéro-antérieur du traitement visuel, tel que décrit par Gitelman et al. (2000) ou Mellet et al. (2000).

XIV.7.2.2. Activations du groupe expérimental

Région (Zone de Brodmann)		Expérimental					
		prétest			post-test		
		X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>							
Aire prémotrice (6)	D	56	14	28			
Champs oculomoteurs frontaux (8)	G	-26	-4	58	-26	0	58
	D	28	10	54	22	6	54
<i>Lobe Pariétal</i>							
Champs oculomoteurs pariétaux (7)	G	-14	-74	44	-22	-74	40
	D	26	-60	46	10	-64	60
<i>Lobe Occipital</i>							
Lingual (17)	G				-30	-52	-18
	D	0	-76	-20	30	-58	-14
<i>Cingulum antérieur</i>							
	G	-8	10	52			
	D	0	22	46			
<i>Cérébellum</i>							
	G	-6	-68	-30			
	D	32	-62	-32	28	-58	-22

Tableau XXXIII : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour le groupe expérimental lors de l'épreuve des cubes – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/droite (+) ; Y = postérieur (-)/antérieur (+) ; Z = bas (-)/haut (+))

Le groupe expérimental présente le pattern classique d'activations pour ce genre de tâche à savoir, un réseau fronto-pariéto-occipital associé à des activations des cingulum gauche et droite et des cerebellum. Lors du post-test, ce réseau est à nouveau actif, avec toutefois une activation moindre de l'aire prémotrice droite et des aires cingulaires. La figure 36 schématise les activations observées.

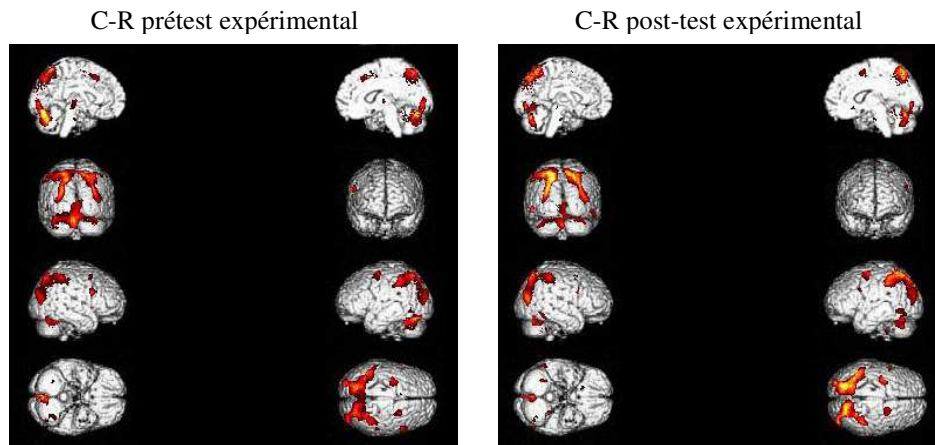


Figure 36 : Comparaison des activations cubes – repos pour le groupe expérimental au prétest et au post-test

XIV.7.2.3. Activations du groupe contrôle

<i>Région (Zone de Brodmann)</i>		Contrôle					
		prétest			post-test		
		X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>							
Zone prémotrice (6)	G	-46	6	26	-50	6	22
	D	44	2	28	46	8	30
Champs oculaires frontaux (8)	G	-22	2	60	-24	-2	50
	D	22	8	58	22	6	60
<i>Lobe Pariétal</i>							
Champs oculomoteurs pariétaux (7)	G	-4	-66	58	-32	-58	54
	D	4	-66	60	40	-42	50
<i>Lobe occipital</i>							
Lingual (17)	G	-6	-82	-6	-26	-74	-22
	D	4	-78	-22	30	-52	-12
Cuneus (19)	D	34	-86	18			
<i>Cingulum antérieur</i>							
	G	-4	14	48			
	D	5	8	50			
<i>Zones sous-corticales</i>							
Colliculus supérieur/Thalamus	G	-18	-30	8	-10	-20	8
<i>Cérébellum</i>							
	G	-18	-42	95			
	D	24	-34	-34			

Tableau XXXIV : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour le groupe contrôle lors de l'épreuve des cubes – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le groupe contrôle présente le même pattern d'activation fronto-pariéto-cerebello-occipital. Nous observons également une réponse des cingulum bilatéraux et des structures sous-corticales inférieures gauches. Au post-test, le réseau d'activation est identique, hormis un décroissement d'activation au niveau des cingulum et des cerebellum.

La figure 37 permet d'observer les activations présentées dans le tableau XXXIV.

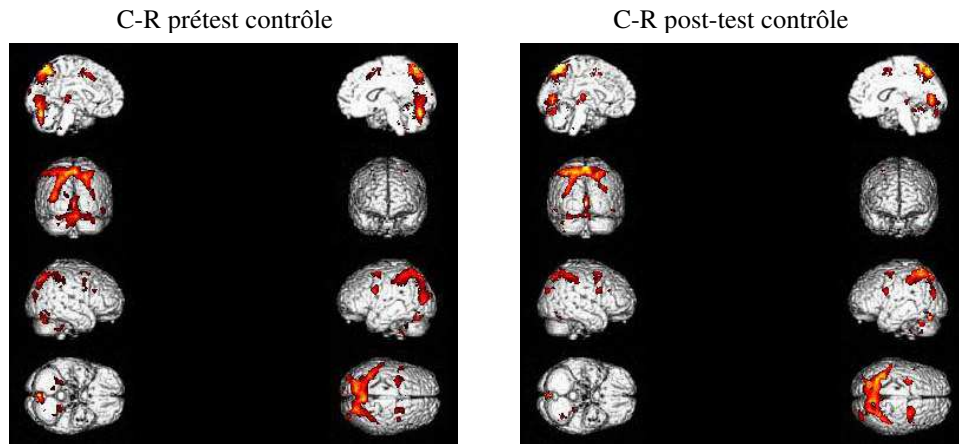


Figure 37 : Comparaison des activations cubes – repos pour le groupe contrôle au prétest et au post-test

XIV.8. Discussion

Les données psychométriques n'indiquent pas d'améliorations significatives chez les sujets expérimentaux après manipulation des dispositifs. Toutefois, un individu au profil atypique a été relevé parmi les participants et si abstraction est faite de celui-ci, une tendance à la significativité est alors relevée. Or, rappelons que cette expérience concerne une population adulte. Il semble donc que les R.C.S.F. puissent également développer un effet tel que celui observé chez les enfants, bien que cela nécessite encore confirmation. **Nous ne pouvons donc valider ou infirmer l'hypothèse 1.**

Les résultats en imagerie mettent clairement en évidence un large réseau d'activations chez tous les participants comprenant :

- un pôle frontal, siège des aires du contrôle visuel et moteur,
- un pôle pariétal traitant de la perception spatiale,
- un pôle occipital, activé par la perception des formes et/ou de leurs couleurs,
- le cingulum, sous-tendant l'attention nécessaire lors de ce type de tâches,

- le thalamus, carrefour des informations transitant entre les aires postérieures et antérieures, s'associant au cingulum dans le cadre de la gestion des ressources attentionnelles,
- le colliculus supérieur, permettant le déplacement du centre attentionnel vers une cible autre,
- le cerebellum gauche, soutien des activités visuospatiales.

Ces résultats confirment l'hypothèse 2.

Concernant la comparaison des activations entre les groupes expérimental et contrôle, elle ne révèle pas de différences majeures : les tendances observées dans le cadre de l'analyse portant sur le groupe total au prétest se retrouvent globalement lors des analyses intragroupes, et les activations observées lors des post-tests sont fort semblables à celles des prétests. L'analyse des tailles des clusters ne met d'ailleurs pas non plus en évidence de différences significatives entre prétest et post-test.

L'analyse des activations au prétest et au post-test au niveau du groupe expérimental ne nous permet pas de valider l'hypothèse 4. En effet, nous n'observons pas de modifications fondamentales du réseau activé lors de la résolution d'exercices visuospatiaux. En fait, seules deux zones s'activent différemment lors de la deuxième passation. Nous observons que l'aire prémotrice droite, active chez les sujets expérimentaux, ne l'est plus lors du post-test. Cela n'est toutefois dû, selon nous, qu'au choix du seuil statistique, une certaine activité étant maintenue au post-test comme le montrent les rends. Il est par contre intéressant de constater que comme prédit (voir **hypothèse 3**), le cingulum antérieur responsable de l'activité attentionnelle est fort recruté au prétest mais ne l'est plus au post-test et ce, tant pour le groupe expérimental que contrôle. Ceci est sans doute dû à un apprentissage issu du test-retest, qui permet aux sujets de réduire l'intensité attentionnelle nécessaire à la résolution de la tâche. Toujours concernant les mécanismes attentionnels, conformément au modèle de Gazzaniga et al. (2002), nous retrouvons l'activation pariétale relatif au désengagement attentionnel, l'activation du colliculus supérieur dans le cadre du déplacement attentionnel et l'activation thalamique afin de fixer à nouveau l'attention. En ce sens, l'absence d'activation de

ces deux dernières structures sous-corticales chez les sujets expérimentaux est inattendue et pourrait éventuellement indiquer l'utilisation d'une stratégie de résolution de problèmes différente de celle utilisée par le groupe contrôle.

Enfin, nous référant aux analyses de Robertson et Lamb (1991), nous retrouvons les activations du lobe pariéto-temporal supérieur, médian et inférieur, ce qui tendrait à prouver que la tâche proposée est bien une tâche visuospatiale, comme nous le postulions. La perception des éléments tant globaux que locaux semble impliquée. Nous pensons d'ailleurs que la manipulation des informations visuospatiales se situe tout particulièrement dans cette zone, au-delà de la simple représentation des stimuli, et que la tâche proposée n'investiguerait finalement que la manipulation des représentations et non le maintien en mémoire de celle-ci.

A contrario, trois grandes zones n'ont pas pu être mises en évidence :

- la première concerne les champs oculaires supplémentaires, traditionnellement rencontrés dans les tâches visuospatiales dans le cadre du contrôle temporel des saccades oculaires (Petit et Zago, 2002). Leur rôle, déjà décrit dans la littérature comme plus accessoire, ne semble pas utile dans le cadre de nos tâches. En fait, la taille relativement modeste des stimuli, présentés en continu dans le paradigme, ne nécessite sans doute pas un contrôle visuel particulièrement intense, comparé à une tâche contrôle également visuelle.
- Le striatum n'a pas non plus été activé par la tâche des cubes, ce qui semble indiquer l'absence d'une élaboration cognitive durable, alors même que nous postulions l'utilisation à tout le moins de la rotation mentale par les sujets, fonction reconnue comme étant sous-tendue par cette structure (Podzebenko et al., 2002).
- Enfin, le cortex dorsolatéral préfrontal, fondamental dans le modèle à double voie de Wilson et al. (1993), n'est pas retrouvé. Les sujets n'ayant pas à retenir les informations relatives au stimulus, il est concevable qu'ils soient amenés à analyser en profondeur la forme, activant alors un réseau dense pariéto-occipital. Par contre, ils ne recruteraient pas les zones dorsolatérales préfrontales sous-tendant l'aspect mnésique dirigeant la réponse motrice. Sans doute en est-il de même lors de la manipulation concrète découlant de la tâche psychométrique.

XIV.9. Conclusion

Les résultats confirment le modèle visuospatial de Mesulam (1998), qui postule l'activation des épices frontaux, pariétaux et cingulaires, ainsi que l'activation de structures sous-corticales, bien que dans notre étude seul le thalamus soit mis en évidence. L'activation frontale n'implique toutefois pas l'aire motrice supplémentaire, contrairement au modèle, mais nous observons une forte composante prémotrice, peut-être due à l'importance du contrôle visuel dans la tâche.

La tâche des cubes proposée semble ne pas mettre en jeu la mémoire de travail (aucune observation préfrontale dorsolatérale n'est rencontrée). La présence simultanée de l'item source et de l'item cible dans un même champ visuel permet sans doute d'éviter la mise en œuvre de cette compétence, le sujet n'ayant pas à mémoriser à moyen terme la représentation du cube à rechercher. Cette remarque semble dès lors valable pour la tâche « concrète », contrairement à ce qui aurait pu être initialement imaginé.

En conclusion, il semble que les observations faites dans le cadre d'études sur les R.C.S.F., relatives à une amélioration de l'organisation visuospatiale, ne se traduisent pas par une modification de l'activité cérébrale, alors même que les résultats psychométriques présentent certaines évolutions. Notons néanmoins, même s'il s'agit uniquement d'une observation clinique, que l'intensité de l'activation pariétale au post-test pour le groupe expérimental est clairement plus élevée qu'au prétest, alors même que cet accroissement d'intensité n'est pas retrouvé chez le groupe contrôle. Sans doute cela constitue-t-il une possible évolution à investiguer.

Il ne nous est pas possible non plus de mettre en évidence un substrat anatomique commun entre les zones impliquées lors de tâches visuospatiales et de lecture qui serait entraînée suite à notre intervention.

Les résultats psychométriques tendraient toutefois à confirmer ce qui avait été observé auprès de populations plus jeunes, à savoir une évolution de l'organisation visuospatiale évaluée à l'aide de l'item des Cubes de Wechsler.

Comme énoncé lors de l'expérience concernant le langage, il est possible que les observations faites proviennent de deux variables fondamentales :

1. Une première hypothèse concerne le choix des individus lors de l'expérience. En effet, ceux-ci étaient d'un niveau socioculturel relativement élevé. L'éducation que ceux-ci ont reçue pourrait avoir atténué les éventuelles progressions. Il est dès lors nécessaire de compléter ces investigations en observant ce qu'une population moins stimulée, par exemple provenant d'un niveau socioculturel moins favorisé, présente comme patterns d'activation.
2. Une seconde hypothèse serait l'impact du degré de latéralité sur les résultats obtenus. En effet, la latéralité, non seulement est directement influencée par l'activation cérébrale, mais elle ne se maîtrise qu'au fil des âges. Elle constitue donc un excellent indicateur d'un éventuel fonctionnement neuronal, tout en pouvant être influencée par l'environnement. Or, si l'échantillon était effectivement composé de droitiers, ils l'étaient à des degrés divers. Il est dès lors pertinent de s'interroger sur les résultats obtenus à la lumière du degré de latéralité des participants.

Ces deux réflexions sont testées dans les chapitres suivants.

Chapitre XV : Etude de l'influence socioculturelle sur la modification des activations cérébrales

XV.1. Introduction

Les résultats obtenus concernant les modifications des activations cérébrales observées suite à la manipulation des dispositifs sont relativement contrastés :

- l'analyse psychométrique concernant le langage ne met pas en évidence d'évolution significative, par contre une observation intéressante est enregistrée au niveau des ganglions de la base et du gyrus temporal supérieur ;
- l'analyse psychométrique concernant l'organisation visuospatiale tend à reproduire les résultats positifs observés chez les enfants mais aucune différence n'est relevée au niveau de l'IRMf.

L'une des principales hypothèses explicatives est le choix de la population étudiée. Lors des expériences présentées préalablement, les sujets étaient des étudiants universitaires, issus d'un milieu favorisé. Or, il est maintenant bien établi qu'un niveau socioculturel élevé favorise l'acquisition de la compétence en lecture (Billard et al., 1991), compétence fortement impliquée tant lors des tests psychométriques utilisés que lors de la présentation des stimuli IRMf langage (langage lui-même influencé par l'habileté visuospatiale). Il est donc évident que les sujets confrontés aux premières recherches sont plus régulièrement stimulés dans le cadre de leur formation. La question qui se pose alors concerne la reproductibilité des résultats lorsque les participants sont issus d'un milieu socioculturel moins favorisé.

Ceci nous a amené à reproduire les expériences précédentes en choisissant un échantillon constitué de sujets dont la formation scolaire n'excédait pas le niveau secondaire supérieur.

XV.2. Hypothèses

XV.2.1. Au niveau psychométrique

1. Les personnes ayant un degré de scolarisation plus faible sont moins stimulés cognitivement, notamment dans leur habileté en lecture. Un entraînement cognitif fondé sur la perception de règles et sur l'organisation spatiale va dès lors avoir un impact plus important, se traduisant par un accroissement des résultats aux tests.

XV.2.2. Au niveau IRMf

2. L'activation cérébrale est influencée par les stimulations externes. Un pattern différent des activations cérébrales relatives au langage devrait dès lors être observé, l'influence des dispositifs devant favoriser plus encore un « switching » postéro-antérieur des activations. Nous attendons donc une réponse plus forte au post-test du lobe frontal, des structures sous-corticales antérieures et du cervelet, alors que les structures occipitales, voire pariétales, devraient être moins actives.
3. Concernant la tâche visuospatiale, nous nous attendons également à un développement des activations des structures multimodales (notamment du cuneus) et des zones frontales.

XV.3. Méthodologie

XV.3.1. Population

Douze volontaires sains francophones -5 femmes et 7 hommes-, âgés de 18 à 35 ans, ont participé à cette étude. Tous les sujets étaient droitiers (score situé entre 75 et 100 à l'échelle de latéralité « *Edinburgh handedness scale* » (Ransil et Schacter, 1994)). La sélection des sujets, suite à un entretien, s'est faite une semaine environ avant les prétests IRMf et psychométriques. Les participants sélectionnés ont ensuite donné leur consentement écrit pour poursuivre l'étude. Cette recherche a été approuvée par le Comité d'Ethique Médicale de l'Université de Mons-Hainaut.

XV.3.2. Plan expérimental

La méthodologie appliquée s'est voulue la plus proche possible des expériences préalables, afin de favoriser les interprétations et comparaisons. Nous avons toutefois décidé de réaliser les exercices visuospatiaux et de langage lors d'une seule et même session, que ce soit lors des passations de tests psychométriques ou des exercices sous IRMf.

Les tests utilisés sont donc les mêmes que précédemment, à savoir le test d'orthographe et de grammaire de Doutriaux et Lepez (1980) et l'item des Cubes issu de la batterie de Wechsler, lors du prétest et du post-test. Nous n'avons pas reproposé le test de vocabulaire de Monballin (1999), du fait de l'absence complète de résultats lors de l'expérience princeps - ce qui était attendu - alors que la phase de tests psychométriques était déjà fort longue.

Les résultats au prétest ont permis de diviser l'ensemble des douze sujets en deux groupes équivalents de six personnes. La proportion hommes/femmes dans les deux groupes a été respectée dans la mesure du possible, à savoir deux femmes et quatre hommes dans le groupe expérimental, et trois femmes et trois hommes dans le groupe contrôle.

Chaque participant a été confronté au protocole IRMf. Après cette évaluation, le groupe expérimental (GE) a été soumis à une phase d'entraînement basé sur la perception de régularités présentées à l'aide des labyrinthes dynamiques. Le groupe contrôle (GC) n'a quant à lui pas été soumis à des activités particulières. Une fois la phase expérimentale terminée, les participants des deux groupes ont été amenés à repasser une nouvelle évaluation psychométrique et à représenter une séance IRMf (soit environ deux mois plus tard).

XV.3.3. Session expérimentale

Les six sujets du groupe expérimental ont été soumis individuellement aux quatre mêmes séances de manipulation de labyrinthes dynamiques que les sujets de l'expérience princeps. Chaque séance durait une heure, pendant quatre semaines, à raison d'une séance par semaine. La première séance avait pour but la familiarisation au dispositif ; lors des trois suivantes, les sujets construisaient et exploitaient dix circuits de complexité croissante. Comme précédemment, une attention particulière a été portée sur la seconde phase afin d'entraîner le sujet à la mise en évidence des régularités inhérentes au circuit.

XV.3.4. Séquences IRM

L'acquisition des scans IRM a été réalisée sur une machine Philips Intera 1.5T. Les images fonctionnelles ont les mêmes caractéristiques que celles obtenues lors des recherches préalables.

XV.3.4.1. Le protocole

Le paradigme IRMf impliquait la présentation visuelle, dans l'ordre, de 10 formes sans sens, 10 pseudomots, 10 mots et 10 exercices « cubes » et ce, à trois reprises. Ces items étaient identiques à ceux présentés lors des deux premières recherches ; de même, les consignes étaient similaires.

Chaque stimulus était présenté 3 secondes au sujet. Chaque session était divisée en 12 blocs de 30 secondes, chaque bloc étant constitué de dix items. La durée totale de la session était de 6 minutes. Comme précédemment, chaque participant présentait deux fois l'ensemble de la session lors des pré- et post-tests afin de s'assurer de l'acquisition correcte d'au moins une session.

XV.3.4.2. L'analyse des données

Les images acquises ont été analysées de la même manière que lors des précédentes recherches, à l'aide du logiciel SPM2 (University College of London, UK). Les clusters d'activation de chaque session ont été définis en appliquant un seuil statistique de $t = 4.5$ pour les comparaisons « langage » (i.e. P-R, V-R, V-P) et de $t = 4.7$ pour la comparaison « visuospatiale » (le seuil choisi était de $p < .005$ non corrigé au niveau du cluster).

XV.4. Résultats

XV.4.1. Résultats aux tests psychométriques

Les résultats obtenus au prétest, au post-test par les sujets, ainsi que leurs gains relatifs aux trois épreuves sont présentés dans le tableau XXXV.

sujets	Visuospatial (/20)			Grammaire (/45)			Orthographe (/45)		
	prétest	post-test	gain	prétest	post-test	gain	prétest	post-test	gain
<i>XP</i>									
A.M.	13	12	-.08	18	19	.02	24	16	-.33
C.D.	11	13	.22	22	27	.22	24	21	-.125
J.F.	11	17	.67	31	31	0	25	17	-.32
L.R.	10	18	.8	29	28	.06	23	22	-.04
O.T.	10	16	.6	36	28	-.22	30	35	.33
D.J.	11	12	.11	26	32	.32	23	21	-.09
<i>contrôles</i>									
A.D.	12	16	.5	35	31	-.11	39	42	.5
F.G.	10	12	.2	21	28	.29	22	27	.22
L.J.	6	10	.29	22	24	.09	21	25	.166
O.S.	10	10	0	25	29	.2	30	29	-.03
S.T.	9	8	-.11	23	31	.36	27	19	-.44
T.T.	10	11	.1	33	37	.33	26	22	-.21

Tableau XXXV : Notes standards au test des cubes de l'échelle de Wechsler et notes brutes au test de grammaire-orthographe de Doutriaux et Lepez (1980), ainsi que le calcul des gains relatifs au prétest et au post-test. *Légende* : XP : expérimentaux

Les comparaisons statistiques des groupes donnent les tableaux suivants.

XV.4.1.1. Prétest

Compétences cognitives Résultats (Ecart-type)	Groupe expérimental (N = 6)	Groupe contrôle (N = 6)	U (2 issues)
Grammaire (/45)	27 ($\sigma=6,4$)	26,5 ($\sigma=6$)	U = 16,5 ($\alpha = .810$)
Orthographe (/45)	24,8 ($\sigma=2,6$)	27,5 ($\sigma=6,5$)	U = 14,5 ($\alpha = .573$)
Cubes (/20)	11 ($\sigma=1,09$)	9,5 ($\sigma=1,97$)	U = 8 ($\alpha = .094$)

Tableau XXXVI : Moyennes, écarts-types aux prétests et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes au prétest

Les résultats présentés dans le tableau XXXVI montrent que les groupes sont équivalents au début de l'expérience, bien qu'une faible significativité en faveur du groupe expérimental soit observée.

XV.4.1.2. Post-test

Compétences cognitives Résultats (Ecart-type)	Groupe expérimental (N = 6)	Groupe contrôle (N = 6)	U (2 issues)
Grammaire (/45)	27,5 ($\sigma=4,6$)	30 ($\sigma=4,3$)	U = 13 ($\alpha = .417$)
Orthographe (/45)	22 ($\sigma=6,8$)	27,3 ($\sigma=8$)	U = 8,5 ($\alpha = .127$)
Cubes (/20)	14,7 ($\sigma=2,7$)	11,2 ($\sigma=2,7$)	U = 4,5 ($\alpha = .029$)

Tableau XXXVII : Moyennes, écarts-types aux post-tests et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes au post-test

Au post-test, les résultats ne permettent pas d'affirmer une évolution quantitative des compétences en grammaire-orthographe ou en vocabulaire chez les sujets, telle qu'évaluée par les tests utilisés (voir tableau XXXVII). Par contre, un développement significatif est observé au niveau de la compétence visuospatiale, en faveur du groupe expérimental. Nous avons vérifié les différences entre les groupes du point de vue des gains relatifs (voir tableau XXXVIII).

XV.4.1.3. Gains relatifs

Compétences cognitives Résultat (Ecart-type)	Groupe expérimental (N = 10)	Groupe contrôle (N = 10)	U (2 issues)
Grammaire	0,06 ($\sigma=0,19$)	0,19 ($\sigma=0,18$)	U = 10 ($\alpha = .200$)
Orthographe	-0,09 ($\sigma=0,24$)	0,17 ($\sigma=0,23$)	U = 8 ($\alpha = .109$)
Cubes	0,41 ($\sigma=0,31$)	0,16 ($\sigma=0,2$)	U = 9 ($\alpha = .150$)

Tableau XXXVIII : Moyennes, écarts-types aux gains relatifs et valeurs U issues de la comparaison entre les gains relatifs des deux groupes

La comparaison des gains relatifs confirme que les groupes ne se distinguent pas au niveau de leur évolution aux compétences étudiées. La tendance observée au niveau visuospatial ne se confirme pas au travers d'une étude des gains relatifs.

XV.4.2. Résultats des activations IRMf langage (voir annexe 22)**XV.4.2.1. Pour le groupe total au prétest**

<i>Régions (Zones de Brodmann)</i>	Pseudomots - repos			génération de verbes - repos			génération de verbes - pseudomots		
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>									
AMS (6)				-6	16	44	-6	14	48
Zone prémotrice (6)							-32	6	32
Gyrus frontal inférieur (44)							-38	16	0
<i>Lobe Pariétal</i>									
Gyrus pariétal postérieur (7)							-26	-70	54
<i>Lobe Occipital</i>									
Lingual (17)									
<i>Cingulum</i>									
Antérieur (24/32)				-6	16	44	-6	14	48
<i>Zones sous-corticales</i>									
Putamen + globus pallidus									
Thalamus									
<i>Cérébellum</i>									

Tableau XXXIX : Coordonnées de Talairach des activations significatives relatives aux exercices de langage, pour l'ensemble des participants ayant un moindre niveau d'étude, au prétest – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Les résultats du tableau XXXIX issus de l'analyse pour le groupe total montre un pattern d'activations assez inattendu :

Concernant P-R, de manière assez inattendue, nous ne retrouvons aucune activation significative.

La distinction V-R montre une activation de l'aire motrice supplémentaire et du cingulum antérieur. Si une tendance est observée au niveau de la zone de Broca et du cerebellum droit, ces activations ne sont pas significatives (voir figure 38).

V-R prétest groupe total

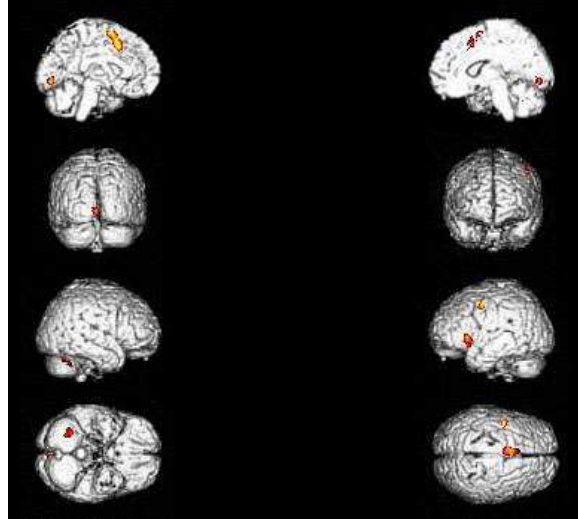


Figure 38 : Comparaison des activations génération de verbes – repos pour le groupe avec niveau de scolarité plus faible au prétest

Enfin, la comparaison V-P met en évidence une activation frontale importante, tant de l'aire motrice supplémentaire, de l'aire prémotrice que du gyrus frontal inférieur. Nous observons également une activation du gyrus pariétal postérieur et du cingulum antérieur (voir figure 39).

V-P prétest groupe total

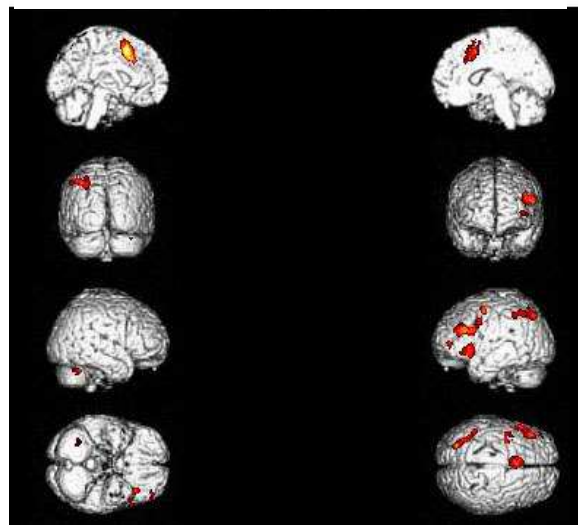


Figure 39 : Comparaison des activations génération de verbes – pseudomots pour le groupe avec niveau de scolarité plus faible au prétest

XV.4.2.2. Pour le groupe expérimental

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos						Génération de verbes - repos						Génération de verbes-pseudomots					
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			Prétest			Post-test		
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>																		
AMS (6)							-8	2	62				-6	10	58			
Aire prémotrice (6)																		
Gyrus frontal inférieur (44)	-58	8	6	-56	10	2	-50	18	2	-42	6	-4	-40	8	-8	-40	16	-8
Aire préfrontale (10)																		
<i>Lobe Pariétal</i>																		
Gyrus supramarginal (39)																		
Gyrus cingulaire (40)																		
Gyrus pariétal postérieur (7)													-20	-68	58			
<i>Lobe Temporal</i>																		
Gyrus temporal supérieur (22)																		
<i>Lobe Occipital</i>																		
Gyrus lingual (17)																		
Dorsal extrastré (18)							-6	76	0									
<i>Cingulum</i>																		
Antérieur (24/32)							-4	10	42	-8	18	44	-4	20	38			
<i>Zones sous-corticales</i>																		
Putamen + Globus Pallidus																		
Thalamus																		
<i>Cérébellum</i>							-36	-64	-30									

Tableau XL : Coordonnées de Talairach des activations significatives relatives aux exercices de langage, pour le groupe expérimental ayant un moindre niveau d'étude – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Les activations langagières du groupe expérimental reprennent plusieurs résultats précédemment observés, avec néanmoins quelques informations intéressantes (voir tableau XL).

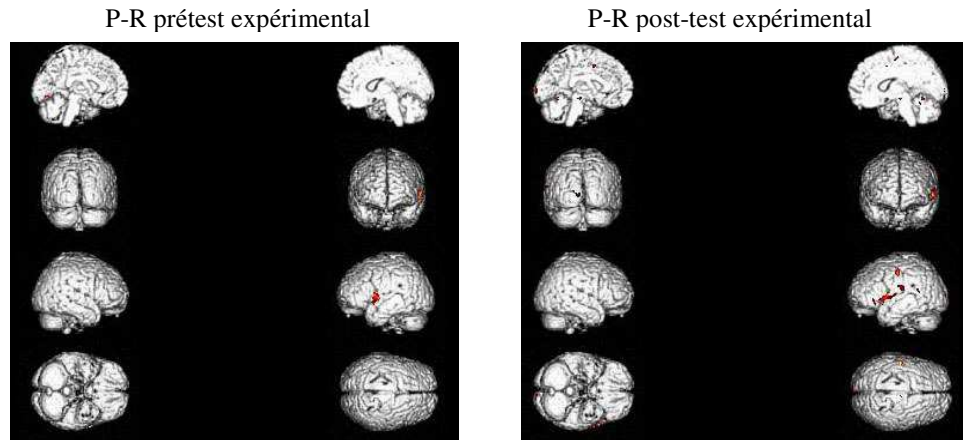


Figure 40 : Comparaison des activations pseudomots – repos pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test

Concernant la distinction pseudomots-repos, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'influences particulières, hormis au niveau du gyrus frontal inférieur gauche, pour les deux temps de l'étude (voir figure 40). Les structures postérieures semblent non significativement actives, que ce soit lors du prétest ou du post-test.

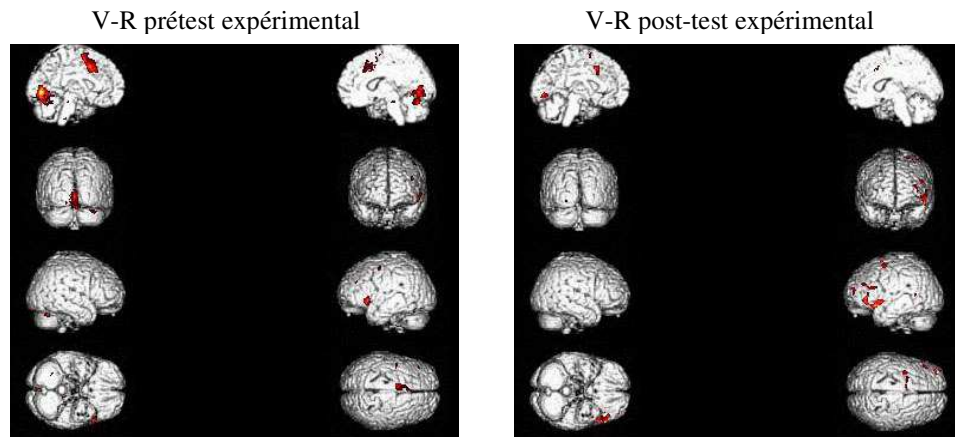


Figure 41 : Comparaison des activations génération de verbes – repos pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test

La distinction génération de verbes-repos reprend les activations précédemment observées, avec la mise en évidence d'un circuit occipito-cingulo-frontal au prétest (voir figure 41). Nous notons toutefois une absence d'activations au niveau de l'aire prémotrice, du gyrus temporal postérieur, du cerebellum droit et des structures sous-corticales, alors même que ces régions sont réputées intervenir lors de tâches de compréhension/production du langage. L'analyse des activations prétest/post-test met en lumière une activation plus antérieure au post-test, seuls le gyrus frontal inférieur et le cingulum antérieur étant encore significativement impliqués, le gyrus frontal présentant un degré d'activations plus important au second temps de la recherche.

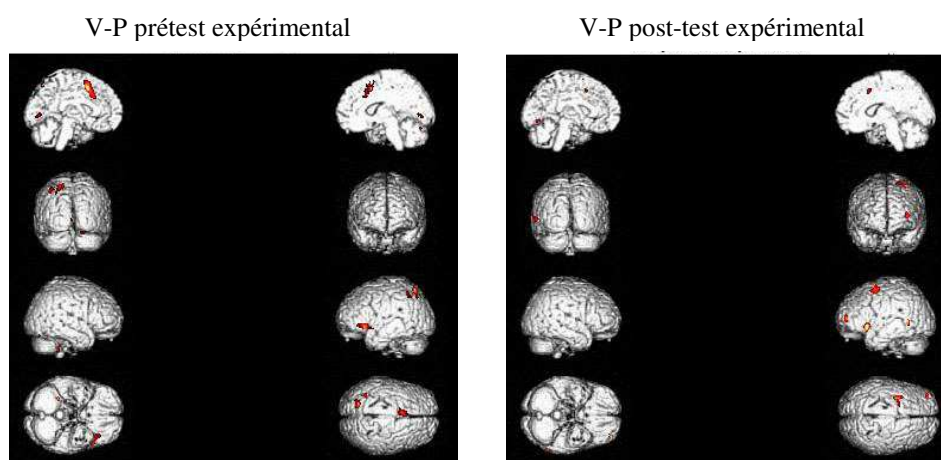


Figure 42 : Comparaison des activations génération de verbes – pseudomots pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test

La distinction génération de verbes-pseudomots met quant à elle en évidence une activation importante de l'aire motrice supplémentaire, du gyrus frontal inférieur gauche, du gyrus pariétal postérieur et du cingulum antérieur au prétest, réseau qui ne s'observe plus au post-test (voir figure 42). En fait, seul le gyrus frontal inférieur gauche reste encore actif.

XV.4.2.3. Pour le groupe contrôle

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos						Génération de verbes - repos						Génération de verbes - pseudomots								
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			Prétest			Post-test					
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z			
<i>Lobe Frontal</i>																					
AMS (6)																0	12	64	12	10	60
Aire prémotrice (6)				-54	4	36	-60	14	28	-52	18	40	-52	12	22						
Gyrus frontal inférieur (44)				-58	10	4										-42	20	8			
Gyrus frontal médian (46)				60	24	6										-44	24	40			
Aire préfrontale (10)										-38	54	12									
<i>Lobe Pariétal</i>																					
Gyrus pariétal postérieur (7)				50	-40	38										-56	-42	48			
<i>Lobe Occipital</i>																					
Gyrus lingual (17)										-2	-84	-10				-14	-62	-2			
Cuneus (19)										-4	-88	24									
Dorsal extrastrié (18)				-20	-90	8										-10	-68	6	16	-68	8
<i>Cingulum</i>																					
Antérieur (24/32)										12	24	38							12	24	32
Postérieur (30)																-6	-34	10	2	-30	14
<i>Zones sous-corticales</i>																					
Thalamus										-18	-6	-2									
Cérébellum										-36	-76	-24									

Tableau XLI : Coordonnées de Talairach des activations significatives relatives aux exercices de langage, pour le groupe contrôle ayant un moindre niveau d'étude – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le tableau XLI reprend les données obtenues suite à l'analyse des activations du groupe contrôle.

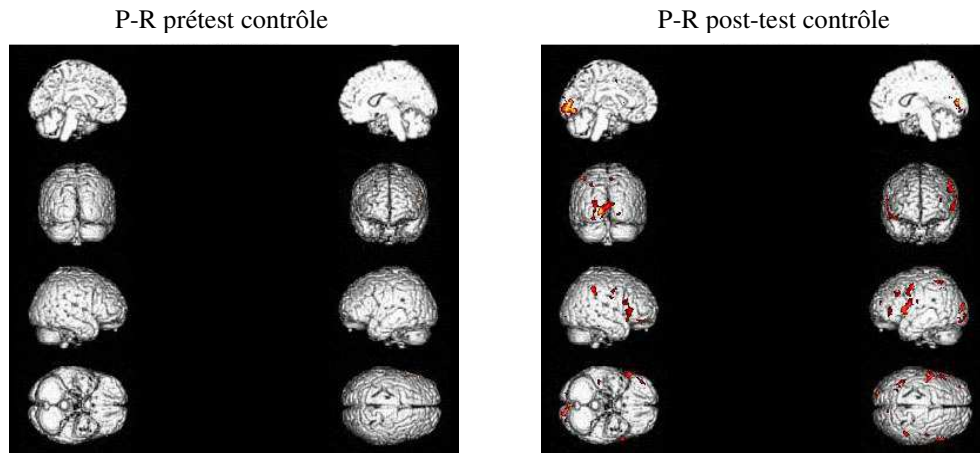


Figure 43 : Comparaison des activations pseudomots – repos pour le groupe contrôle avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test

La comparaison P-R indique l'absence complète d'activations significatives au prétest, ce qui est assez étonnant (voir figure 43). Au post-test, par contre, le réseau plus traditionnel fronto-occipital est retrouvé, avec comme particularité que la composante frontale est bilatérale, tant au niveau du gyrus frontal inférieur que de l'aire prémotrice. Nous relevons également une réponse pariétale droite.

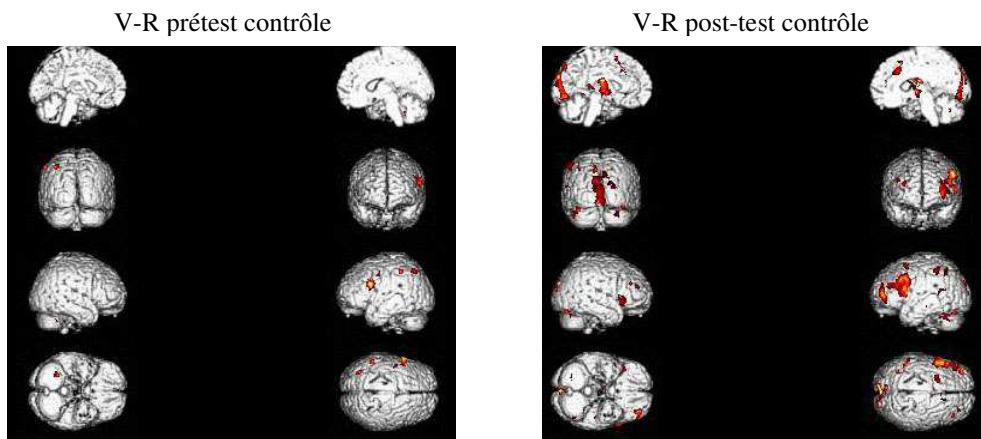


Figure 44 : Comparaison des activations génération de verbes – repos pour le groupe contrôle avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test

La distinction V-R met en évidence au prétest une seule activation significative : l'aire prémotrice (voir figure 44). Au post-test, nous relevons un réseau plus dense composé d'aires occipitales, avec l'apparition notable d'une réponse bilatérale du cuneus, d'aires frontales gauches (i.e. prémotrice et préfrontale), et enfin du cingulum antérieur droit. A ceci s'ajoute des activations thalamique et cérébelleuse bilatérales.

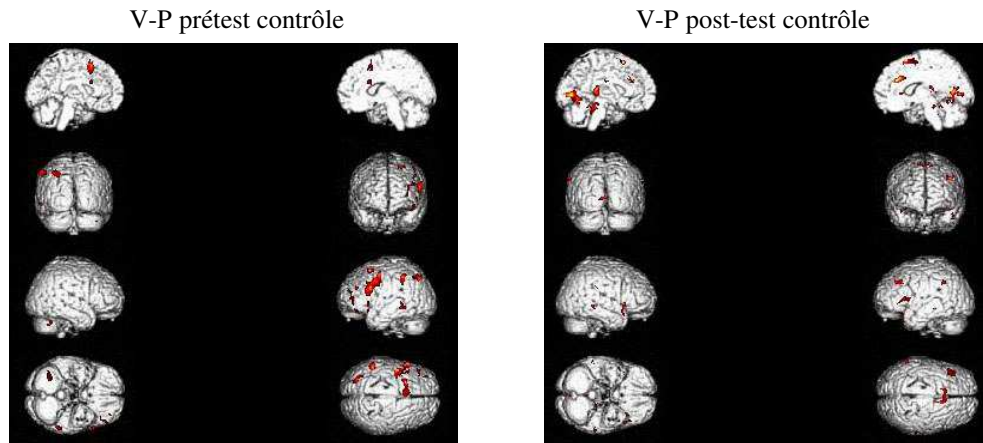


Figure 45 : Comparaison des activations génération de verbes – pseudomots pour le groupe contrôle avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test

Au prétest, la comparaison V-P permet la mise en évidence d'une activation de l'aire prémotrice, de l'aire motrice supplémentaire et du gyrus pariétal postérieur (voir figure 45). Au post-test, nous observons une activation frontale, tant de l'aire motrice supplémentaire que des gyri frontaux inférieurs, avec également une activation du gyrus frontal médian supérieur. Concernant le lobe occipital, nous retrouvons des activations tant du gyrus lingual qu'extrastrié (et dans ce cas, bilatéralement). Enfin, une activation du cingulum, à droite antérieurement et de manière bilatérale postérieurement, complète le pattern.

XV.4.3. Résultats des activations IRMf visuospatiales (voir annexe 23)

XV.4.3.1. Pour le groupe total au prétest

<i>Région (Zone de Brodmann)</i>		Groupe total		
		prétest		
		X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>				
Zone prémotrice (6)	G	-56	12	32
	D	50	8	30
Champs oculomoteurs frontaux (8)	G	-30	-6	54
	D	24	-4	50
<i>Lobe Pariétal</i>				
Champs oculomoteurs pariétaux (7)	G	-12	-76	50
	D	28	-72	50
<i>Lobe Temporal</i>				
Zone d'intégration multimodale (37)	G	-40	-60	-16
	D	60	-52	-14
<i>Lobe Occipital</i>				
Gauche		-14	-74	-6
Droite				
<i>Cingulum antérieur</i>				
Gauche				
Droit				
<i>Zones sous-corticales</i>				
Colliculus supérieur/Thalamus				
<i>Cérébellum</i>				
Gauche		-26	-68	-20
Droite		6	-76	-22

Tableau XLII : Coordonnées de Talairach des activations significatives au prétest lors de l'épreuve des cubes, pour l'ensemble des sujets ayant un moindre niveau d'étude – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/droite (+) ; Y = postérieur (-)/antérieur (+) ; Z = bas (-)/haut (+))

Les activations présentes au prétest montrent le traditionnel pattern champs oculomoteurs frontaux et pariétaux, un soutien de l'aire prémotrice bilatérale, et des cerebellum (voir tableau XLII). Notons également une activation bilatérale du gyrus temporal inférieur postérieur (BA 37) bilatéralement (voir figure 46).

C-R prétest groupe total

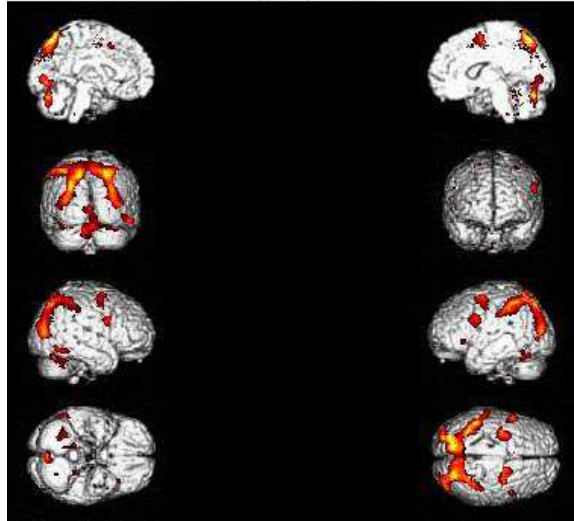


Figure 46 : Comparaison des activations cubes – repos pour le groupe avec un niveau de scolarité plus faible au prétest

XV.4.3.2. Pour les groupes expérimental et contrôle

Régions (Zones de Brodmann)		Groupe expérimental						Groupe contrôle					
		Prétest			Post-test			Prétest			Post-test		
		X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>													
Aire Prémotrice (6)	G	-52	8	28	-56	12	36	-44	0	30			
	D				56	8	22						
Gyrus frontal médian (46)					-40	26	2						
Champs oculomoteurs frontaux (8)	G	-30	-2	50	-30	4	54						
	D	32	0	52	32	-2	52	18	0	54			
<i>Lobe Pariétal</i>													
Champs oculomoteurs pariétaux (7)	G	-28	-62	48	-36	-38	44	-36	-42	42			
	D	30	-74	46	30	-50	42	6	-62	66			
<i>Lobe Temporal</i>													
Zone multimodale (37)		58	-44	-18									
<i>Lobe Occipital</i>													
Gyrus Lingual (17)		-2	-66	-8	-14	-78	-2	-14	-76	-8			
Dorsal extrastré (18)								-2	-84	2	-8	-84	10
Cuneus (19)								-34	-84	26	-8	-84	22
<i>Cingulum</i>													
Antérieur (24/32)	G				-10	18	46						
	D				10	18	48						
<i>Zones sous-corticales</i>													
Colliculus supérieur/ Thalamus	G	-6	-20	-18	-6	-22	-6						
	D	4	-24	-20	8	-18	-10						
<i>Cérébellum</i>	G	-32	-58	-44									
	D	2	-76	-22	30	-66	-24						

Tableau XLIII : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices visuospatiaux, chez les personnes ayant un moindre niveau d'étude – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le tableau XLIII reprend les données comparatives issues des analyses des groupes expérimentaux et contrôles, confrontés à une tâche visuospatiale.

C-R prétest expérimental

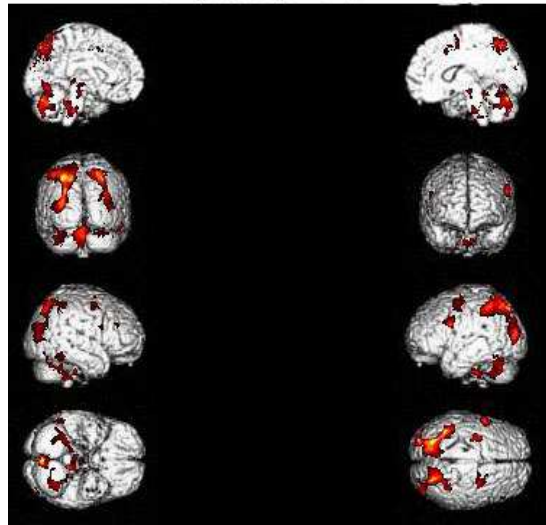


Figure 47 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au prétest

Les résultats concernant le groupe expérimental rendent compte des activations attendues, à savoir un large réseau de zones corticales, sous-corticales et du cerebellum (voir figure 47). Nous retrouvons l'activation oculomotrice frontale bilatérale, associée à l'aire prémotrice gauche, les champs oculomoteurs pariétaux et le cortex visuel. Les cervelets gauche et droit sont également impliqués au prétest, ainsi que les structures sous-corticales postérieures bilatérales. Une activation intéressante, et inattendue, est observée dans le cortex temporal droit, au niveau de la zone d'intégration multimodale (BA 37), siège de la voie ventrale.

C-R post-test expérimental

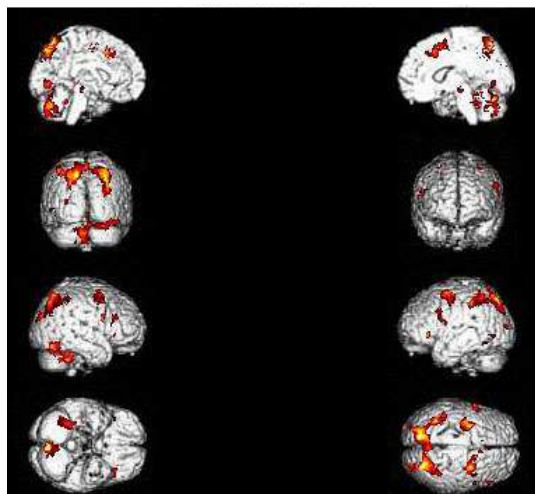


Figure 48 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au post-test

Au second temps de la recherche, les mêmes zones cérébrales sont mises en évidence, avec toutefois une activation frontale beaucoup plus importante, notamment au niveau des aires motrices supplémentaires bilatérales, de l'aire prémotrice droite et du gyrus frontal médian (voir figure 48). Il est également intéressant de constater que les activations identiques au prétest sont néanmoins bien plus intenses. Par contre, les activations temporelle droite et cérébelleuse gauche ne se retrouvent plus.

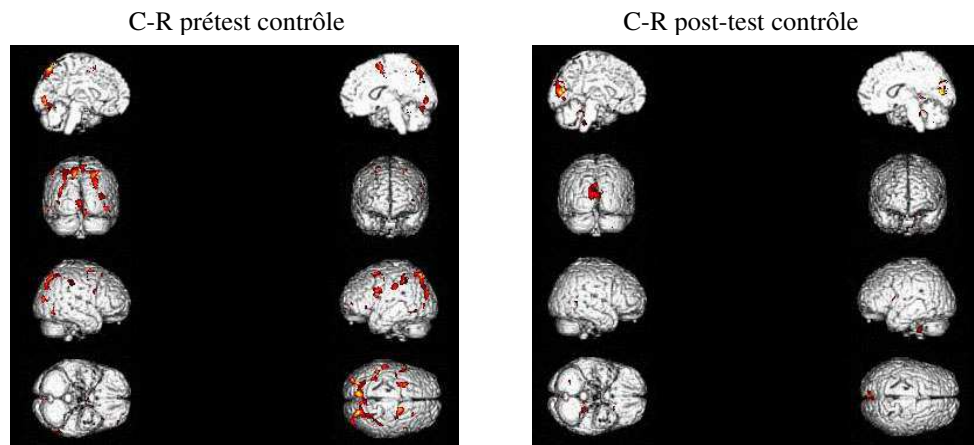


Figure 49 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe contrôle avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test

Au niveau du groupe contrôle (voir figure 49), nous retrouvons le pattern du groupe expérimental au prétest, avec toutefois un aspect visuel plus prononcé (au niveau du gyrus extrastrié). Nous relevons également l'absence d'activations sous-corticales et cérébelleuses. Au post-test, nous constatons avec étonnement un fort décroissement d'activités significatives dans la quasi-totalité du cortex, hormis au niveau des structures visuelles.

XV.5. Discussion

Le but de cette recherche était de valider les résultats obtenus lors des deux premières expériences, et d'observer l'influence éventuelle du niveau de scolarité sur ceux-ci. Les sujets ont été confrontés pour ce faire à deux types de tâches, l'une relative au langage, l'autre à l'organisation visuospatiale. Nous développerons les analyses séparément dans un souci de clarté. Afin de bien distinguer les points de ressemblances, mais également les divergences rencontrées, nous analyserons chaque comparaison (i.e. P-R, V-R, V-P et C-R) séparément, en comparant pour chacune les deux groupes.

Dans un second temps, nous envisagerons les différences entre les sujets ayant réalisé cette expérience et ceux ayant participé à la recherche princeps.

XV.5.1. Le langage

Les résultats obtenus lors de cette expérience diffèrent assez fortement des ceux récoltés lors de la première expérience, notamment au niveau de la densité des activations neuronales, bien plus faibles dans cette deuxième recherche. La comparaison directe des résultats, et leur discussion, s'avèrent dès lors délicate, bien que des tendances communes se dégagent clairement. Ainsi, les tendances observées lors de l'expérience princeps se retrouvent, avec la mise en évidence dans la majorité des comparaisons effectuées au sein des groupes d'un réseau complexe reprenant des zones frontales, occipitales, cérébelleuses et cingulaires ainsi que dans une moindre mesure de structures sous-corticales.

Nous discuterons chacune des analyses, tout en intégrant la mise en évidence de l'influence éventuelle des dispositifs. Il est toutefois intéressant de noter qu'au prétest, pour le groupe total, nous retrouvons finalement très peu d'activations significatives, ce qui tendrait à confirmer une approche différente des individus ayant un degré de scolarité moindre.

XV.5.1.1. Pseudomots-repos

L'analyse concernant le groupe total n'a pas permis de mettre en évidence d'activations significatives, contrairement à la première expérience. Nous pensons que les sujets n'ont finalement pas su dépasser l'aspect figuratif des pseudomots et se focaliser sur le niveau phonologique, restant à un niveau de traitement peu profond.

Pour le groupe expérimental, la mise en évidence d'une activation de la zone de Broca au prétest, lors de la comparaison pseudomots-repos, correspond aux hypothèses émises a priori. Il semble en effet que la lecture de pseudomots implique la production de langage, notamment à un niveau phonologique, ce qui est soutenu par la zone de Brodmann 44. L'absence d'activations postérieures, notamment au niveau des zones visuelles, semble indiquer quant à elle que pour la population analysée, la tâche contrôle est plus particulièrement adaptée, puisque seule la zone du langage est finalement activée. Le traitement proposé ne semble quant à lui pas avoir eu d'effets, aucune distinction n'étant observée entre le prétest et le post-test.

Concernant le groupe contrôle, le résultat issu de la comparaison P-R relève une absence complète d'activations au prétest, ce qui est surprenant (mais rejoint l'observation générale, il semble donc que ce soit ce groupe qui ait particulièrement influencé l'analyse précédente). Comme dit auparavant, il est possible que les sujets aient mis l'accent sur l'effort perceptif des stimuli plutôt que sur la composante phonologique, voire plus généralement langagière de l'épreuve (d'ailleurs, nous retrouvons très peu d'activations significatives pour les autres comparaisons de ce groupe au prétest). Par contre, au post-test, nous constatons le réseau traditionnel de la production, avec une perception visuelle et une activation frontale inférieure et prémotrice. Le recrutement visuel et spatial chez les sujets contrôles est d'ailleurs une constante dans nos observations. Ainsi, l'activation du gyrus pariétal postérieur droit laisse supposer le recours à une composante spatiale dans le traitement des stimuli chez les sujets contrôles, alors même qu'il s'agit pourtant d'une seconde passation, et que nous aurions pu donc croire à une optimisation des techniques de résolution de la tâche.

En conclusion, les sujets ayant un niveau de scolarité faible, lorsqu'ils sont confrontés à une tâche phonologique, activent le gyrus frontal inférieur gauche, comme attendu. Les zones frontales adjacentes, les lobes pariétal et occipital peuvent également soutenir la zone de Broca lorsque cela le nécessite. Le traitement proposé au groupe expérimental n'a produit aucun effet, ce qui était attendu.

XV.5.1.2. Génération de verbes-repos

L'analyse des deux groupes au prétest remet en question l'équivalence de ceux-ci, il semble en effet qu'ils n'abordent pas la tâche de génération de verbe de manière identique. Si le groupe expérimental présente un pattern « fronto-occipital » soutenu par le cerebellum gauche et le cingulum antérieur gauche, le groupe contrôle n'active que la zone prémotrice. Si les résultats au post-test du groupe contrôle, plus conformes aux attentes alors même qu'aucun traitement n'a été proposé, nous permettent d'être confiant quant à la validité de la tâche proposée, il semble qu'au prétest, le groupe n'a pas pu appréhender correctement celle-ci.

Suite à une investigation plus poussée, nous observons que pour le groupe expérimental la distinction génération de verbes-repos met en évidence un résultat précédemment observé, à savoir l'atténuation des loci actifs postérieurement pour ce concentrer dans des zones plus antérieures (dans ce cas-ci, au niveau de la zone de Broca). Ceci semble indiquer que les sujets, suite au traitement proposé, recrutent moins dans les zones visuelles et spatiales (le cerebellum gauche ou le dorsal extrastrié dans le cas présent) pour mieux traiter les éléments linguistiques pertinents lors de la tâche.

La comparaison V-R au post-test chez le groupe contrôle montre l'habituelle association « perception visuelle - traitement cognitif frontal » soutenue par une activation cérébelleuse et cingulaire. En ce sens, cela rejoint les observations faites au niveau du groupe expérimental au prétest. Toutefois, le réseau activé au post-test par le groupe contrôle est plus dense, les activations supplémentaires n'étant pas nécessairement celles attendues dans le cadre d'activités de langage. Si l'activation thalamique rejoint l'idée d'un besoin attentionnel accru, deux zones interpellent : le

cuneus et l'aire préfrontale. Si cette dernière est plutôt multimodale, le fait qu'elle apparaisse conjointement à l'aire 19 corrobore l'impression rencontrée dans la comparaison P-R du groupe contrôle, où une forte composante perceptive associée à l'activité langagière semblait déjà se dégager. L'aire 19, traditionnellement associée à la voie dorsale visuospatiale vient soutenir en tout les cas cette hypothèse (hypothèse encore renforcée par l'activation au post-test du gyrus lingual). L'activation cingulaire montre quant à elle le soutien attentionnel toujours nécessaire malgré une seconde passation, ce qui est corroboré par une activation thalamique bilatérale plus intense. Enfin, l'activation bilatérale des cerebellum confirme le fait que si une activité langagière est développée, l'aspect « spatial » de la tâche, notamment dans le traitement de la forme des lettres composant les mots, reste intense.

Nous restons conscient que l'absence d'activation au niveau de l'aire motrice supplémentaire au post-test chez les sujets expérimentaux déforce l'idée d'une « suractivation » frontale au détriment des activations postérieures. Toutefois l'absence d'activation de cette zone chez les contrôles aux deux temps de la recherche nous amène à considérer cette zone comme plus accessoire dans le cadre de la tâche demandée.

XV.5.1.3. Génération de verbes-pseudomots

L'analyse des prétests auprès des deux groupes permet de mettre en évidence le réseau neuronal impliqué. Deux zones semblent particulièrement répondre : l'aire motrice supplémentaire et le gyrus pariétal supérieur (cette dernière n'étant pourtant pas habituellement associée aux tâches de langage). L'activation de ces zones avait d'ailleurs déjà été observée lors de l'expérience princeps, lors du prétest.

Concernant l'aire motrice supplémentaire, il semble donc que la première confrontation à des mots concrets amène une augmentation du recrutement moteur lors d'une tâche de génération de verbes. Cela peut s'expliquer par la simplicité de la tâche des pseudomots (sous forme CVCV) alors que les stimuli de la tâche de génération de verbes amènent parfois une complexification.

Quant au gyrus pariétal postérieur, il se peut que l'aspect figuratif des éléments concrets présentés comme stimuli amène une activation de la représentation de l'item visualisé, ce qui engendrerait un recrutement du gyrus pariétal. Le fait que lors du post-test nous ne retrouvions pas cette activation indiquerait une plus grande habileté chez les sujets des deux groupes à se concentrer sur les aspects verbaux de la tâche lors d'une seconde passation. L'absence d'activation du gyrus pariétal postérieur lors de V-R proviendrait du fait que les stimuli contrôles sont également figuratifs, dès lors la comparaison des deux n'amènerait pas de réponses significatives.

Chez les sujets expérimentaux, la distinction V-P est très importante dans le sens où, si nous n'observons pas de différences d'activations au prétest dans la zone de Broca, celle-ci devient significative au post-test. Or, les activations significatives au prétest dans le gyrus pariétal postérieur et dans le cingulum antérieur ne le sont plus au post-test. Ceci tendrait à confirmer encore un « déplacement » des recrutements d'activations des zones postérieures et attentionnelles vers des zones langagières.

Pour le groupe contrôle, la comparaison V-P au prétest indique une suractivation motrice et prémotrice lors de la génération de verbes. Ceci pourrait être mis en lien avec la complexité des mots à élaborer comparativement à la lecture des pseudomots. Le gyrus pariétal postérieur gauche est également activé, ce qui rejoint les résultats du groupe expérimental. Au post-test, nous relevons également un large réseau fronto-occipito-cingulaire. Une suractivation des zones postérieure est notamment rencontrée, avec une activation du gyrus lingual, du cortex dorsal extrastrié bilatéral, ainsi que du cingulum. Nous retrouvons ainsi les tendances rencontrées lors des autres comparaisons, avec une activation forte au post-test plus particulièrement dans les aires postérieures.

XV.5.2. L'organisation visuospatiale

Les résultats psychométriques montrent une différence significative au post-test en faveur du groupe expérimental. L'étude des gains relatifs n'a pas permis de confirmer cette observation, mais une tendance reste clairement observée. Ceci confirme donc en partie l'hypothèse 1.

Concernant les données issues de l'étude en imagerie, nous retrouvons les activations de la première analyse, avec la présence d'un large réseau postéro-antérieur associé à une implication thalamique et au colliculus supérieur (pour l'activation thalamique et cérébelleuse, uniquement chez le groupe expérimental). Les zones prédites par le modèle de désengagement attentionnel (pariétal/sous-cortical postérieur) se retrouvent donc partiellement, ainsi que les aires oculomotrices traditionnelles.

Au-delà des activations communes aux deux groupes, et déjà relevées dans la littérature, il est particulièrement intéressant de constater au niveau du groupe expérimental une activation de l'aire prémotrice. Ceci tendrait à indiquer le recrutement par les sujets d'un soutien moteur supplémentaire, sans doute dû à la nécessité de recourir à de nombreuses saccades oculaires pour résoudre la tâche. Il est effectivement possible que les sujets réalisent plus de retours à la forme simple lors de la tâche, peut-être à cause d'une exploration visuelle moins performante. Ces incessants retours à la forme initiale nécessiteraient dès lors un contrôle visuel plus intense. Le fait que cela ne soit visible qu'au post-test tendrait à montrer que la structuration spatiale mise en œuvre lors de la manipulation des labyrinthes dynamiques favoriserait non pas la compétence cognitive en tant que telle mais plutôt une amélioration des mouvements oculaires, en lien avec l'exploration spatiale. Cette affirmation serait d'ailleurs renforcée par le recrutement, au post-test, de la zone frontale médian (BA 46). Cette zone, qui rappelons-le contrôle la mémoire spatiale, est suractivée lors de la deuxième passation. Les sujets de ce groupe auraient donc accès à un plus grand recrutement au niveau des contrôles visuels, voire mnésiques, pour résoudre les tâches visuospatiales, ce qui serait aidé par la manipulation des labyrinthes dynamiques.

La distinction au niveau des résultats entre le groupe expérimental et le groupe contrôle est extrêmement frappante. Alors que nous observons un renforcement du réseau existant au post-test pour le groupe expérimental, ce que nous postulions, le groupe contrôle semble quant à lui ne plus réactiver un ensemble de zones, pourtant attendues. Il semble donc que pour la population considérée, une seconde passation ne nécessite plus un recrutement large de zones cérébrales, et seules des zones de perception visuelles seraient encore actives. Toutefois, lorsque les sujets sont amenés à manipuler les labyrinthes dynamiques, le réseau serait alors maintenu, voire renforcé.

XV.5.3. L'influence du niveau de scolarité

L'ensemble de ces résultats nous a permis de décrire le fonctionnement cognitif des sujets moins scolarisés confrontés à des tâches visuospatiales et de langage. Il est dès lors intéressant de comparer ces observations avec celles obtenues suite au travail effectué avec les sujets issus de l'expérience princeps.

Au niveau du langage, nous observons que les sujets n'activent pas les mêmes zones selon leur degré de scolarisation. De manière générale, les « fortement scolarisés » présentent des patterns d'activations plus larges que les « peu scolarisés » et ce, notamment suite à l'implication des cingulum, des structures sous-corticales et des cerebellum. Ce résultat est tout particulièrement frappant au prétest, où les « peu scolarisés », quel que soit leur groupe, présentent peu de réponses cérébrales.

Les activations des deux groupes contrôles confirment le fait que les échantillons n'activent pas de la même manière lorsqu'ils sont confrontés à des tâches identiques, à tout le moins au prétest où les « peu scolarisés » répondent très peu. Le post-test des « peu scolarisés » est plus conforme aux réponses observées chez l'autre groupe, avec la mise en évidence notable de réponses cingulaires et occipitales. Ceci est particulièrement visible lorsque la génération de verbes et la lecture de pseudomots sont comparées, car au post-test les deux groupes activent ces zones.

Concernant l'organisation visuospatiale, les deux études montrent également des résultats contrastés, surtout au niveau du groupe contrôle. En effet, au prétest les résultats sont relativement identiques, avec juste une différence dans l'activation sous-corticale et cérébelleuse, absente chez le groupe « peu scolarisé », et une réponse plus faible chez ces derniers au niveau du gyrus lingual, de l'aire prémotrice et des champs oculomoteurs frontaux. Au post-test, par contre, les groupes sont clairement contrastés. Alors que pour le groupe « fortement scolarisé », la différence entre prétest et post-test est faible, avec l'activation du réseau reconnu, le post-test du groupe « peu scolarisé » ne met plus en évidence qu'une activation occipitale. Il semble donc que pour cette population, la seconde passation n'implique plus que des éléments figuratifs, avec absence d'une quelconque élaboration cognitive.

Les implications pédagogiques de cette observation sont importantes : il semble que chez les « peu scolarisés », une stimulation cognitive soit nécessaire pour maintenir une effectivité et une attention suffisantes lors de tâches visuospatiales. Les dispositifs utilisés semblent pouvoir répondre à ce besoin. En effet, concernant les groupes expérimentaux, il semble que le réseau neuronal activé par le groupe « peu scolarisé » soit plus dense. Nous retrouvons aux deux temps de l'expérience, complémentairement aux activations traditionnelles, une réponse bilatérale des structures sous-corticales postérieures, de l'aire prémotrice gauche, ainsi qu'au prétest, de la BA 37 temporale. Ceci semble indiquer que les « peu scolarisés » recrutent un réseau plus intense, alliant une zone attentionnelle à une sémantisation de la tâche.

La stimulation cognitive permet donc le maintien du réseau neuronal avec même une complexification de l'approche. Maintenir une activité cognitive forte semble donc maintenir la fonctionnalité du réseau.

XV.6. Conclusion

L'analyse du niveau de scolarité sur l'activation cérébrale a permis la mise en évidence d'une réelle différence entre les deux groupes. Au niveau du langage, notamment, nous avons montré que le groupe moins scolarisé présente des patterns d'activations bien moins étendus. Les différents niveaux d'analyses permettent néanmoins d'approcher deux grandes questions concernant le présent travail :

- la mise en évidence des réseaux neuronaux activés lors des tâches proposées (via l'analyse des activations au prétest des groupes totaux lors des deux expériences) ;
- l'influence des dispositifs investigués auprès de populations diverses (via l'analyse des activations au sein des groupes expérimentaux et contrôles).

XV.6.1.1. Les réseaux activés

Au niveau du langage

Même si les activations du groupe moins scolarisé sont ténues, nous pouvons tenter de synthétiser les différentes observations, tant au niveau du groupe général que des sous-groupes.

L'aspect phonologique semble tout particulièrement sous-tendu par une activation frontale allant du gyrus frontal inférieur à l'aire motrice supplémentaire et l'aire prémotrice. Un soutien du cerebellum droit et du lobe occipital est également relevé, mais qui est dû selon nous au type de stimuli utilisés, à savoir des items visuels. Nous pouvons donc confirmer que l'aspect « production » du langage, ainsi que le traitement phonologique, se situent dans le pôle frontal postérieur.

L'aspect plus sémantique et syntaxique nécessite un plus large pattern, reprenant les zones frontales mises en évidence lors de l'analyse relative à la phonologie. Les résultats révèlent toutefois que la réponse est plus forte lorsqu'il s'agit de mots concrets. L'aire cingulaire est également fortement impliquée, soutenant l'effort attentionnel lors de la tâche. Un résultat moins traditionnel est mis en évidence au niveau du gyrus pariétal postérieur. Nous pensons que s'il est dû à la modalité visuelle choisie, il représente un aspect tout à fait important moins spécialement décrit dans la littérature. La vision de mots implique la représentation de celui-ci, ce qui se traduit par une réponse tout à fait précise. Enfin, les activations des zones sous-corticales et cérébelleuses sont moins relevées qu'initialement prédit, ce qui semble indiquer une approche spécifique. Nous pensons notamment aux ganglions de la base, particulièrement mis en évidence dans le groupe princeps, et absents ensuite. Il est possible que ceux-ci indiquent une élaboration cognitive que nous n'avons pu observer auprès du groupe moins scolarisé.

Au niveau visuospatial

Le réseau mis en œuvre lors de la tâche visuospatiale est moins fluctuant selon les groupes analysés. Il est mieux défini et plus robuste entre les analyses. Le pôle fronto-pariétal est bien mis en évidence, avec le soutien des cingulum et cerebellum. De plus, l'aspect visuel et coloré des stimuli suractive le lobe occipital à ses divers niveaux d'élaboration.

Deux zones semblent plus spécifiques aux groupes considérés : les structures sous-corticales antérieures pour le groupe fortement scolarisé, et le gyrus temporal inférieur postérieur pour le groupe moins scolarisé. Ce résultat nous amène à émettre une hypothèse sur la manière dont les sujets traitent les données. Si le groupe fortement scolarisé tend à manipuler l'information, à se concentrer sur les aspects visuels, ce qui active le thalamus et le colliculus supérieur, le groupe moins scolarisé amène du sens, tente de structurer l'information via une sémantisation afin de résoudre l'exercice (ce qui active la BA 37).

Ceci pourrait constituer l'indicateur de l'utilisation de stratégies diverses : les individus fortement scolarisés évitent le recrutement de zones dédiées à d'autres tâches cognitives que celle considérée alors que les moins scolarisés recrutent plus facilement des zones multimodales en soutien de leur activité cognitive. Nous pouvons alors poser l'hypothèse que ces derniers sont alors plus à même de profiter d'outils liant les activités verbales et non-verbales.

XV.6.1.2. L'influence de la phase expérimentale

Au niveau du langage

Lorsque nous comparons les groupes expérimentaux aux contrôles, il ressort que seuls les premiers présentent un « déplacement » de zones perceptives ou attentionnelles actives au prétest vers des zones plus traditionnellement dédiées au langage au post-test, et ceci, lors des comparaisons V-R et V-P. Ceci se traduit par une activation plus antérieure du cortex, dans la partie postérieure du cortex frontal notamment (i.e. gyrus frontal inférieur, l'aire prémotrice et dans une moindre mesure dans le gyrus frontal médian), ce qui a été confirmé lors des deux expériences. Ceci constitue un indicateur d'une potentialisation des ressources suite à la phase expérimentale. Si cela ne s'est pas toujours traduit dans les tests psychométriques, sans doute la finesse des outils est-elle à mettre en cause.

Lors de la première expérience, l'activation conséquente au traitement du gyrus temporal supérieur et des structures sous-corticales antérieures était en ce sens tout à fait représentative. Bien qu'une activation, non significative, au niveau du gyrus temporal postérieur ait été relevée auprès de la population moins scolarisée, nous n'avons pas pu reproduire ces observations lors de la seconde expérience. Ceci laisse à penser que si le dispositif semble utile pour tous, il n'affecte pas l'activation cérébrale de manière identique.

Au niveau de l'organisation visuospatiale

Les résultats relatifs aux modifications cérébrales sous-tendant l'organisation visuospatiale sont contrastés. Lors de l'expérience princeps, nous n'avions pas pu mettre en évidence d'influences significatives de la phase expérimentale sur le réseau. Néanmoins, l'analyse des activations du groupe moins scolarisé a montré quant à elle un maintien du réseau, accompagné même d'un renforcement de celui-ci au niveau frontal. Il semble donc que pour cette compétence, nous soyons également confrontés à un développement différencié suite au traitement expérimental, avec une action significative uniquement pour le second échantillon.

L'ensemble de ces données ne nous permet toutefois pas d'avancer d'assertions définitives, c'est pourquoi nous avons décidé de reproduire cette expérience une nouvelle fois, en nous intéressant maintenant au degré de latéralité des individus, afin de vérifier si une distinction comportementale peut être indice d'un effet du traitement. C'est ce que nous testerons dans le chapitre suivant.

Chapitre XVI : Etude de l'influence de la latéralité sur la modification des activations cérébrales

XVI.1. Introduction

Les conséquences de lésions bien localisées dans le cerveau et les troubles provoqués par calloséctomie, qui entraînent une disconnexion interhémisphérique, ont permis d'établir l'existence d'une spécialisation fonctionnelle de chaque hémisphère longtemps résumée sous le nom de *dominance*. Cette terminologie est issue des travaux princeps sur les aphasies, celles-ci détruisant ou altérant le langage. Les neuropsychologues ont alors pris l'habitude de nommer *dominant* l'hémisphère soutenant le langage et donc, le plus souvent chez les droitiers, l'hémisphère gauche. C'est d'ailleurs chez les droitiers que la spécialisation hémisphérique est la plus nette.

L'influence importante de la latéralité sur le fonctionnement cérébral a déjà été abordée dans les chapitres précédents. Cette compétence peut se définir comme le développement d'une dominance latérale (au niveau des yeux, des oreilles, des mains, des jambes) et de centres spécialisés dans un hémisphère précis. Avant d'analyser l'influence du traitement selon le degré de latéralité, il est nécessaire de comprendre la manière dont cette spécialisation hémisphérique se met en place, et notamment le fait que les réseaux neuronaux la sous-tendant s'installent progressivement.

En fait, il est courant de distinguer plusieurs stades dans l'évolution vers la latéralité motrice chez l'enfant.

XVI.1.1. La pré-latéralité

Certains résultats expérimentaux tendent à montrer que très tôt, des prédispositions à la latéralité existent. Ainsi, la position utérine du fœtus est souvent latéralisée, le dos se positionnant soit à droite ou à gauche (dans plus de 66% des cas) dans le ventre de la mère. En 1968, Grapin et Perpère suggèrent que ce type de rapport est corrélé à la préférence manuelle qui apparaît plus tard. Dans une autre étude, Mélékian (1981) met en évidence l'existence d'une latéralité dans la toute première manifestation pédestre : la marche automatique. Selon cet auteur, très souvent les enfants produisent leur premier pas en avançant le pied droit (au moins 70% des cas). Ce dernier résultat tend à montrer une activation cérébrale gauche déjà prédominante très tôt dans le développement.

XVI.1.2. La monolatéralité

Entre la naissance et trois mois, l'organisme réagit comme s'il était composé de deux hémicorps indépendants, chacun réagissant à ses propres stimulations individuellement. L'intégration d'ensemble est assurée à ce stade par la moelle épinière et les parties basses de l'encéphale (bulbe rachidien).

Des différences trop importantes entre les deux moitiés du corps (e.g. par utilisation systématiquement maladroite d'un hémicorps par le nourrisson) pourraient d'ailleurs être responsables de troubles ultérieurs affectant la motricité, le tonus et jusqu'à la posture verticale lors de l'acquisition de la marche.

XVI.1.3. La duo-latéralité

L'enfant de trois mois à un an peut saisir les objets à deux mains et manifeste ainsi une première coopération des deux hémicorps. Il parvient à utiliser grossièrement l'opposition du pouce face aux autres doigts.

XVI.1.4. La bilatéralité

Entre un et trois ans, la gestualité se développe de sorte que des mouvements complexes apparaissent, mettant en jeu les deux bras. La marche s'acquiert, la maîtrise des sphincters s'établit tandis que la relation au monde s'oriente par la vue.

XVI.1.5. La latéralité

La préférence manuelle s'établit réellement vers l'âge de trois ans. Elle est génétiquement déterminée (Gil, 2003) mais peut être influencée par des pathologies lésionnelles hémisphériques anté- ou postnatales, et reposerait sur une asymétrie anatomique des hémisphères cérébraux, et notamment une plus grande surface du planum temporale gauche chez les droitiers.

Comme ces quelques données développementales le soulignent, la latéralité s'installe progressivement et serait la manifestation d'un hémisphère en charge de fonctions cognitives particulières. S'il est commun de parler de « gauchers » ou de « droitiers », la latéralité se décline sur un continuum qui est loin d'être dichotomique. Tout individu, face à certaines situations spécifiques, peut réagir comme l'aurait fait un latéralisé inverse. La mise en évidence de ce genre de subtilités peut être effectuée à l'aide d'une échelle déjà évoquée dans les chapitres précédents : « *l'Edinburgh handedness scale* ».

Nous avons pu constater que si les sujets lors des précédentes recherches étaient droitiers, certains présentaient un degré de latéralité moindre, alors que d'autres étaient des droitiers dits « purs ».

Vu l'influence évidente de ce paramètre sur le fonctionnement cérébral et son développement temporel impliquant une acquisition graduelle, il est intéressant de vérifier la pertinence des conclusions proposées suite à l'utilisation des dispositifs, à la lumière du degré de latéralité des sujets. Ceci devrait donner des informations intéressantes concernant l'influence de l'entraînement étudié sur des individus au fonctionnement cérébral parfois différent.

XVI.2. Hypothèses

XVI.2.1. Au niveau psychométrique

1. Le degré de latéralité implique un fonctionnement cérébral parfois différent. Ceci n'influence toutefois pas les habiletés cognitives traduites dans les tests.

XVI.2.2. Au niveau IRMf

2. Le degré de latéralité influence le fonctionnement cérébral : plus un individu est latéralisé dans ses actes journaliers, plus les activations cérébrales au sein des hémisphères le sont.
3. Sur base des résultats préalables, il semble que les labyrinthes dynamiques influencent le fonctionnement cérébral chez tous les individus, les évolutions devraient donc considérer tous les groupes expérimentaux.

XVI.3. Méthodologie

XVI.3.1. Population

Vingt-cinq sujets ont participé à cette expérience. Ils étaient âgés de 18 à 35 ans et venaient de milieux socioculturels divers. Tous ont donné leur consentement écrit pour participer à la présente recherche, validée par les Comités d'Ethique de l'Université de Mons-Hainaut et de l'Hôpital Erasme de Bruxelles.

XVI.3.2. Méthode

Les tests psychométriques utilisés et le paradigme IRMF sont identiques à ceux utilisés lors des recherches précédentes. Suite aux résultats obtenus par les sujets à ceux-ci, deux groupes ont alors été composés :

- Le groupe expérimental (GE), qui a été soumis à une phase d'entraînement basé sur la perception de régularités environnementales. Comme précédemment, une importance particulière a été observée lors de la phase d'exploitation des labyrinthes dynamiques, et notamment sur la recherche de règles générales pour les circuits présentés.
- Le groupe contrôle (GC), qui n'a quant à lui pas réalisé d'activités particulières.

Au sein de chacun de ces groupes, nous avons relevé les personnes fortement latéralisées (+ de 85 à l'« *Edinburgh handedness Scale* » : lat+) et les faiblement latéralisées (- de 85 à l'« *Edinburgh handedness scale* » : lat-). La composition finale des groupes est donc la suivante : 8 sujets expérimentaux « lat+ », 5 sujets expérimentaux « lat- », 5 sujets contrôles « lat+ » et 7 sujets contrôles « lat- ». Le choix de conserver des droitiers a été fait afin d'éviter un fonctionnement cérébral incomparable si l'un des groupes avait été composé de gauchers. L'hétérogénéité fonctionnelle chez les gauchers est bien plus importante (selon les études, entre 85% et 95% des droitiers sont dominants à gauche, alors que seuls 70% des gauchers le

sont également). Dès lors, si les mécanismes perceptifs sont controlatéralisés, la mise en parallèle des résultats cognitifs subséquents entre les groupes devient hasardeuse. Le fait de conserver des « droitiers », mais à des degrés divers, permet d'analyser la latéralité en évitant les écueils susmentionnés.

La session expérimentale, les paramètres techniques de la machine IRM, le protocole IRMf et l'analyse des données sont identiques à ceux utilisés lors des précédentes recherches.

XVI.4. Résultats

XVI.4.1. Résultats aux tests psychométriques

Afin de vérifier l'équivalence des groupes composés au prétest et les éventuelles évolutions au post-test, nous avons eu recours au test de Kruskal-Wallis. Ce choix a été guidé par le nombre important de groupes et la faible population dans chacun de ceux-ci (voir tableau XLIV ; annexe 24). Lorsqu'un résultat était significatif, nous procédions alors à la comparaison deux à deux des sous-groupes afin de déterminer plus précisément d'où provenait l'influence (voir annexe 25).

	Cubes	Grammaire	Usage
Prétest	$X^2= 3,13 ; \alpha = .37$ NS	$X^2= 1,65 ; \alpha =.65$ NS	$X^2= 0,45 ; \alpha = .93$ NS
Post-test	$X^2= 7,38 ; \alpha = .06$ S	$X^2= 6,11 ; \alpha =.11$ NS	$X^2= 1,65 ; \alpha = .65$ NS
Gains relatifs	$X^2= 3,98 ; \alpha = .26$ NS	$X^2= 0,82 ; \alpha =.85$ NS	$X^2= 0,76 ; \alpha = .86$ NS

Tableau XLIV : Comparaison des résultats psychométriques des groupes expérimentaux et contrôles selon leur niveau de latéralité

Les résultats présentés dans le tableau montrent que les quatre groupes sont bien équivalents au début de l'expérience, quelle que soit la modalité considérée.

Les résultats aux post-tests ne permettent pas d'affirmer une évolution quantitative des compétences en grammaire et en usage chez les sujets, telle qu'évaluée par les tests utilisés. Par contre, une influence au post-test se dégage au niveau des cubes au post-test ($X^2= 7,38$; $\alpha = .06$). Nous avons alors vérifié les différences entre les groupes du point de vue des gains relatifs, qui ne la confirme pas.

Si nous comparons alors les groupes deux à deux, nous observons que le groupe expérimental peu latéralisé a particulièrement évolué comparé aux autres sous-groupes, qui entre eux ne se distinguent pas.

XVI.4.2. Résultats des activations IRMf langage (voir annexe 26)

XVI.4.2.1. Pour le groupe total au prétest

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos			génération de verbes - repos			génération de verbes - pseudomots		
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>									
AMS (6)				-4	12	56	-8	16	48
Zone prémotrice (6)	-60	6	22	-52	18	26	-34	6	30
Gyrus frontal inférieur (44)				-46	18	-10	-44	18	-10
<i>Lobe Pariétal</i>									
Gyrus pariétal postérieur (7)									
<i>Lobe Occipital</i>									
G	-4	-94	-2	-2	-80	-2			
Lingual (17) D	6	-96	0						
Dorsal extrastrié (18)	-8	-98	6	4	-94	12			
<i>Cingulum</i>									
Antérieur (24/32)				-6	16	46	-8	16	48
<i>Zones sous-corticales</i>									
Putamen + globus pallidus									
Thalamus									
<i>Cérébellum</i>				14	-74	-20			

Tableau XLV : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour l'ensemble des participants à la recherche « latéralité » – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le tableau XLV reprend les activations relatives au langage au prétest.

La comparaison P-R met en évidence l'association « cortex occipital – zone prémotrice », caractéristique de la tâche (voir figure 50).

P-R prétest groupe total

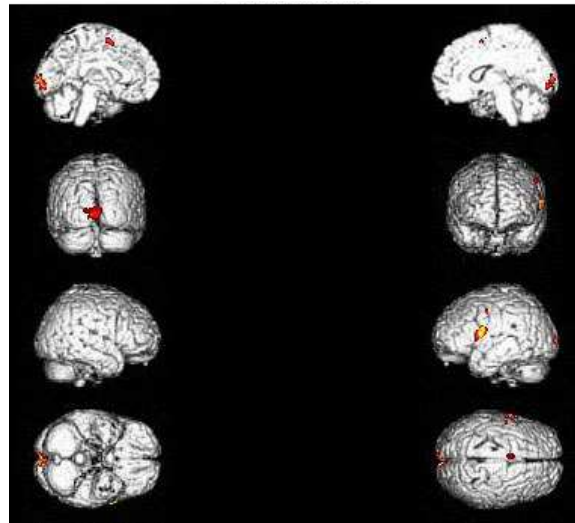


Figure 50 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe total au prétest

V-R indique une activation fronto-occipitale, associée au cingulum antérieur et au cerebellum droit. L'activation frontale gauche reprend l'ensemble des zones postérieures, à savoir l'aire motrice supplémentaire, l'aire prémotrice et le gyrus frontal inférieur (voir figure 51).

V-R prétest groupe total

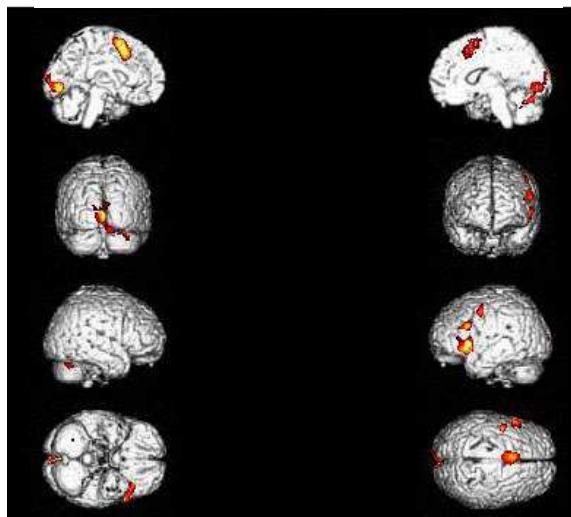


Figure 51 : Comparaison des activations génération de verbes-repos pour le groupe total au prétest

La distinction V-P, enfin, met en évidence le cingulum antérieur et les zones frontales gauches déjà relevées lors de V-R (voir figure 52).

V-P prétest groupe total

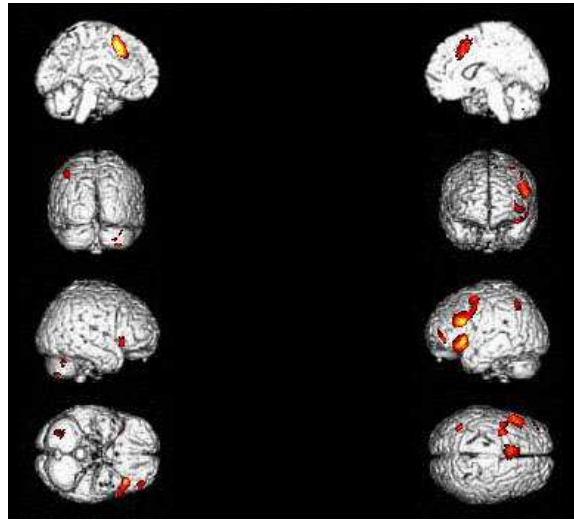


Figure 52 : Comparaison des activations générations de verbes-pseudomots pour le groupe total au prétest

XVI.4.2.2. Pour le groupe fortement latéralisé expérimental

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos						Génération de verbes - repos						Génération de verbes - pseudomots								
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			Prétest			Post-test					
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z			
<i>Lobe Frontal</i>																					
AMS (6)							-2	16	54							-6	16	48			
Aire prémotrice (6)																					
Gyrus frontal inférieur (44) D																					
Aire préfrontale (10)																					
<i>Lobe Pariétal</i>																					
Gyrus supramarginal (39)																					
Gyrus cingulaire (40)																					
Gyrus pariétal postérieur (7)																					
<i>Lobe Temporal</i>																					
Gyrus temporal supérieur (22)				-54	-38	-6															
<i>Lobe Occipital</i>																					
Gyrus lingual (17) G	-10	-78	-6																		
D	2	-76	-10																		
Dorsal extrastrié (18)	-2	-88	0																		
<i>Cingulum</i>																					
Antérieur (24/32)																					
<i>Zones sous-corticales</i>																					
Putamen + Globus Pallidus																					
Thalamus																					
<i>Cérébellum</i>																					
							24	-60	-30												

Tableau XLVI : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour le groupe expérimental fortement latéralisé – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le groupe composé des individus fortement latéralisés présente un tableau de résultat assez étonnant (voir tableau XLVI). Nous relevons finalement fort peu d'activations significatives lors du prétest et moins encore lors du post-test.

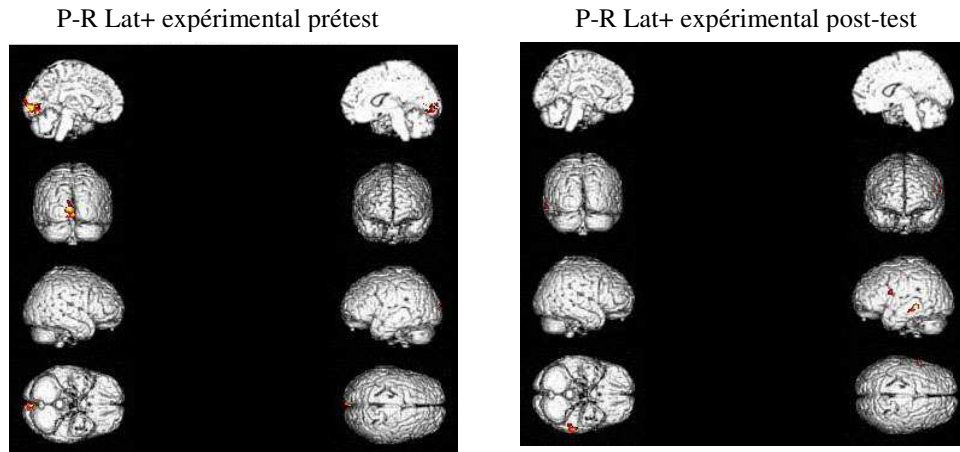


Figure 53 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe expérimental fortement latéralisé à droite au prétest et au post-test

Pour la comparaison pseudomots-repos (voir figure 53), une simple activation des zones visuelles est relevée, marquant un impact visuel des patterns de lettres particulièrement intense. Nous observons néanmoins qu'au post-test cette activation disparaît et fait place à une activation du gyrus temporal supérieur, zone plus communément dédiée au langage.

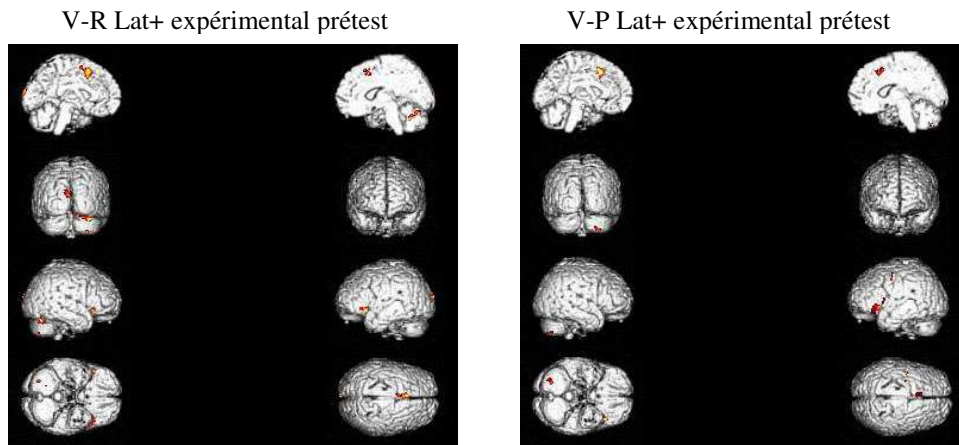


Figure 54 : Comparaison des activations génération de verbes-repos et génération de verbes-pseudomots pour le groupe expérimental fortement latéralisé à droite au prétest

Les comparaisons V-R et V-P ne donnent que très peu d'informations pertinentes (voir figure 54). Si deux activations attendues sont rencontrées au prétest, à savoir une activation de l'aire motrice supplémentaire et du cerebellum droit, peu de régions actives lors de tâches de langage sont finalement relevées. Notamment, lors du post-test, aucune différence entre la génération de verbes et les autres tâches n'est rencontrée.

XVI.4.2.3. Pour le groupe peu latéralisé expérimental

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos						Génération de verbes - repos						Génération de verbes - pseudomots					
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			Prétest			Post-test		
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>																		
AMS (6)										-10	8	50				-10	16	46
Aire prémotrice (6)	-56	2	12							-42	20	20				-40	20	16
Aire préfrontale (10)																		
<i>Lobe Pariétal</i>																		
Gyrus supramarginal (39)	52	-32	22															
Gyrus angulaire (40)				-50	-40	12				-50	-46	14				-44	-46	8
Gyrus pariétal postérieur (7)																		
<i>Lobe Temporal</i>																		
Gyrus temporal supérieur (22)										-58	-50	4				-50	-42	-6
<i>Lobe Occipital</i>																		
Gyrus lingual (17) G D							4	-80	-12							-32	-82	-4
Dorsal extrastrifié (18)	10	-98	2															
<i>Cingulum</i>																		
Antérieur (24/32)										-8	20	34						
<i>Zones sous-corticales</i>																		
Putamen + Globus Pallidus																		
Thalamus																		
<i>Cérébellum</i> D				8	-64	-40				12	-62	-50				28	-56	-34

Tableau XLVII : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour le groupe expérimental peu latéralisé – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le groupe expérimental moins latéralisé présente par contre un ensemble d'activations fort intéressant (voir tableau XLVII).

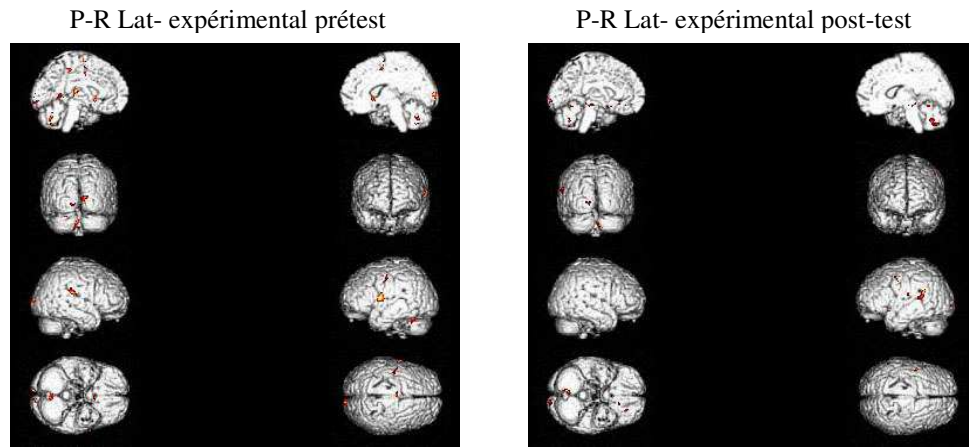


Figure 55 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe expérimental faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test

Concernant la distinction entre pseudomots et repos, les analyses au prétest mettent déjà en lumière un réseau relativement dense d'activations (voir figure 55). Si le cortex visuel demeure actif, et signifie une forte propension chez les sujets à rester à un degré primaire d'analyse, l'activation de la zone inférieure du lobe pariétal, conjuguée à l'aire prémotrice, montre néanmoins un certain degré d'élaboration. L'analyse du post-test met quant à elle en évidence une implication bien plus faible des zones occipitales, le maintien d'une activation de la région pariétale inférieure et une disparition de l'activation frontale.

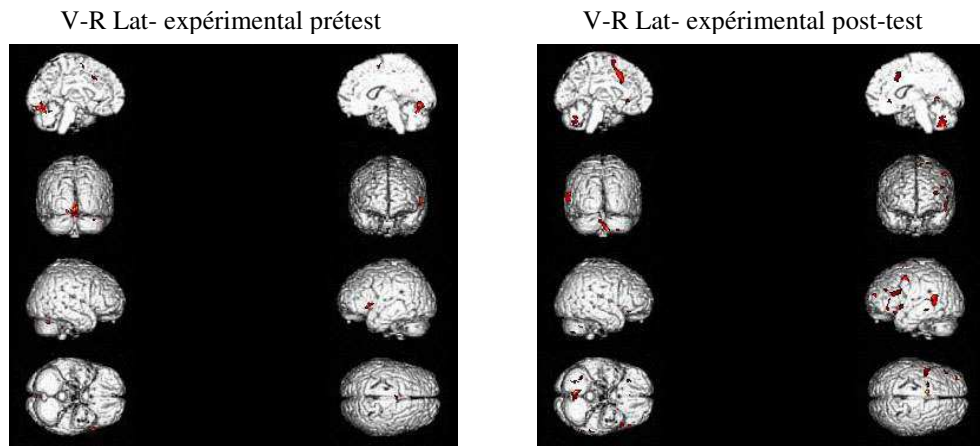


Figure 56 : Comparaison des activations génération de verbes-repos pour le groupe expérimental faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test

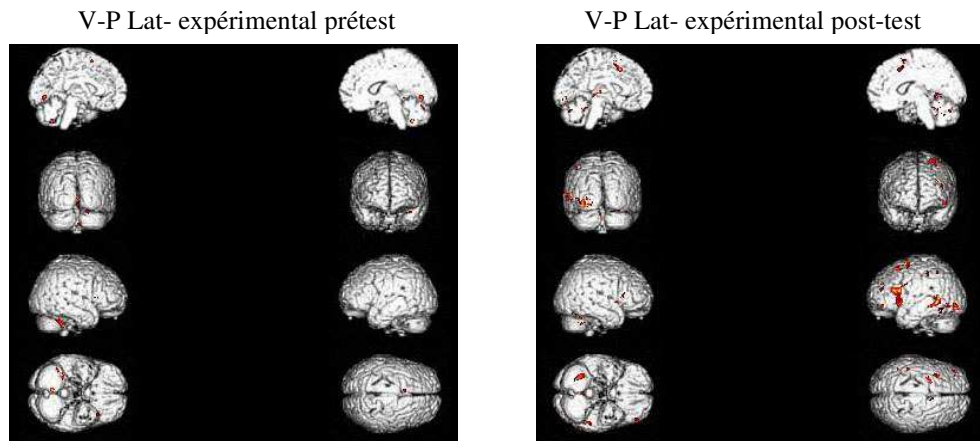


Figure 57 : Comparaison des activations génération de verbes-pseudomots pour le groupe expérimental faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test

La comparaison entre la génération de verbes et les autres tâches est quant à elle riche d'enseignements (voir figures 56 et 57). Si les sujets semblent n'avoir effectué qu'un traitement très basique, avec la simple implication du gyrus lingual, au post-test nous retrouvons une activation tout à fait caractéristique des zones langagières, avec une activation frontale au niveau de l'aire prémotrice et motrice supplémentaire, une activité pariétale inférieure (i.e. le gyrus angulaire) et une activation du cingulum antérieur et du cerebellum droit.

XVI.4.2.4. Pour le groupe fortement latéralisé contrôle

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos						Génération de verbes - repos						Génération de verbes - pseudomots					
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			Prétest			Post-test		
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>																		
Aire prémotrice (6)				-62	10	12				-62	10	16				-20	-4	50
Gyrus frontal inférieur (44)																-34	18	-10
Aire préfrontale (10)										-38	44	16						
										44	20	24						
<i>Lobe Pariétal</i>																		
Gyrus pariétal postérieur (7)				58	-58	38				-32	-70	54						
<i>Lobe Temporal</i>																		
Gyrus temporal supérieur (22)																-42	-42	-2
<i>Lobe Occipital</i>																		
Gyrus lingual (17)				-12	-94	-14				-18	-100	-8				-8	-72	-4
Dorsal extrastrié (18)				-4	-82	10												
Cuneus (19)										-8	-84	28						
<i>Cingulum</i>																		
Antérieur (24/32)										-6	14	24				-12	26	40
										2	-6	28				10	26	32
<i>Zones sous-corticales</i>																		
Putamen																-6	2	4
Thalamus										-16	-32	0				-8	-34	8
																2	-32	2
<i>Cérébellum</i>																		
				-24	-70	-32												
																30	-52	-36

Tableau XLVIII : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour le groupe contrôle fortement latéralisé – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

De manière générale, nous constatons l'absence complète d'activations significatives au prétest quelle que soit la tâche considérée (voir tableau XLVIII). Même si l'analyse relève bien des réponses, ces dernières ne sont pas significatives. Il semble donc que les sujets n'aient pas dû recruter plus activement pour résoudre les tâches que ce qui est nécessaire pour regarder des formes. Au post-test, toutefois, nous observons cette fois des activations.

P-R Lat+ contrôle post-test

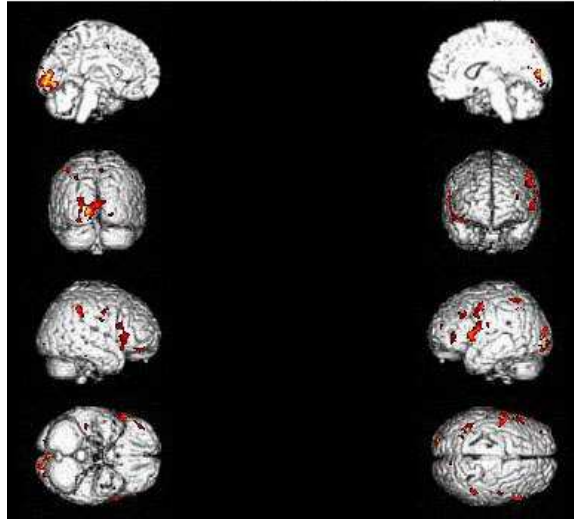


Figure 58 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe contrôle fortement latéralisé à droite au post-test

Concernant la comparaison entre la lecture de pseudomots et la vision de formes, nous relevons une activation prémotrice, occipitale et cérébelleuse gauche. Au niveau de l'hémisphère droit, nous relevons une activité pariétale (voir figure 58).

V-R Lat+ contrôle post-test

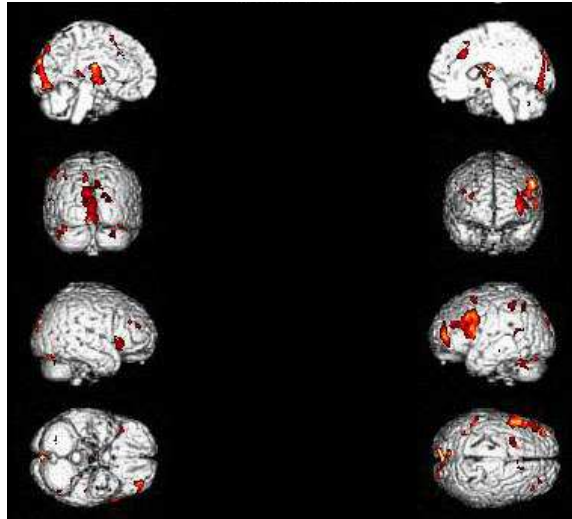


Figure 59 : Comparaison des activations génération de verbes-repos pour le groupe contrôle fortement latéralisé à droite au post-test

V-R met en évidence la même activité prémotrice, mais associée cette fois à une réponse préfrontale bilatérale, au niveau du lobe frontal (voir figure 59). Les lobes occipital, pariétal et cingulaire sont également activés, ainsi que le thalamus.

V-P Lat+ contrôle post-test

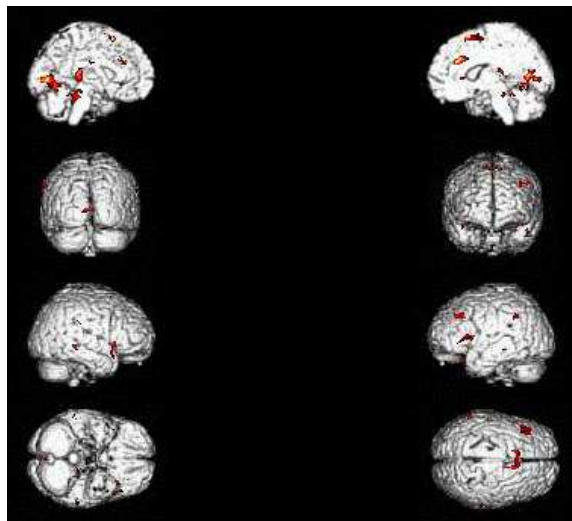


Figure 60 : Comparaison des activations génération de verbes-pseudomots pour le groupe contrôle fortement latéralisé à droite au post-test

V-P montre pour sa part une activation fronto-temporo-occipitale, associée au cingulum, au cerebellum et aux structures sous-corticales (voir figure 60). Il est également intéressant de constater l'activation bilatérale des gyri frontaux postérieurs.

XVI.4.2.5. Pour le groupe peu latéralisé contrôle

Régions (Zones de Brodmann)	Pseudomots - repos						Génération de verbes - repos						Génération de verbes - pseudomots								
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			Prétest			Post-test					
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z			
<i>Lobe Frontal</i>																					
AMS (6) G							-6	8	62							-10	10	56	-8	12	46
D																			4	16	58
Aire prémotrice (6)	-54	12	18				-58	20	20							-52	18	20			
Gyrus frontal inférieur (44)							-52	30	2												
D																					
Aire préfrontale (10)																-36	58	12			
<i>Lobe Pariétal</i>																					
Gyrus pariétal postérieur (7)							-36	-68	48												
<i>Lobe Temporal</i>																					
Gyrus temporal supérieur (22)																-58	-44	-6			
<i>Lobe Occipital</i>																					
Gyrus lingual (17)																					
Dorsal G	-10	-98	6				-10	-98	10												
Extrastré (18) D							4	-96	12												
<i>Zones sous-corticales</i>																					
Putamen +																-4	6	12			
Globus Pallidus																					
Thalamus																-2	-20	8			
<i>Cérébellum</i> D							24	-62	-24							44	-66	-40			

Tableau XLIX : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour le groupe contrôle peu latéralisé – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le tableau XLIX reprend les activations significatives relatives aux tâches de langage issues de l'analyse des activations du groupe contrôle peu latéralisé.

P-R Lat- contrôle prétest

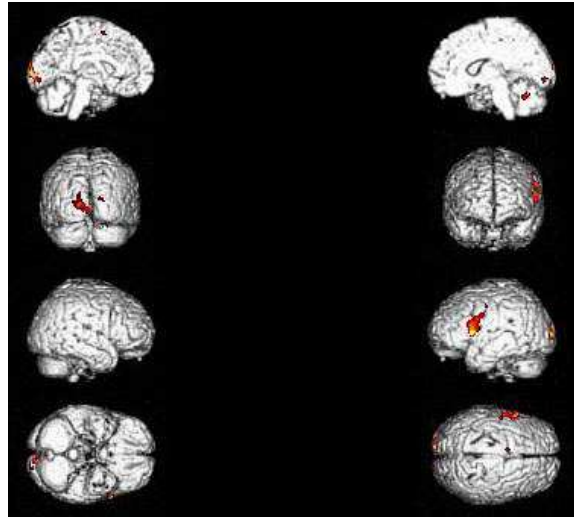
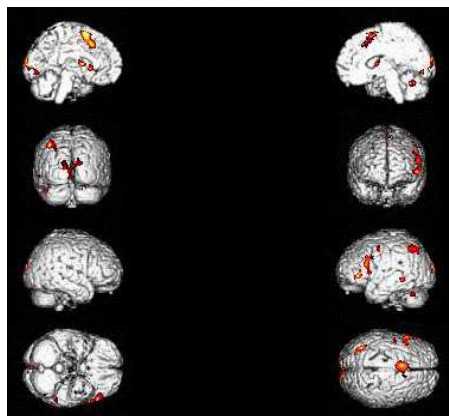


Figure 61 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe contrôle faiblement latéralisé à droite au prétest

L'analyse des activations cérébrales lors de la comparaison pseudomots-repos relève un accroissement de celles-ci au niveau de l'aire prémotrice et du cortex visuel (voir figure 61). Ces aires avaient déjà été relevées chez les peu latéralisés expérimentaux, seulement au prétest. Par contre, au post-test, plus aucune activation significative n'est relevée.

V-R Lat- contrôle prétest



V-R Lat- contrôle post-test

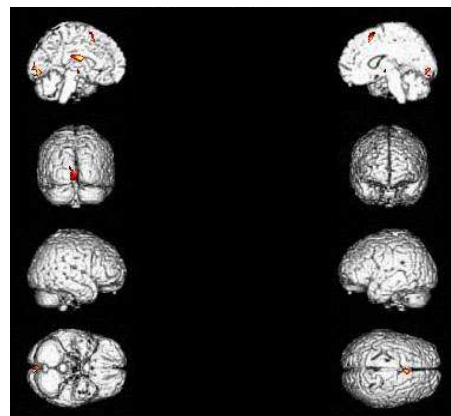


Figure 62 : Comparaison des activations génération de verbes-repos pour le groupe contrôle faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test

Concernant V-R, nous retrouvons au prétest un pattern traditionnel, à savoir une activation frontale assez conséquente, reprenant à gauche l'aire motrice supplémentaire, l'aire prémotrice et le gyrus frontal inférieur, une activation de l'aire pariétale supérieure, des cortex extrastriés bilatéraux et du cerebellum droit (voir figure 62). Les résultats au post-test sont quant à eux plus intrigants, puisque aucune activation significative n'est relevée.

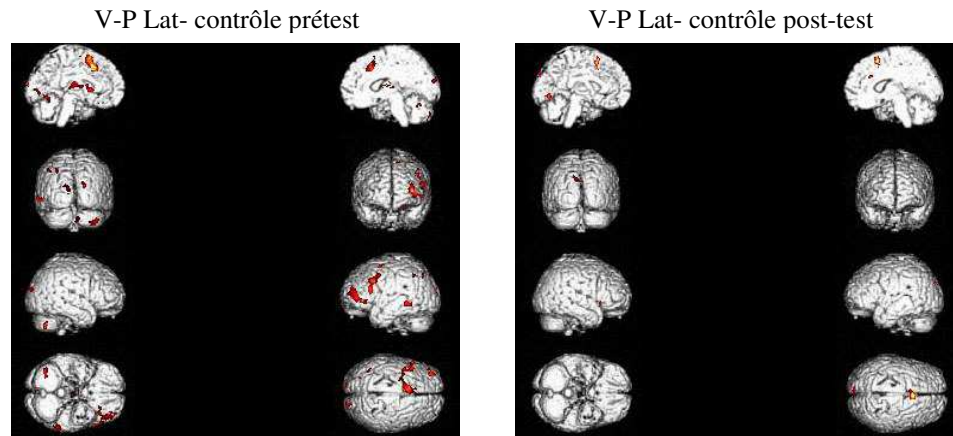


Figure 63 : Comparaison des activations génération de verbes-pseudomots pour le groupe contrôle faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test

V-P corrobore les résultats observés, avec toutefois quelques informations complémentaires (voir figure 63). Nous relevons ainsi une activation de l'aire préfrontale gauche, du gyrus temporal supérieur et des structures sous-corticales gauches. Ceci complète le réseau déjà observé pour V-R dans le cadre des activations relatives à des tâches de langage. V-P confirme également l'absence d'activations significatives au post-test, relevant juste une plus grande activation de l'aire motrice supplémentaire.

XVI.4.3. Résultats des activations IRMf visuospatiales (voir annexe 27)

XVI.4.3.1. Pour le groupe total au prétest

Région (Zones de Brodmann)		Groupe total		
		Prétest		
		X	Y	Z
<i>Lobe Frontal</i>				
Zone prémotrice (6)	G	Oui		
	D			
Champs oculomoteurs frontaux (8)	G	-26	0	52
	D	24	-2	50
<i>Lobe Pariétal</i>				
Champs oculomoteurs pariétaux (7)	G	-16	-74	42
	D	28	-70	52
<i>Lobe Temporal</i>				
Zone d'intégration multimodale (37)	G			
	D	54	-62	-12
<i>Lobe Occipital</i>				
Gauche		Oui		
Droite				
<i>Cingulum antérieur</i>				
Gauche		Oui		
Droit				
<i>Zones sous-corticales</i>				
Colliculus supérieur/Thalamus				
<i>Cérébellum</i>				
Gauche		Oui		
Droite		6	-76	-22

Tableau L: Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices visuospatiaux, pour l'ensemble des participants à la recherche « latéralité » – analyse par random effect, t-test pour un échantillon

(X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

L'activation relevée indique une réponse massive des différentes structures habituellement rencontrées, ce qui nous permet difficilement de mettre en évidence les loci pertinents (voir tableau L). Ainsi, une activation pariéto-occipitale recouvre largement les zones pariétales postérieures, les cunei bilatéraux et les gyri temporaux postérieurs. Une forte activation cérébelleuse bilatérale est également mise en évidence. Enfin, les champs oculomoteurs frontaux associés aux zones prémotrices, soutenus par les cingulum bilatéraux complètent ce large pattern, comme indiqué sur la figure 64.

C-R prétest groupe total

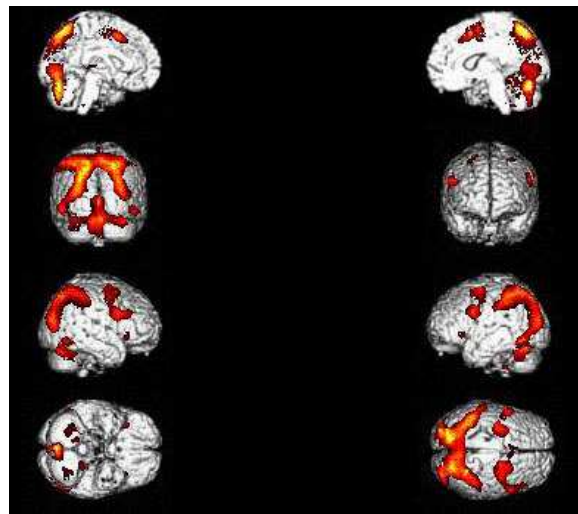


Figure 64 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe complet au prétest

XVI.4.3.2. Pour le groupe expérimental

Régions (Zones de Brodmann)	Fortement latéralisés						Peu latéralisés						
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	
<i>Lobe Frontal</i>													
AMS (6)										10	20	50	
Aire prémotrice (6)	G									-50	12	28	
	D									55	8	22	
Champs oculomoteurs frontaux (8)	G	-22	-12	54	-26	2	50	-24	-2	40	-32	2	48
	D	24	-2	48						32	6	50	
<i>Lobe Pariétal</i>													
Champs oculomoteurs pariétaux (7)	G	-20	-68	60	-22	-70	60	-22	-58	36	-12	-64	46
	D	20	-72	54	18	-66	64	14	-60	50	28	-46	40
<i>Lobe Occipital</i>													
Gyrus lingual (17)													
Cuneus (19)	G	-24	-84	20	-20	-68	38	-26	-70	26			
	D	24	-62	32	30	-66	28	32	-64	28	24	-60	38
<i>Cingulum</i>													
Antérieur (24/32)													
Postérieur (30)													
<i>Zones sous-corticales</i>													
Putamen +	G										-2	20	-6
Globus Pallidus	D										6	24	-2
Colliculus supérieur/Thalamus	G							-12	-18	0	-4	-16	2
	D										4	-18	2
<i>Cérébellum</i>	G	-36	-68	-36				-34	-64	-40	-18	-44	-46
	D	30	-68	-28				38	-64	-24	26	-72	-28

Tableau LI : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices visuospatiaux pour les groupes expérimentaux, selon leur degré de latéralité – analyse par random effect, t-test pour un échantillon

(X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le tableau LI reprend les activations relatives aux exercices visuospatiaux chez les groupes expérimentaux, selon leur degré de latéralité.

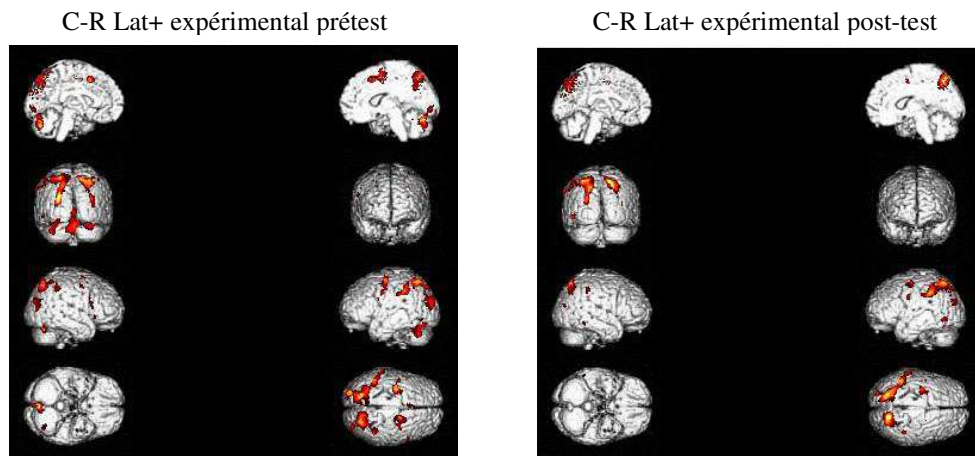


Figure 65 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe expérimental fortement latéralisé au prétest et au post-test

Le groupe expérimental fortement latéralisé présente un pattern traditionnel des activations cérébrales, avec toutefois une absence d'activations sous-corticales (voir figure 65). Nous retrouvons les champs oculomoteurs frontaux, les champs oculomoteurs pariétaux, la zone occipitale supérieure sous-tendant la voie dorsale (BA 19) et le cerebellum. La manipulation des dispositifs ne modifie que peu les activations cérébrales, seuls les cerebellum semblent moins activés, ainsi que le champ oculomoteur droit.

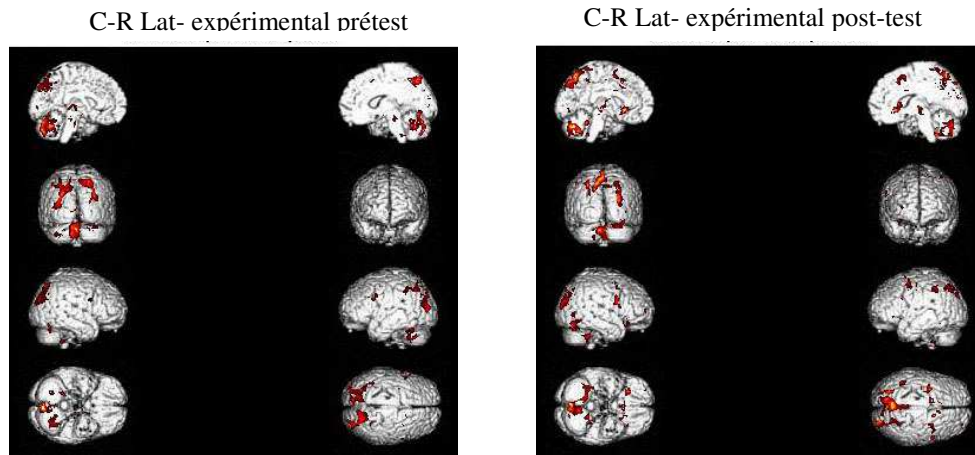


Figure 66 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe expérimental faiblement latéralisé au prétest et au post-test

Le groupe peu latéralisé présente quant à lui un pattern quasiment identique, avec toutefois au prétest une activation prémotrice et thalamique gauche (voir figure 66). Au post-test, nous observons un accroissement des activations frontales (au niveau de l'aire motrice supplémentaire droite, de l'aire prémotrice droite et du champ oculomoteur droit), du cortex dorsal extrastrié droit, mais surtout, une activation sous-corticale bien plus importante, tant des structures antérieures (putamen et globus pallidus), que des structures postérieures (colliculus supérieur et thalamus).

XVI.4.3.3. Pour le groupe contrôle

Régions (Zones de Brodmann)	Fortement latéralisés						Peu latéralisés						
	Prétest			Post-test			Prétest			Post-test			
	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	X	Y	Z	
<i>Lobe Frontal</i>													
AMS (6)				8	4	52							
Aire prémotrice (6)	-40	0	32	-48	-2	20	-42	2	26				
Champs oculomoteurs frontaux (8)	G	-22	8	52	-34	-20	50	-32	-2	52			
	D	34	4	42	42	0	54	22	-4	56	44	6	48
<i>Lobe Pariétal</i>													
Champs oculomoteurs pariétaux (7)	G	-32	-58	58	-38	-56	62	-22	-70	36	-30	-52	48
	D	30	-74	52							44	-46	52
<i>Lobe Occipital</i>													
Gyrus Lingual (17)	G	-16	-75	-10				-4	-80	-2	-28	-74	-14
	D	10	-80	-16	24	-74	-18	6	-70	-6			
Dorsal Extrastrié (18)											16	-80	4
Cuneus (19)	G	-22	-92	30				-30	-74	18	-32	-80	32
	D	34	-90	18									
<i>Cingulum</i>													
Antérieur (24/32)				-22	4	44							
Postérieur (30)													
<i>Zones sous-corticales</i>													
Putamen + Globus Pallidus		18	16	0	6	22	4						
Thalamus					-2	-34	-2						
Cérébellum	G	-26	-70	-22							-20	-70	-26
	D	26	-74	-22									

Tableau LII : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices visuospatiaux, pour les groupes contrôles, selon leur degré de latéralité – analyse par random effect, t-test pour un échantillon (X = gauche (-)/ droite (+); Y = postérieur (-)/antérieur (+); Z = bas (-)/ haut (+))

Le tableau LII reprend les activations relatives aux exercices visuospatiaux chez les groupes contrôles, selon leur degré de latéralité.

Nous retrouvons au niveau de ces groupes les activations traditionnellement rencontrées dans le cadre d'activités visuospatiales, avec un pôle frontal constitué de l'aire prémotrice et des champs oculomoteurs frontaux, du pôle pariétal (i.e. les champs oculomoteurs pariétaux), du pôle occipital et dans une moindre mesure, du cerebellum gauche (voir figures 67 et 68).

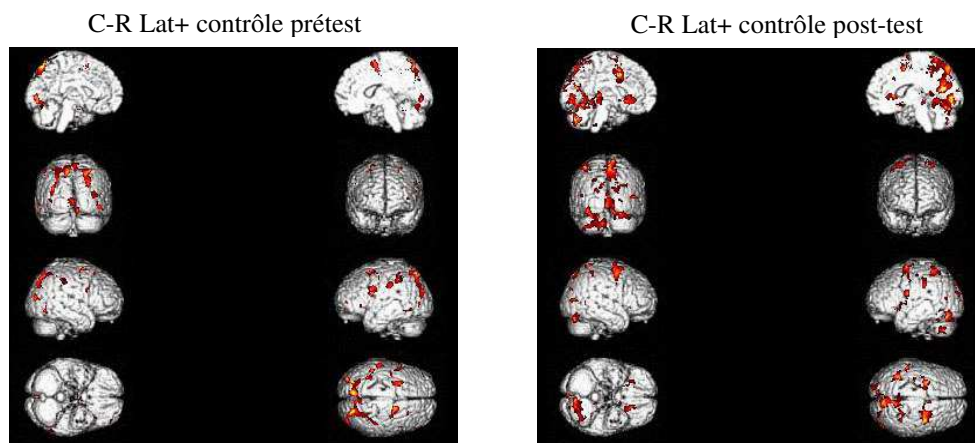


Figure 67 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe contrôle fortement latéralisé au prétest et au post-test

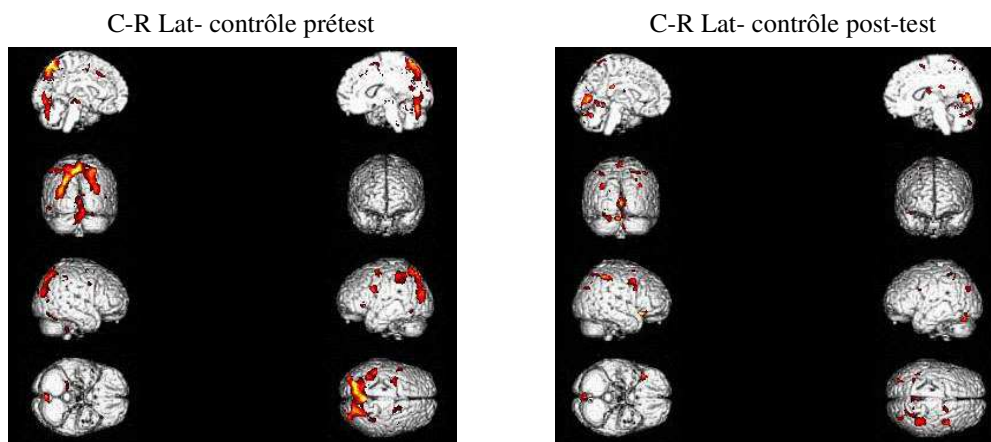


Figure 68 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe contrôle faiblement latéralisé au prétest et au post-test

XVI.4.4. Discussion

La présente recherche vise à vérifier si des sujets ayant des degrés de latéralité différents présentent des patterns d'activations fonctionnelles identiques ou non face aux tâches proposées, et si les dispositifs étudiés provoquent un effet sur les réponses en fonction des cas étudiés.

Au niveau psychométrique, nous avons pu mettre en évidence une influence significative des résultats à l'item des Cubes en faveur du groupe expérimental peu latéralisé. Si cela traduit un résultat positif, nous ne pouvons confirmer l'hypothèse 1 qui affirmait que tous les groupes expérimentaux profitent également de l'entraînement. Sans doute est-ce dû à certaines caractéristiques de la population, caractéristiques sur lesquelles nous reviendrons lors de la discussion des résultats IRMf.

Pour ce qui est des résultats en imagerie, l'analyse du prétest des sujets pris dans leur ensemble a confirmé les données obtenues lors des précédentes expériences :

- concernant le langage, nous retrouvons la présence d'une large implication occipito-frontale associée au cingulum dans le cadre des activités langagières et l'absence du gyrus temporal postérieur (i.e. la zone de Wernicke) ;
- concernant l'organisation visuospatiale, nous relevons le même réseau complexe d'activations cérébrales, tant dans la partie antérieure du cortex avec les zones frontales postérieures (i.e. zones oculomotrices frontales et prémotrices bilatérales), que dans la partie postérieure avec une très large activation temporo-pariéto-occipitale englobant les gyri pariétaux postérieurs, les cunéi et le gyrus temporal supéro-postérieur droit. Cet ensemble est soutenu par les cingulum bilatéraux et les cerebellum.

Nous retrouvons donc parfaitement les patterns déjà observés lors des précédentes recherches, ce qui va permettre de comparer les expériences entre elles.

Afin de structurer notre développement, nous aborderons tout d'abord l'effet des dispositifs sur les groupes étudiés, pour ensuite aborder la question de la latéralité en fonctions des compétences cognitives investiguées.

XVI.4.4.1. Influence des dispositifs sur le langage

Afin de mettre en évidence l'influence des dispositifs, il est nécessaire de s'interroger sur les évolutions au sein de chaque sous-groupe entre le prétest et le post-test, et de relever alors ce qui est spécifique au traitement. Nous nous attarderons donc tout d'abord sur les groupes expérimentaux, puis sur les contrôles.

Le groupe fortement latéralisé expérimental

Il est difficile de tirer un ensemble d'hypothèses concernant ce groupe tant les activations sont peu nombreuses, tant lors du prétest que du post-test. Il semble que la phase expérimentale n'ait finalement pas apporté de résultats probants, hormis pour la lecture de pseudomots où une activation dans le lobe temporal est relevée. Toutefois, l'absence d'activations dans de nombreuses zones attendues nous impose la plus grande prudence quant à d'éventuelles conclusions sur les apports du traitement. Il semble en effet que le groupe latéralisé n'a pu se dégager d'un niveau purement perceptif, ce qui a inhibé toute autre activité cognitive.

Le groupe faiblement latéralisé expérimental

Les activations de ce groupe sont nettement plus intéressantes, et significatives.

Ainsi, la comparaison entre la tâche de pseudomots et de repos semble corroborer la tendance obtenue lors des précédentes recherches, avec une activation cérébelleuse droite et pariétale inférieure gauche (i.e. gyrus angulaire), alors que l'implication du lobe occipital, de la zone pariétale droite et de l'aire prémotrice décroît suite à l'entraînement proposé. Ceci semble indiquer une potentialisation des ressources neuronales, témoignant notamment d'une aptitude accrue à se dégager des éléments visuels (i.e. le dorsal extrastrié) et spatiaux (i.e. le pariétal droit) pour se concentrer sur des zones de soutien d'activités verbales (i.e. le cerebellum droit et gyrus angulaire).

Les comparaisons impliquant la génération de verbes (V-R ou V-P) indiquent quant à elles une réelle évolution chez les sujets. Alors qu'au prétest, ils semblent ne pas arriver à se détacher des aspects visuels de la tâche (i.e. activation uniquement dans le gyrus lingual), au post-test, ils parviennent à activer un réseau dense impliquant l'ensemble des zones langagières traditionnellement observées, tant dans ses aspects phonologiques, sémantiques que syntaxiques. Notamment, nous observons une activation du gyrus angulaire et de la zone temporale supérieure gauche, de la zone frontale et du cerebellum droit. Si l'activation frontale (i.e. l'aire motrice supplémentaire et l'aire prémotrice) et cérébelleuse soutient l'aspect moteur de l'acte verbal, le gyrus angulaire gauche prend en charge la forme visuelle des mots et le gyrus temporal supérieur postérieur l'activité sémantique.

Il semble que chez ces sujets, la manipulation du dispositif expérimental est à même de permettre l'activation de zones du langage notamment au niveau de l'activité motrice impliquée. Nous pensons donc que les outils amorcent les réponses langagières à un niveau cérébral.

L'activation du gyrus angulaire lors de P-R est étrange dans le sens où les études de Price (1997) avaient conclu à son implication dans la récupération de

l'image visuelle du mot présenté (et donc de son sens). Le fait que cette aire soit active lors d'une tâche de pseudomots peut éventuellement remettre en cause cette affirmation, et nous ramène à l'hypothèse de Déjérine (1892) qui affirmait voir en le gyrus angulaire le siège de la forme visuelle des lettres. Nous pensons que tout cela nécessite quelques nuances, V-P montrant également une différence significative dans cette région. Ceci implique que si les pseudomots activent le gyrus angulaire plus intensément que la vision de formes abstraites, une lecture de mots réels active encore plus ladite région. Nos résultats vont donc plutôt « unifier » ces deux approches, en prônant plutôt une gradation de l'activation du gyrus angulaire. Restons conscients que cette observation ne concerne qu'un sous-groupe et que cela requiert confirmation.

De manière plus générale concernant le groupe des peu latéralisés expérimentaux, il va de soi que la configuration particulièrement « dichotomique » des résultats prétest vs. post-test nécessite de s'interroger sur la compréhension réelle de la tâche chez les sujets au prétest. Toutefois, les précautions méthodologiques, notamment le fait de présenter les épreuves préalablement à la passation IRMf, qu'une réponse soit observée au niveau du gyrus lingual nous permet d'affirmer qu'il y a bien eu évolution. De plus, le fait que ce groupe ait obtenu un résultat significatif au test des cubes semble confirmer l'évolution particulière.

Le groupe fortement latéralisé contrôle

Le résultat le plus surprenant de ce groupe est l'absence d'activations au prétest. Ceci peut s'expliquer de deux manières :

- soit il n'a pas besoin de recruter d'avantage de ressources pour réaliser les tâches proposées, ce qui semble très peu probable,
- soit l'environnement dans lequel a été réalisé l'expérience a inhibé les réponses des sujets, qui n'ont pas su réaliser l'exercice correctement. La présence d'activations significatives lors des exercices visuospatiaux montre pourtant une activité, toutefois les réponses langagières étant plus sensibles, il est possible

qu'elles n'aient pu être enregistrées. Notons d'ailleurs que les réponses aux tâches visuospatiales, pour le groupe des latéralisés contrôles, sont elles-mêmes fort ténues comparées à celles obtenues auprès d'autres échantillons.

Au post-test par contre, nous retrouvons un pattern d'activation plus conforme à ceux déjà rencontrés, relevant notamment une réponse fronto-occipitale dans toutes les comparaisons.

De plus, nous observons pour P-R une activation du gyrus pariétal postérieur droit associé au cerebellum gauche, ce qui renforce l'idée d'un recrutement visuospatial lors de tâches de langage chez les sujets contrôles.

La comparaison au post-test de la génération de verbes et de la tâche de repos confirme cette tendance, avec l'activation des cingulum antérieurs et du thalamus, marqueurs d'un recrutement attentionnel, associée à une réponse préfrontale modératrice desdits processus. L'activation du gyrus pariétal postérieur gauche est plus inattendue. Généralement perçue comme une zone d'intégration multimodale, nous pouvons interpréter ce résultat comme le lien entre l'intégration visuelle et la perception auditive (i.e. langage interne) en lien avec le stimulus. Toutefois, nous aurions dû rencontrer cette activation dans l'ensemble des comparaisons, pour tous les groupes, ce qui n'est pas le cas.

Enfin, la comparaison entre la génération de verbes et la lecture de pseudomots reprend également l'ensemble des zones attendues dans le cadre de cette analyse. Nous retrouvons en effet les zones frontales, temporale supérieure gauche, occipitales, cérébelleuse droite et ganglionnaire, caractéristiques du traitement phonologique, sémantique et syntaxique (bien que le gyrus lingual soit plus perceptif). L'activité attentionnelle est quant à elle soutenue par les lobes cingulaires et les thalamus bilatéraux.

Il semble donc que si nous nous référons aux résultats du post-test, une seconde passation du groupe contrôle associe toujours un ensemble de zones perceptives et visuospatiales aux zones du langage.

Le groupe peu latéralisé contrôle

Les résultats relatifs à P-R recourent les résultats obtenus, à savoir une importante activation de l'aire prémotrice et du cortex occipital, ce qui indique une forte composante visuelle dans le traitement des items. Il semble que dans un second temps, cette « imprégnation » soit moins présente, mais sans pour autant favoriser la mise en place d'autres stratégies (i.e. pas de résultats probants au post-test).

La distinction entre les activations issues de la génération de verbes et celles des autres tâches au prétest met en évidence le réseau habituel des activations langagières, même si des différences s'observent selon le type de comparaison (V-R vs. V-P). Ainsi, V-P relève une réponse au niveau des structures sous-corticales et de la zone temporale postérieure. Par contre, pour V-R, les activations rencontrées au niveau du gyrus pariétal postérieur et du cortex occipital indiqueraient une composante visuelle spatiale.

L'absence de résultats pour V-R et V-P au post-test, également rencontrée pour P-R, semble indiquer un effet d'apprentissage assez massif, déjà observé pour d'autres groupes. Une version parallèle du test IRM serait sans doute intéressante pour éventuellement pallier à ce problème.

Conclusion

Même si les données laissent planer quelques doutes sur la validité de celles-ci concernant le groupe latéralisé expérimental, nous ne pouvons que conclure à une influence des dispositifs uniquement chez les moins latéralisés. Si nous comparons les résultats de ceux-ci aux résultats des peu latéralisés contrôles, nous observons un réseau plus dense impliquant le gyrus angulaire, le lobe temporal supérieur et le cingulum antérieur. Considérant, au vu des patterns, la comparaison des peu latéralisés expérimentaux au post-test et des peu latéralisés contrôles au prétest comme la plus pertinente, nous préférons nous abstenir de considérer les résultats relatifs au lobe frontal et au cerebellum droit comme pertinents, les peu latéralisés contrôles les activant également au prétest.

Il semble donc, au final, que le carrefour pariéto-temporal soit le plus sensible aux effets de l'entraînement proposé.

XVI.4.4.2. Influence des dispositifs sur l'organisation visuospatiale

Afin de percevoir d'éventuelles modifications spécifiques, nous procéderons de la même manière que lors de l'analyse des activations langagières, et étudierons le développement des réponses neuronales au sein des groupes expérimentaux et contrôles séparément pour ensuite synthétiser l'ensemble.

Le groupe fortement latéralisé expérimental

Il semble que le traitement n'ait pas d'influences sur les fortement latéralisés, ceux-ci présentent en effet un pattern d'activations au post-test quasiment identique à celui du prétest. Seule une baisse significative d'activation est observée dans les cerebellum et le champ oculomoteur droit au post-test. La seule explication plausible concernant les cerebellum serait un moins grand besoin de soutien moteur chez les sujets au post-test, issu de l'apprentissage de la tâche (cette même observation étant rencontrée chez les sujets contrôles).

L'absence de réponse significative dans les zones sous-corticales antérieures tendrait à montrer quant à elle une possible faiblesse dans l'interconnexion entre les différents lobes, et éventuellement une moins grande faculté à traiter l'information. Ceci serait confirmé par une activation frontale faible, notamment au niveau des aires motrices supplémentaires et des aires prémotrices.

Le groupe peu latéralisé expérimental

A contrario, les résultats du groupe peu latéralisé expérimental indiquent une activation bien plus importante suite à l'entraînement proposé, avec notamment une réponse plus conséquente de l'hémisphère droit, que ce soit au niveau de l'aire motrice supplémentaire, de l'aire prémotrice, du champ oculomoteur frontal ou des structures sous-corticales (sans compter l'activation toujours conséquente au niveau du cuneus). Ceci correspond parfaitement aux hypothèses formulées initialement, qui postulaient un accroissement de l'activation de l'hémisphère en charge de la

compétence visuospatiale. Il est intéressant de constater que le renforcement du réseau se situe pour une grande partie dans le lobe frontal, ce qui indique une réelle structuration des informations perçues, avec peut-être une mentalisation accrue. L'apparition d'une activation bilatérale au niveau des ganglions de la base tend d'ailleurs à conforter encore cette hypothèse.

Le groupe fortement latéralisé contrôle

Le groupe latéralisé contrôle présente au prétest le résultat habituellement observé, à savoir un pôle frontal constitué des champs oculomoteurs frontaux et de l'aire prémotrice gauche, des champs oculomoteurs pariétaux bilatéraux, d'une large composante occipitale et des cerebellum, associés à une activation du nucleus caudé droit. Le post-test indique une diminution de la composante occipitale en faveur des zones attentionnelles, avec activation du thalamus gauche et de l'aire motrice supplémentaire droite.

Il semble donc que les sujets, à la seconde passation, parviennent à s'extraire des aspects figuratifs et visuels de la tâche, mais que cela nécessite un recours aux ressources attentionnelles plus intense en contrepartie. Ceci montre toutefois une modification de la stratégie de résolution.

Le groupe peu latéralisé contrôle

Le groupe peu latéralisé contrôle recourt au prétest à un pattern purement cortical reprenant les habituelles zones fronto-pariéto-occipitales. Lors de la seconde passation, le pattern change finalement fort peu, avec encore un décroissement de l'activation frontale et une suractivation occipitale.

Il semble donc que ce groupe n'ait finalement pas élaboré de stratégies pertinentes avec l'apprentissage, ne recourant pas aux processus attentionnels comme les forts latéralisés.

Conclusion

L'ensemble de ces résultats tendrait à montrer un effet de l'entraînement uniquement chez les moins latéralisés, avec un renforcement du réseau dans de nombreuses zones localisées à droite, et tout particulièrement en lien avec les aspects moteurs et intégratifs, ce qui infirme l'hypothèse 3. Nous pouvons dès lors postuler qu'un fort degré de latéralité empêche le développement ou le recrutement de zones liées à l'organisation visuospatiale. Ceci serait dû à une rigidité mentale, provenant d'une habitude acquise très tôt dans le développement de structurer son espace en fonction de son côté privilégié.

Notons enfin que les données confirment le réseau impliqué lors de la tâche des cubes IRMf tel que décrit lors de l'expérience princeps relative à cette compétence cognitive.

XVI.4.4.3. Degré de latéralité et langage

La mise en évidence d'activations différentes selon le degré de latéralité des sujets va dépendre de la comparaison des activations au prétest selon les groupes. Nous analyserons donc d'abord ce qui distingue les prétests des groupes expérimentaux, ensuite ce qui distingue les prétests des groupes contrôles pour ensuite tenter une synthèse.

Les groupes expérimentaux

Les activations au prétest sont peu nombreuses. Concernant la génération de verbes, les latéralisés activent l'aire motrice supplémentaire, alors que les peu latéralisés impliquent uniquement le gyrus lingual droit. Par contre, lors de la lecture de pseudomots, seul le lobe occipital s'active chez les latéralisés alors que les peu latéralisés présentent des réponses au niveau du gyrus supramarginal et de l'aire prémotrice.

Les groupes contrôles

L'absence totale d'activations chez le groupe des fortement latéralisés au prétest, et la quasi-absence d'activité chez les peu latéralisés au post-test empêche toute analyse valable.

Conclusion

Face à l'absence de données pertinentes, notamment au niveau du groupe contrôle, nous sommes dans l'impossibilité de tirer une quelconque conclusion sur les activations cérébrales langagières en lien avec le degré de latéralité. Nous ne pouvons pas affirmer que le degré de latéralité se traduit par une activation plus importante dans un hémisphère spécifique (hypothèse 2).

XVI.4.4.4. Degré de latéralité et organisation visuospatiale*Les groupes expérimentaux*

Les groupes expérimentaux, au prétest, présentent des patterns relativement identiques, notamment au niveau de l'activation pariéto-occipitale bilatérale, des cerebellum bilatéraux et du champ oculomoteur gauche. Nous relevons par contre une activation complémentaire chez le groupe peu latéralisé de l'aire prémotrice gauche et des structures sous-corticales postérieures, alors que les plus latéralisés activent quant à eux l'aire oculomotrice droite.

Les groupes contrôles

Les groupes contrôles sont également relativement équivalents au prétest, seuls le champ oculomoteur pariétal droit, le cuneus droit, le noyau caudé droit et les cerebellum sont plus actifs chez les fortement latéralisés.

Conclusion

Ces résultats ne nous permettent pas de mettre en évidence un pattern spécifique d'activation selon le degré de latéralité, aucune comparaison relevée dans l'un des groupes ne se retrouvant dans l'autre.

XVI.4.5. Conclusions

L'idée que le degré de latéralité puisse être un indicateur d'un fonctionnement cérébral particulier provenait des études comparant personnes gauchères et droitiers. Il est clairement établi auprès de ces populations que face à des tâches cognitives, ceux-ci ne présentent pas des patterns équivalents. Dès lors, il était pertinent de s'interroger sur cette question, mais en réfléchissant en terme de degré de latéralité auprès de sujets ayant une préférence manuelle identique, à savoir ici la droite.

Nous constatons au travers des analyses que s'il semble que cette différence est pertinente - les activations sont bien distinctes entre les fortement latéralisés et les faiblement latéralisés -, nous ne pouvons avancer les patterns les caractérisant. Ceci est en grande partie due à une absence d'activations significatives, ainsi que par la présence de patterns différents lors d'analyses de groupes partageant pourtant la même caractéristique (expérimentaux vs. contrôles au prétest).

Sans doute la faible population dans chaque groupe est-elle partiellement responsable de cette absence d'activations significatives, bien que ce ne soit pas les groupes les moins peuplés qui aient montré le moins de résultats.

Cette recherche a permis toutefois de mettre en évidence à nouveau l'effet du traitement sur le fonctionnement cognitif. Bien que pour les raisons évoquées ci-dessus, nous nous devons d'être prudents lors de l'analyse, il semble qu'à tout le moins pour les peu latéralisés, la manipulation des dispositifs a permis une potentialisation de deux réseaux :

- au niveau langagier, nous avons pu observer au post-test l'activation de zones fondamentales comme le gyrus temporal postérieur ou le gyrus angulaire, ce qui rejoint les observations faites lors des précédentes expérimentations ;
- au niveau visuospatial, nous avons pu constater un renforcement de l'activation cérébrale droite, avec notamment un accroissement de la réponse de l'aire motrice supplémentaire, de la zone prémotrice, du champ oculomoteur frontal et des structures sous-corticales.

Des recherches ultérieures devront confirmer l'absence d'influences chez les plus latéralisés, les résultats ne nous permettant pas d'être catégoriques. Toutefois, les différentes tendances rencontrées nous permettent maintenant d'établir certaines hypothèses globales.

Chapitre XVII : Discussion générale

Ce travail avait pour but l'observation de l'influence d'un apprentissage à la perception de régularités environnementales sur le développement cognitif et neuronal. Nous sommes partis des travaux de Saffran et al. (1996), qui avaient relevé la précocité de cette habilité perceptive, fondamentale pour l'évolution cognitive générale. Nous avons également fondé nos hypothèses sur les observations de Lowenthal (1984, 1986c) concernant le développement cognitif, et notamment langagier, d'enfants sains ou cérébrolésés, lorsque ceux-ci manipulent des dispositifs permettant de présenter des régularités environnementales.

Nous avons tout d'abord mis en évidence l'outil le plus adéquat dans le cadre du développement cognitif (chapitre XI). En effet, Lowenthal a présenté un ensemble d'outils, appelés « représentations concrètes de système formel », sans distinguer leurs particularités respectives (e.g. Lowenthal 1986c, 1990). Suite à notre recherche, il est apparu qu'un dispositif particulier, appelé « labyrinthes dynamiques », présente de meilleurs résultats, notamment en organisation visuospatiale. Or cette habileté est vue par de nombreux auteurs comme fondamentale lors de l'acquisition de la lecture. En effet, le sens de la lecture (e.g. de gauche à droite) est enseigné dès le plus jeune âge ; en outre, la distinction haut/bas et gauche/droite est également un prérequis à la discrimination orthographique du b/p ou du d/b. Les résultats de cette première recherche corroborent ceux de Lowenthal (1986c), qui avait observé une amélioration de la compétence de lecture chez ses sujets sous certaines conditions d'enseignement.

A la suite de cette étude, il s'est avéré a posteriori que les labyrinthes dynamiques permettent de proposer des exercices de perception de régularités environnementales, ce qui pourrait expliquer l'ensemble des données obtenues avec ce dispositif. Toutefois, nous n'avons pas pu reproduire les effets positifs de cet outil au niveau de la compétence de lecture. Plusieurs hypothèses ont été formulées afin d'expliquer cet étonnant constat. Nous avons observé notamment que les sujets âgés de 6-7 ans profitent peu d'une partie pourtant fondamentale des exercices issus des labyrinthes dynamiques : la phase d'exploitation. Ces sujets ne parviennent à

percevoir que des régularités très simples, issues d'hypothèses posées uniquement sur le court terme. Or, cette phase est celle qui met en jeu la compétence de perception de régularités environnementales. Par contre, l'autre phase, dite « de construction », est plus adaptée à cette population et semble lui fournir une stimulation cognitive optimale. Nous constatons qu'elle met surtout en jeu des habiletés d'organisation visuospatiale qui, nous l'avons montré, sont significativement développées chez les sujets de cet âge.

Ceci nous a amené à tenter de nouveau l'expérience auprès d'une population plus âgée, susceptible de profiter pleinement des apports éventuels de la phase d'exploitation. Nous avons choisi un échantillon âgé de 18-20 ans, capable de percevoir des régularités environnementales bien plus complexes. Au-delà de la validation psychométrique nécessaire suite à la première recherche, nous voulions également savoir si le fait de développer les compétences cognitives influence les réseaux neuronaux qui sous-tendent celles-ci, que ce soit au niveau de la lecture (voir chapitre XIII) ou de l'organisation visuospatiale (voir chapitre XIV). Cela nous a amené à élaborer deux recherches sous IRMf.

Les résultats de ces deux études montrent une amélioration relative des résultats psychométriques au niveau de l'organisation visuospatiale et une évolution des réseaux impliqués lors de tâches visuelles impliquant le langage. Notamment, nous mettons en évidence une activation significative du lobe temporal supérieur inférieur (« zone de Wernicke ») et des ganglions de la base. La zone de Wernicke est traditionnellement associée à la composante sémantique du langage alors que les ganglions de la base sous-tendent plutôt les aspects syntaxiques et grammaticaux. Ces observations ne correspondent que partiellement à notre modèle, qui postule uniquement l'activation des ganglions de la base (puisque les compétences de perception de règles et de grammaire ont ces structures pour siège commun). Aucun développement significatif n'est par contre relevé concernant les réseaux sous-tendant l'organisation spatiale.

Suite à ces études princeps, nous nous sommes demandés si le fait que les sujets aient tous débuté une formation universitaire n'a pas pu influencer les résultats, cette population étant plus régulièrement confrontée à des stimulations cognitives en lien avec les compétences étudiées. Nous avons donc décidé de réitérer l'expérience avec des sujets d'un niveau scolaire moindre (voir Chapitre XV). Le plan expérimental était identique à celui des études précédentes.

Les résultats en imagerie au niveau du langage montrent, chez les sujets moins scolarisés soumis à un entraînement à la perception de régularités, un « déplacement » postéro-antérieur des loci principaux d'activation lors des exercices impliquant l'aspect sémantique. En effet, les zones occipitales, pariétales et cingulaires laissent place à une concentration des réponses au niveau frontal postérieur.

Les résultats IRMf visuospatiaux indiquent que parmi la population moins scolarisée, le groupe expérimental renforce, voire active, certaines réponses dans l'hémisphère droit suite à la manipulation des dispositifs. Ce résultat n'avait pas pu être observé lors de l'expérience précédente.

Cette étude nous amène à constater une double dissociation entre les deux groupes : le premier, composé de sujets plus scolarisés, présente un pattern « langage » en relative concordance avec les hypothèses alors que le second groupe montre plutôt une évolution du pattern « visuospatial », bien qu'un mouvement postéro-antérieur soit relevé au niveau langagier également. Nous pensons que ce serait dû aux optimisations apportées par les dispositifs utilisés. Sans doute le second groupe a-t-il profité plus largement de l'aspect « construction », et aurait développé sa compétence visuospatiale, ce qui rejoint les observations faites auprès des enfants de 6-7 ans. Le premier groupe aurait quant à lui surtout amélioré sa perception de régularités environnementales (amélioration issue de la phase d'exploitation), ce qui aurait provoqué une modification des réponses en lien avec les aspects langagiers.

Au-delà du niveau de scolarité, nous avons émis l'hypothèse que le degré de latéralité chez les sujets pourrait constituer un indicateur fort de leurs réponses neuronales, et que cette particularité traduirait une approche cognitive différente lorsqu'un individu doit résoudre des problèmes (voir chapitre XVI).

Si les résultats concernant la latéralité ne nous permettent pas de tirer de larges conclusions, certains groupes présentant de trop faibles réponses cérébrales, nous avons toutefois pu confirmer l'intérêt des dispositifs au niveau langagier. Nous relevons notamment à nouveau une activation des zones temporales en lien avec l'aspect sémantique et une potentialisation des ressources traduite par une suractivation des zones frontales accompagnée d'un décroissement de l'activation des zones postérieures. De plus, au niveau visuospatial, nous mettons en évidence une plus grande réponse de l'hémisphère droit suite au traitement proposé, ce qui tend à confirmer les analyses issues des précédentes recherches.

Rappelons toutefois que ces derniers résultats ne concernent que les « peu latéralisés ». Il semble donc que le fait d'avoir un degré de latéralité faible laisse une plus grande opportunité de se développer et de profiter des apports cognitifs proposés lors de la phase expérimentale tant au niveau du langage que de l'organisation visuospatiale. Ceci est peut-être dû à la possibilité chez cette population de recruter plus aisément des potentialités neuronales diverses, notamment partiellement controlatérales. Cette aptitude pourrait de plus, selon nos résultats, être développée grâce aux outils investigués.

Ceci nous amène à penser que le degré de latéralité peut constituer un indicateur précieux lors de traitements thérapeutiques, voire pédagogiques. Il semble en effet que quelqu'un de peu latéralisé sera plus à même de profiter d'outils développant le domaine cognitif par ses facultés à recruter des zones cérébrales parfois moins en lien avec l'activité considérée. Œuvrer à l'acquisition précoce de la latéralité chez les enfants est fondamental, toutefois laisser l'opportunité à ceux-ci de développer certaines habiletés en favorisant le côté non dominant semble selon nous permettre à terme un recrutement cérébral plus large, voire plus efficient, face à des situations problèmes. En extrapolant, il serait également intéressant lors de thérapies cognitives d'entraîner l'individu à travailler l'habileté motrice de l'hémicorps non dominant, toujours dans le but de développer d'éventuels nouveaux réseaux neuronaux.

XVII.1. Influence du traitement

Notre travail montre que même chez des individus adultes, la flexibilité des réseaux neuronaux reste forte. L'entraînement proposé semble en effet avoir eu un impact chez plusieurs des groupes analysés.

A l'instar de résultats comme ceux obtenus par Houdé et al. (2000, 2001), il est possible que l'habituation au matériel ait permis aux individus de restructurer leur approche des exercices cognitifs, ce qui a amené un recrutement plus adéquat et plus efficient. Si les résultats tendent à montrer une différenciation des apports entre les deux temps des exercices labyrinthes dynamiques (« manipulation » et « exploitation » développant respectivement l'organisation visuospatiale et le langage), les caractéristiques du sujet sont elles aussi fondamentales : un sujet présentant un haut degré de scolarité profitera plus de la phase « exploitation » alors qu'un individu moins scolarisé profitera plus de la phase « construction », le degré de latéralité venant nuancer ces résultats⁴². Ces observations offrent néanmoins des perspectives intéressantes au niveau de remédiations cognitives adaptées en fonction du trouble, mais également de l'individu. Ainsi, les individus présentant des troubles du langage devraient privilégier l'aspect « exploitation » avec un travail tout particulier du thérapeute à ce niveau, alors que des individus présentant des troubles visuospatiaux (e.g. certains types de dyslexiques ou d'apraxiques) devraient être dirigés vers un travail particulier au niveau de la construction des circuits.

Concernant les réponses neuronales observées, la mise en évidence d'un accroissement de l'activation des pôles frontaux montre que l'impact du traitement réside plus particulièrement au niveau d'un développement des stratégies que d'un apprentissage formel et ce, que ce soit au niveau des tâches de langage ou de l'organisation visuospatiale. Ceci souligne l'intérêt global de notre approche, l'amélioration de l'utilisation de stratégies présentant un intérêt assez transversal dans la sphère cognitive. Nous pensons d'ailleurs que ce développement frontal pourrait expliquer les résultats obtenus par Lowenthal et Saerens (1982) avec un

⁴² Il est intéressant de remarquer que dans le cadre de travaux en psychologie du raisonnement, nous avons déjà mis en évidence un fonctionnement cognitif différent selon le degré et le type d'étude suivie (Lefebvre, 2001c). Il semble donc que ce genre de résultats puisse s'observer dans des domaines distincts, et qu'il s'agit d'une variable fondamentale à considérer dans le cadre de diagnostics ou de remédiations cognitifs.

enfant aphasique. En effet, la structuration de sa communication est survenue suite au développement de stratégies compensatoires (celui-ci étant incapable physiquement de récupérer le langage parlé), notamment fondées sur des mécanismes logiques. Nous sommes persuadés qu'un accroissement de l'activation frontale pourrait être le signe de ces évolutions.

Reste que la question de l'influence du développement de la perception des régularités environnementales sur le fonctionnement cognitif n'est pas résolue. Si des résultats intéressants ont été relevés lors de la première expérience, nous n'avons pu répliquer ces résultats au niveau des ganglions de la base, pierre angulaire de notre raisonnement. Ceci est dû selon nous au protocole utilisé. En effet, nous avons conçu un protocole qui visait à investiguer le langage, et notamment l'étude de la phonologie et de la sémantique. Or, afin de mettre en évidence l'influence des ganglions de la base, des exercices spécialement élaborés afin de favoriser l'utilisation de règles aurait pu apporter des résultats certainement plus significatifs. C'est ce que nous nous proposons de faire lors d'études ultérieures.

Nous retrouvons par contre une activation temporelle postérieure supérieure robuste lors de nos études (et le gyrus angulaire pour un sous-groupe lors de l'expérience sur la latéralité), ce qui semble indiquer un impact sur le lexique mental et ses représentations. Nous pensons d'ailleurs que les labyrinthes dynamiques ont agi à ce dernier niveau. Il est tentant en effet de poser l'hypothèse d'un transfert des habiletés de structuration de pensée issues d'un environnement structuré vers une structuration des représentations lexicales. Ceci expliquerait alors en partie comment un dispositif au départ non-verbal peut influencer le domaine langagier.

De manière plus générale, nous rejoignons donc les résultats relatifs à l'influence de l'environnement sur le fonctionnement neuronal. Nous ne pouvons à ce stade définir exactement le type de réorganisation ayant lieu (migration de neurones, activations de réseaux préexistants) mais des modifications d'activations sont démontrées. Selon nous toutefois, il paraît peu probable que la réorganisation cérébrale implique la création de nouveaux circuits puisque les existants restent intacts. Nous privilégions plutôt l'hypothèse d'une activation plus conséquente de zones déjà activées soit directement suite au traitement, soit suite à une

potentialisation des circuits issue de la suppression de recrutements provenant de zones non fondamentales.

Si les résultats concernant la réorganisation motrice sont aujourd'hui assez courants, ce travail est particulier dans le sens où il aborde cette fonction bien plus complexe qu'est le langage. Cette caractéristique fondamentale de l'être humain nécessite encore de nombreuses investigations, mais nous avons pu démontrer qu'il est possible d'agir sur le fonctionnement neuronal sous-tendant celui-ci à l'aide d'outils exogènes et ce, dans des délais de traitement relativement courts (de l'ordre de deux mois).

XVII.2. Apport de la recherche sur la compréhension des mécanismes neuronaux

Les résultats obtenus lors de ce travail permettent de confirmer, spécifier, voire contredire certaines assertions sur le fonctionnement neuronal lors de tâches cognitives.

Ainsi, nous ne pouvons corroborer les résultats de Stephan et al. (2003) concernant la spécialisation fonctionnelle des cingulum antérieurs. Alors que ces auteurs observent une spécialisation attentionnelle relative aux tâches de langage pour le cingulum gauche et aux tâches visuospatiales pour le cingulum droit, nous rencontrons une activation bilatérale des cingulum lors des deux tâches. Nous pensons donc que la gestion des ressources attentionnelles est moins spécialisée que ne l'affirment ces auteurs.

Les résultats relatifs à l'influence du lobe occipital dans la lecture rejoignent les hypothèses de Price (1997), qui affirme son importance dans la gestion de la complexité des stimuli visuels. L'assertion de Petersen et al. (1990), qui voyaient en cette aire la zone du lexique orthographique, est réfutée par les analyses (nous avons personnellement relevé à plusieurs reprises une activation significative du cortex occipital lors de la lecture de pseudomots).

Quant au réseau langagier décrit par Wildgruber et al. (2001), reprenant un large réseau composé de structures motrices et prémotrices de l'hémisphère gauche incluant le gyrus précentral, l'aire motrice supplémentaire, le cervelet droit et les structures sous-corticales, nous le retrouvons aisément. De plus, plusieurs zones connexes sont observées lors de nos études, comme les aires prémotrices, le gyrus frontal inférieur droit ou certaines zones pariétales. Il est évident que la spécificité des tâches choisies influence les résultats, et les zones relevées en sus reflètent bien souvent l'activité cérébrale de tâches cognitives sous-tendant la tâche langagière principale. L'activité de la zone de Wernicke est plus subtile. Précisons que nous n'avons pas mis en évidence d'activations dans sa zone homologue droite, qui semble donc utile uniquement lors de mécanismes de compensations, mais nullement chez les sujets sains.

Lorsque nous intégrons les résultats dans les modèles théoriques existants, il ressort que le modèle de Déjerine (1891) reste d'actualité, seule l'importance de la zone angulaire étant éventuellement à reconsidérer. Bien que cette zone ait été observée chez l'un des groupes étudiés, l'aspect « lecture » reste sans doute plus de l'ordre d'une réponse temporale que pariétale dans ses aspects postérieurs.

Quant au modèle de Frackowiak, les données recueillies indiquent, selon les groupes, un développement du système lexical (temporal) ou de l'articulation subvocale (aspects frontaux). Nous ne pouvons toutefois corroborer le résultat de Price et al. (1996), selon lequel la lecture de pseudomots implique le gyrus supramarginal. De même, la faible activation de l'hémisphère droit lors de tâches de langage ne nous permet pas de confirmer les hypothèses de Lo et al. (2002) ou de Reilly et al. (2003) qui affirment que cet hémisphère joue un rôle important dans le traitement sémantique de mots concrets.

L'ensemble de ces analyses montre combien le réseau sous-tendant le langage est complexe, et varie en fonction de paramètres parfois minimes. Ceci rend peu évident toute tentative de généralisation de résultats, bien que des tendances se dégagent. Il reste toutefois à être conscient que ce champ d'investigation reste très vaste, et que la validation nécessaire à toute recherche scientifique doit encore être obtenue.

Chapitre XVIII : Conclusion

La réorganisation cérébrale est un enjeu futur majeur dans le domaine de la neuropsychologie. Comprendre son fonctionnement, voire le maîtriser partiellement, pourrait amener des opportunités thérapeutiques extrêmement intéressantes. Les recherches menées dans le cadre de ce travail ont permis de mettre en évidence l'existence d'une plasticité fonctionnelle de l'activité neuronale chez des sujets sains. Ceci laisse sans nul doute des perspectives réelles auprès des individus cérébrolésés ou ayant vécus des troubles dans leur développement cognitif.

Un questionnement légitime subsiste toutefois quant au transfert de ce genre de résultats vers des populations différentes : un individu cérébrolésé réagit-il de manière similaire à des sujets sains lorsqu'il est confronté à une intervention thérapeutique ? Si la réponse ne peut être apportée à la lumière de ce seul travail, il est reconnu que le phénomène de plasticité neuronale s'accroît encore lors de pathologies. Il est donc raisonnable selon nous de postuler un effet, peut-être même plus important, auprès de personnes cérébrolésées chez qui la réorganisation des réseaux neuronaux est une nécessité. Un raisonnement similaire peut être porté pour la population infantile : la neuroplasticité cérébrale étant plus importante dans les premières années de la vie, un traitement qui permet de potentialiser ce genre de réorganisation aurait toutes les chances d'être efficace.

Préalablement à tout cela, des résultats plus robustes issus de la manipulation de représentations concrètes de systèmes formels restent à acquérir. Malgré les nombreuses recherches, nous ne sommes pas encore parvenus à assurer une reproductibilité suffisante pour garantir les effets du traitement. Accroître les effectifs des différentes classes analysées permettrait sans doute la validation nécessaire.

Toutes ces perspectives futures de recherche devront s'accompagner d'un affinement des techniques d'imagerie cérébrale. En effet, les analyses proposées se voulaient globales, le caractère exploratoire de ce travail étant évident. Néanmoins, des zones pertinentes sont aujourd'hui mises clairement en évidence

(i.e. ganglions de la base, gyrus temporal supérieur, voire zones motrice supplémentaire et prémotrice). Les études futures pourront utilement profiter de techniques poussées, par exemple par l'utilisation des ROI (*regions of interest*) au niveau fonctionnel afin d'affiner ce qui a été mis en évidence dans nos recherches, ou encore de l'imagerie s'intéressant au développement des fibres nerveuses, afin de mieux comprendre encore les mécanismes neurobiologiques qui sous-tendent les modifications d'activations.

Nous ne pouvons également qu'encourager de futures analyses qui traiteraient de fonctions cognitives autres que le langage et l'organisation visuospatiale. Nous pensons notamment au domaine de l'arithmétique, où un résultat significatif avait été mis en évidence lors de la toute première recherche, ou encore de la perception temporelle qui, selon nous, gagnerait à être investiguée vu ses claires relations avec les compétences impliquées lors de la manipulation des outils étudiés.

Concernant les représentations concrètes de systèmes formels, il serait intéressant d'affiner la technique de présentation des régularités, afin d'optimiser ce qui fonda cette étude. Les proposer via d'autres canaux pourrait utilement justifier notre démarche (e.g. exercices verbaux, visuels, tels les paradigmes utilisés en mémoire implicite). De plus, développer les exercices psychométriques et ceux présentés lors des séances IRMf afin de bien cibler la création de règles grammaticales serait appréciable.

Nous restons également attentifs aux développements possibles issus des autres matériels repris sous l'intitulé de représentations concrètes de systèmes formels. Nous sommes convaincus que chaque outil dispose de caractéristiques uniques qui font de lui un dispositif de développement particulier, et sans doute la recherche menée dans le cadre de ce travail devrait-elle être refaite pour chacun. La question sous-jacente à cette proposition est l'intérêt de conserver une étiquette commune à des outils si différents. Seule une recherche portant spécifiquement sur les particularités qui fondent la définition (i.e. présence de contraintes techniques et absence de lien avec le vécu cognitif et affectif du sujet) pourrait répondre de manière tranchée, mais nous serions personnellement plutôt enclin à dissocier les outils. En effet, nous pensons que les caractéristiques pertinentes pour expliquer le

développement cognitif issu des représentations concrètes de systèmes formels seraient plus spécifiques que la simple présence de contraintes techniques ou un lien éventuel avec le vécu, et qu'elles seraient elles bien plus définissantes (e.g. spatialité pour les labyrinthes dynamiques, séquentialité pour la mosaïque). Dès lors, il serait intéressant de mettre en évidence ces caractéristiques définissantes afin de pouvoir adapter l'outil à la pathologie traitée.

Tout ceci peut finalement être résumé par la simple affirmation qu'un travail de recherche, s'il permet d'apporter un éclaircissement sur des questions de sciences, laisse bien souvent apparaître de nouvelles zones d'ombre. Ce travail ne fait pas exception, mais nous pensons avoir mis en avant des perspectives réellement intéressantes, utilisables en clinique traditionnelle rapidement.

Bibliographie

- ADAMS, R.D. & VICTOR, P. (1993). *Principles of Neurology*, 5th ed. McGraw-Hill Company.
- ALDRIDGE, J.W. & BERRIDGE, K.C. (1998). Coding of serial order by neostriatal neurons : a « natural action » approach to movement sequence. *Journal of Neuroscience*, **18(7)**, 2777-2787.
- ALEGRIA, J., PIGNOT, E. & MORAIS, J. (1982). Phonetic Analysis of speech and memory codes in beginning readers. *Memory and Cognition*, **10**, 451-456.
- ALTMAN, J. (1962). Are new neurons formed in the brains of adult mammals ? *Science*, **135**, 1127-1128.
- BARLOW, H. (2001). The exploitation of regularities in the environment by the brain. *Behavioral and Brain Sciences*, **24**, 602-607.
- BARON, J.C., D'ANTONA, R., PANTANO, P., SERDARU, M., SAMSON, Y. & BOUSSER, M.G. (1986). Effects of thalamic stroke on energy metabolism of the cerebral cortex. *Brain*, **109**, 1243-1259.
- BASTIEN-TONIAZZO, M. (1997). Tutorials in Domain-specific Acquisition. *International Journal of Psychology*, **32(3)**, 129-138.
- BATES, E. & MACWHINNEY, B. (1989). Functionalism and the competition model. In MACWHINNEY, B. & BATES, E. (Eds.) *The crosslinguistic study of sentence processing*. Cambridge: Cambridge University Press, 3-73.
- BAUMGAERTNER, A., WEILLER, C. & BUCHEL, C. (2002). Event-related fMRI reveals cortical sites involved in contextual sentence integration. *NeuroImage*, **16**, 736-745.
- BELLENGER, L. (1978). *Les méthodes de lecture*. Paris : Presses Universitaires de France.
- BELLIVEAU, J.W., KENNEDY, D.N., MCKINSTRY, R.C., UCHBINDER, B.R., WEISSKOFF, R.M., COHEN, M.S., VEVEA, J.M., BRADY, T.J. & ROSEN, B.R. (1991). Functional mapping of the human visual cortex by magnetic resonance imaging. *Science*, **254**, 716-718.
- BERGER, H. (1929). Ueber das Elektroenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, **87**, 527-570.
- BILLARD, C. (1991). *Troubles du langage et illettrisme*. In http://www.coridys.asso.fr/pages/base_doc/txt_billard/illet.html. Dernière consultation le 25/01/06.
- BINDER, J.R. (1997). Neuroanatomy of language processing studied with functional MRI. *Clinical Neuroscience*, **4**, 87-94.
- BINDER, J.R., FROST, J.A., HAMMEKE, T.A., BELLGOWAN, P.S.F., SPRINGER, J.A., KAUFMAN, J.N. & POSSING, E.T. (2000). Human temporal lobe activation by speech and nonspeech sounds. *Cerebral Cortex*, **10**, 512-528.
- BLANCHE-BEVENISTE, C. (2000). Corpus de français parlé. In BILGER, M. (ed.). *Corpus. Méthodologie et applications linguistiques*. Paris : Champion et les Presses Universitaires de Perpignan.
- BOOKHEIMER, S.Y., ZEFFIRO, T.A., BLAXTON, T.A., GAILLARD, W.D., MALOW, B. & THEODORE, W.H. (1998). Regional cerebral blood flow during auditory responsive naming: evidence for cross-modality neural activation. *Neuroreport*, **9**, 2409-2413.

- BOOKHEIMER, S.Y., ZEFFIRO, T.A., BLAXTON, T.A., GAILLARD, W.D. & THEODORE, W.H. (1995). Regional cerebral blood flow during object naming and word reading. *Human Brain Mapping*, **3**, 93-106.
- BOOKHEIMER, S.Y., ZEFFIRO, T.A., BLAXTON, T.A., MALOW, B., GAILLARD, W.D., SATO, S., KUFTA, C.V., FEDIO, P. & THEODORE, W.H. (1997). A direct comparison of PET activation and electrocortical stimulation mapping for language localization. *Neurology*, **48**, 1056-1065.
- BOTHWELL, M. (1995). Functional interactions of neurotrophins and neurotrophin receptors. *Annual Reviews of Neuroscience*, **18**, 223-253.
- BROADBENT, G. (1872). *On the cerebral mechanisms of speech and thought*. London.
- BRODMANN, K. (1909). *Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. Leipzig: Barth JA.
- BRUNER, J.S., GOODNOW, J.J. & AUSTIN, G.A. (1956). *A study in Thinking*. Wiley.
- BRUNSWIK, E. (1956). Perception and the representative design of psychological experiments. In BARLOW, H. (2001). The exploitation of regularities in the environment by the brain. *Behavioral and Brain Sciences*, **24**, 602-607.
- BYBEE, J.L. & SLOBIN, D.I. (1982). Rules and schemas in the development and use of the English past tense. *Language*, **58**, 265-289.
- CAIN, D.P. (2001). Synaptic Models of Neuroplasticity: What is LTP? In SHAW, C.A. & MCEACHERN, J.C. (eds). *Toward a theory of neuroplasticity*. Philadelphia: Psychology press.
- CAMERON, H.A., WOOLLEY, C.S., MCEWEN, B.S. & GOULD, E. (1993). Differentiation of newly born neurons and glia in the dentate gyrus of the adult rat. *Neuroscience*, **56**, 337-344.
- CAPPA, S.F., PERANI, D., BRESSI, S., PAULESU, E., FRANCESCHI, M. & FAZIO, F. (1993). Crossed aphasia: A PET follow up study of two cases. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, **56**, 665-671.
- CAPPA, S.F., PERANI, D., GRASSI, F., BRESSI, S., ALBERONI, M., FRANCESCHI, M., BETTINARDI, V., TODDE, S. & FAZIO, F. (1997). A PET follow-up study of recovery after stroke in acute aphasics. *Brain and Language*, **56**, 55-67.
- CARAMAZZA, A. & ZURIF, E.B. (1976). Dissociation of Algorithmic and Heuristic Processes in Language Comprehension: Evidence from Aphasia. *Brain and Language*, **3**, 572-582.
- CARDEBAT, D., DEMONET, J.-F., CELSIS, P., PUEL, M., VIALARD, G. & MARC-VERGNES, J.-P. (1994). Right temporal compensatory mechanisms in a deep dysphasic patient: A case report with activation study by SPECT. *Neuropsychologia*, **32**, 97-103.
- CATON, R. (1875). The electric currents of the brain. *Brain Medical Journal*, **2**, 278p.
- CHANGEUX, J.-P. & DANCHIN, A. (1976). Selective stabilization of developing synapses as a mechanism for the specification of neuronal networks. *Nature*, **264**, 705-712.
- CHARPENTIER, J. (1992). *Apprentissage de la lecture et développement de la pensée logique*. Paris: Presses Universitaires de France.
- CHOMSKY, N. (1965). *Aspects of the theory of syntax*. Cambridge, MA: MIT Press.
- CHUNGANI, H.T., MULLER, R.A. & CHUNGANI, D.C. (1996). Functional brain reorganization in children. *Brain Development*, **18(5)**, 347-356.

- CLAHSEN, H. (1999). Lexical entries and rules of language: A multidisciplinary study of German inflection. *Behavioral and Brain Sciences*, **22**, 6p.
- COHEN-CORY, S. & FRASER, S.E. (1995). Effects of brain-derived neurotrophic factor on optic axon branching and remodelling. *In vivo Nature*, **378**, 192-196.
- COHORS-FRESENBORG, E. (1978). Learning problem solving by developing automata networks. *Revue de Phonétique Appliquée*, **46/47**, 93-99.
- COLMAN, H. & LICHTMAN, J.W. (1992). "Cartellian" competition at the neuromuscular junction. *Trends Neurosciences*, **15**, 197-199.
- CORDIER, J. & LOWENTHAL, F. (1973). Can New Maths Help Disturbed Children?. *The Lancet*, **18**, 383-384.
- CORDIER, J., LOWENTHAL, F. & HERAUX, C. (1975). Enseignement de la mathématique et exercices de verbalisation chez les enfants caractériels. *Enfance*, **1**, 111-124.
- COULL, J.T., VIDAL, F., NAZARIAN, B. & MACAR, F. (2004). Functional Anatomy of the Attentional Modulation of Time Estimation. *Science*, **303**, 1506-1508.
- CRAIK, K.J.W. (1943). The Nature of Explanation. In BARLOW, H. (2001). The exploitation of regularities in the environment by the brain. *Behavioral and Brain Sciences*, **24**, 602-607.
- CREPEL, F. (1982). Regression of functional synapses in the immature mammalian cerebellum. *Trends Neurosciences*, **5**, 266-269.
- CRIVELLO, F. & TZOURIO-MAZOYER, N. (2003). Anatomie macro- et microscopique des aires du langage. In. ETARD, O. & TZOURIO-MAZOYER, N. (Eds.). *Cerveau et langage*. Paris: Lavoisier. Hermes Science Publications.
- D'ESPOSITO, M., ZARAHN, E., AGUIRRE, G.K., SHIN, R.K., AUERBACH, P. & DETRE, J.A. (1997). The effect of pacing of experimental stimuli on observed functional MRI activity. *NeuroImage*, **6**, 113-121.
- D'HAINAUT, L. (1975). *Concepts et méthode de la statistique : un guide pour l'application de l'outil statistique aux phénomènes et aux situations des sciences de l'homme et de l'éducation ; tome 1*. Bruxelles: Labor. 203p.
- DAMASIO, A.R. (1992). Aphasia. *New England Journal of Medicine*, **326(8)**, 531-539.
- DAMASIO, A.R. & DAMASIO, H. (1992). Language and the brain. *Scientific American*, 88-110.
- DAUGHERTY, K. & SEIDENBERG, M. (1992). Rules or connections? The past tense revisited. *Proceedings of the Fourteenth Annual Meeting of the Cognitive Science Society*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- DE DIEGO BALAGUER, R., COSTA, A., SEBASTIAN-GALLES, N.S., JUNCADELLA, M. & CARAMAZZA, A. (in press). Regular and Irregular morphology and its relation with agrammatism: Evidence from Spanish and Catalan. *Cortex*.
- DEHAENE, S. (sous la dir.). (1997). *Le cerveau en action. Imagerie cérébrale fonctionnelle en psychologie cognitive*. Paris: Presses Universitaires de France.
- DEJERINE, J. (1891). Sur un cas de cécité verbale avec agraphie, suivi d'autopsie. In FRACKOWIAK, R.S.J., FRISTON K.J., FRITH, C.D., DOLAN, R.J. & MAZZIOTTA, J.C. (1997). *Human Brain Function*. San Diego: Academic Press.

- DEJERINE, J. (1892). Contribution à l'étude anatomo-clinique et clinique des différentes variétés de cécité verbale. In HABIB, M & ROBICHON, F. (1996). Les mécanismes cérébraux de la lecture : un modèle en neurologie cognitive. *Médecine/Science*, **12**, 707-714.
- DESMOND, J. & FIEZ, J. (1998). Neuroimaging studies of the cerebellum. Language, learning and memory. *Trends in Cognitive Sciences*, **2**, 355-362.
- DESMOND, J.E., GABRIELI, J.D.E., WAGNER, A.D., GINIER, B.L. & GLOVER, G.H. (1997). Lobular patterns of cerebellar activation in verbal working-memory and finger-tapping tasks as revealed by functional MRI. *Journal of Neuroscience*, **17**, 759-788.
- DETRE, J.A., ALSOP, D.C., VIVES, L.R., MACCOTTA, L., TEENER, J.W. & RAPS, E.C. (1998). Noninvasive MRI evaluation of cerebral blood flow in cerebrovascular disease. *Neurology*, **50**, 633-641.
- DHOND, R.P., MARINKOVIC, K., DALE, A.M., WITZEL, T. & HALGREN, E. (2003). Spatiotemporal maps of past-tense verb inflection. *NeuroImage*, **19(1)**, 91-101.
- DIDIERJEAN, A. (2002). L'apprentissage implicite. In TIBERGHEN, G. (sous la dir.). *Dictionnaire des sciences cognitives*. Paris: Armand Colin, 35p.
- DOMINEY, P.F., HOEN, M., BLANC, J.-M. & LELEKOV-BOISSARD, T. (2003). Neurological basis of language and sequential cognition: evidence from simulation, aphasia and ERP studies. *Brain and Language*, **83**, 207-225.
- DONOGHUE, J.P. (1995). Plasticity of adult sensorimotor representations. *Current Opinion in Neurobiology*, **5(6)**, 749-754.
- DOUTRIAUX, F. & LEPEZ, R. (1980). *Manuel du test de niveau d'orthographe*. Paris: Les éditions du centre de psychologie appliquée.
- DRONKERS, N.F., REDFERN, B.B. & KNIGHT, R.T. (2000). The neural architecture of language disorders. In GAZZANIGA, M.S. (Ed.). *The new cognitive neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press.
- EDFELDT, A.W. (1970). *Manuel du test reversal*. Paris: Les éditions du centre de psychologie appliquée.
- EICHENBAUM, H. & COHEN, N.J. (2001). *From conditioning to conscious recollection: memory systems of the brain*. New York: Oxford University Press.
- ELMAN, J., BATES, E., JOHNSON, M., KARMILOFF-SMITH, A., PARISI, D. & PLUNKETT, K. (1996). *Rethinking innateness: A connectionist perspective on development*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- ERIKSSON, P.S., PERFILIEVA, E., BJÖRK-ERIKSSON, T., ALBORN, A., NORDBERG, C., PETERSON, D.A. & GAGE, F.H. (1998). Neurogenesis in the adult human hippocampus. *Nature Medicine*, **4**, 1313-1317.
- ETARD, O. & TZOURIO-MAZOYER, N. (Eds.) (2003). *Cerveau et langage*. Paris: Lavoisier. Hermes Science Publications.
- FIEZ, J.A. (1997). Phonology, semantics, and the role of the left inferior prefrontal cortex. *Human Brain Mapping*, **5**, 79-83.
- FIEZ, J.A., PETERSEN, S.E., CHENEY, M.K. & RAICHLE, M.E. (1992). Impaired non-motor learning and error detection associated with cerebral damage: A single case study. *Brain*, **115**, 155-178.

- FIEZ, J.A., RAIFE, E.A., BALOTA, D.A., SCHWARZ, J.P., RAICHLE, M.E. (1996). A position emission tomography study of the short-term maintenance of verbal information. *Journal of Neuroscience*, **16**, 808-822.
- FLADBY, T. & JANSEN, J.K.S. (1987). Postnatal loss of synaptic terminals in the partially denervated mouse soleus muscle. *Acta Physiologica Scandinavica*, **129**, 239-246.
- FODOR, J.A. (1983). *The modularity of mind: an essay on faculty psychology*. Cambridge, MA: MIT Press.
- FRACKOWIAK, R.S.J., FRISTON K.J., FRITH, C.D., DOLAN, R.J. & MAZZIOTTA, J.C. (1997). *Human Brain Function*. San Diego: Academic Press.
- FRAUENFELDER, U. & SCHREUDER, R. (1992). Constraining psycholinguistic models of morphological processing and representation: The role of productivity. *Yearbook of Morphology 1991*, 165-183.
- FRIEDERICI, A.D. (2002). Towards a neural basis of auditory sentence processing. *Trends in Cognitive Sciences*, **6(2)**, 78-84.
- FRIEDERICI, A.D. & FRISCH, S. (2000). Verb argument structure processing: The role of verb-specific and argument-specific information. *Journal of Memory and Language*, **43**, 476-507.
- FRISTON, K.J., ASHBURNER, J., FRITH, C.D., POLINE, J.-B., HEATHER, J.D. & FRACKOWIAK, R.S.J. (1995). Spatial registration and normalization of images. *Human Brain Mapping*, **2**, 165-189.
- FRISTON, K.J., FRITH, C.D., LIDDLE, P.F., DOLAN, R.J., LAMMERTSMA, A.A. & FRACKOWIAK, R.S.J. (1990). The relationship between global and local changes in PET scans. *Journal of Cerebral Blood Flow Metabolism*, **10**, 158-166.
- FRISTON, K.J., HOLMES, A.P. & WORSLEY, K.J. (1999). How many subjects constitute a study? *NeuroImage*, **10**, 1-5.
- FRITH, C.D., FRISTON, K.J., LIDDLE, P.F. & FRACKOWIAK, R.S.J. (1991). A PET study of word finding. *Neuropsychologia*, **29**, 1137-1148.
- GALEA, L.A.M., TANAPAT, P. & GOULD, E. (1996). Exposure to predator odor suppresses cell proliferation in the dentate gyrus of adult rats via a cholinergic mechanism. *Society for Neuroscience Abstracts*, **22**, 1196.
- GAZZANIGA, M.S., IVRY, R.B. & MANGUN, G.R. (2002). *Cognitive Neuroscience. The biology of the Mind – Second Edition*. Norton & Company: New York.
- GEBHART, A.L., PETERSEN, S.E. & THACH, W.T. (2002). Role of the Posterolateral Cerebellum in Language. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **978**, 318-333.
- GELFAND, J.R. & BOOKHEIMER, S.Y. (2003). Dissociating neural mechanisms of temporal sequencing and processing phonemes. *Neuron*, **38(5)**, 831-842.
- GIL, R. (2003). *Neuropsychologie*. Paris: Masson.
- GITELMAN, D.R., PARRISH, T.B., LABAR, K.S. & MESULAM, M. (2000). Real-Time Monitoring of Eye Movements Using Infrared Video-oculography during Functional Magnetic Resonance Imaging of the Frontal Eye Fields. *NeuroImage*, **11**, 58-65.
- GODAUX, E. (1990). *Cent milliards de neurones*. Bruxelles: Labor.

- GOLDMAN, S.A. & NOTTEBOHM, F. (1983). Neuronal production, migration, and differentiation in a vocal control nucleus of the adult female canary brain. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **80**, 2390-2394.
- GOODGLASS, H. (1993). *Understanding aphasia*. San Diego, CA: Academic Press.
- GOODMAN, K.S. (1970). Psycholinguistic universals in the reading process. *Journal of Typographic Research*, **4**, 103-110.
- GOTTWALD, B., WILDE, B., MIHAJLOVIC, Z. & MEHDORN, H.M. (2004). Evidence for distinct cognitive deficits after focal cerebellar lesions. *Journal of Neurological Neurosurgical Psychiatry*, **75**, 1524-1531.
- GOULD, E., BEYLIN, A., TANAPAT, P., REEVES, A. & SHORS, T.J. (1999). Learning enhances adult neurogenesis in the hippocampal formation. *Nature Neuroscience*, **2**, 260-264.
- GOULD, E., MCEWEN, B.S., TANAPAT, P., GALEA, L.A.M. & FUCHS, E. (1997). Neurogenesis in the dentate gyrus of the adult tree shrew is regulated by psychosocial stress and NMDA receptor activation. *The Journal of Neuroscience*, **17**, 2492-2498.
- GOULD, E., REEVES, A.J., FALLAH, M., TANAPAT, P., GROSS, C.G. & FUCHS, E. (1999). Hippocampal neurogenesis in adult old world primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **96**, 5263-5267.
- GOULD, E., TANAPAT, P., HASTINGS, N.B. & SHORS, T.J. (1999). Neurogenesis in adulthood: A possible role in learning. *Trends in Cognitive Sciences*, **3**, 186-191.
- GOULD, E., TANAPAT, P., MCEWEN, B.S., FLÜGGE, G. & FUCHS, E. (1998). Proliferation of granule cell precursors in the dentate gyrus of adult monkeys is diminished by stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **95**, 3168-3171.
- GRAFMAN, J. (2000). Conceptualizing functional neuroplasticity. *Journal of communication disorders*, **33(4)**, 345-356.
- GRAPIN, P. & PERPERE, G. (1968). *Symétrie et latéralisation du nourrisson. Main Droite et Main Gauche*. Paris: PUF, 83-103.
- GREENOUGH, W.T., BLACK, J.E. & WALLACE, C.S. (1987). Experience and brain development. *Child development*, **58**, 539-559.
- GREENOUGH, W.T. & CHANG, F.F. (1989). Plasticity of synapse structure and pattern in the cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, **7**, 391-440.
- GREENOUGH, W.T., COHEN, N.J. & JURASKA, J.M. (1999). New neurons in old brains: Learning to survive?. *Nature Neuroscience*, **2**, 203-205.
- GROVER, J.P. (1997). *Resource Competition*. London: Chapman and Hall.
- GUERIT, J.-M. (2000). L'apport des examens techniques en clinique neuropsychologique. Partie A : Neurophysiologie clinique et neuropsychologie. In SERON, X. & VAN DER LINDEN, M. (sous la dir.). *Traité de neuropsychologie clinique*. Marseille: SOLAL., 53-78
- HAZELTINE, A., GRAFTON, S.T. & IVRY, R. (1997). Attention and stimulus characteristics determine the locus of motor-sequence encoding. A PET study. *Brain*, **120**, 123-140.
- HAZELTINE, E. & IVRY, R.B. (2002). Can We Teach the Cerebellum New Tricks?. *Science*, **296**, 1979-1980.
- HEBB, D.O. (1949). *The organization of behavior. A neuropsychological theory*. New York: Wiley.

- HECAEN, H. (1972). *Introduction à la Neuropsychologie*. Paris: Larousse.
- HEILMAN, K.M., WATSON, R.T. & ROTH, L.G. (1997). Disorders of skilled movements: limb apraxia. In FEINBERG, T.E. & FARAH, M.J. (Eds.). *Behavioral neurology and neuropsychology*. New York: Mc Graw-Hill, 227-235.
- HEIM, S., OPITZ, B., MULLER, K. & FRIEDERICI, A.D. (2003). Phonological processing during language production: fMRI evidence for a shared production-comprehension network. *Cognitive Brain Research*, **16**(2), 285-296.
- HELMHOLTZ (von), H. (1925). *Physiological Optics*. Volume III. The Theory of the Perceptions of vision (Translated from 3rd German Edition, 1910). In BARLOW, H. (2001). The exploitation of regularities in the environment by the brain. *Behavioral and Brain Sciences*, **24**, 602-607.
- HERTZ-PANNIER, L., GAILLARD, W.D., MOTT, S., CUENOD, C.A., BOOKHEIMER, S., WEINSTEIN, S., CONRY, J., THEODORE, W.H. & LE BIHAN, D. (1994). Brain functional MR imaging in children: Study of language lateralization in patients with complex partial seizures. *Pediatric Radiology*, **24**, 441.
- HOEN, M. & DOMINEY, P.F. (2000). ERP analysis of cognitive sequencing: a left anterior negativity related to structural transformation processing. *Neuroreport*, **11**(14), 3187-3191.
- HOEN, M., GOLEMBIOWSKI, M., GUYOT, E., DEPREZ, V., CAPLAN, D. & DOMINEY, P.F. (2003). Training with cognitive sequences improves syntactic comprehension in agrammatic aphasics. *Neuroreport*, **14**(3), 495-499.
- HOMAE, F., HASHIMOTO, R., NAKAJIMA, K., MIYASHITA, Y. & SAKAI, K.L. (2002). From perception to sentence comprehension: the convergence of auditory and visual information of language in the left inferior frontal cortex. *NeuroImage*, **16**(4), 883-900.
- HOUDE, O., MAZOYER, B. & TZOURIO-MAZOYER, N. (2002). *Cerveau et psychologie. Introduction à l'imagerie cérébrale anatomique et fonctionnelle*. Paris: Presses Universitaires de France.
- HOUDE, O., ZAGO, L., CRIVELLO, F., MOUTIER, S., PINEAU, A., MAZOYER, B. & TZOURIO-MAZOYER, N. (2001). Access to deductive logic depends on a ventromedial prefrontal area devoted to emotion and feeling: evidence from a training paradigm. *NeuroImage*, **14**(6), 1486-1492.
- HOUDE, O., ZAGO, L., MELLET, E., MOUTIER, S., PINEAU, A., MAZOYER, B. & TZOURIO-MAZOYER, N. (2000). Shifting from the Perceptual Brain to the Logical Brain: The Neural Impact of Cognitive Inhibition Training. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **12**(5), 721-728.
- HUTTENLOCHER, P.R. (1990). Morphometric study of human cerebral cortex development. *Neuropsychologia*, **28**, 517-527.
- INDEFREY, P., BROWN, C.M., HELLWIG, F., AMUNTS, K., HERZOG, H., SEITZ, R. & HAGOORT, P. (2001). A neural correlate of syntactic encoding during speech production. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **98**, 5933-5936.
- INHELDER, B. & PIAGET, J. (1964). *The early growth of logic in the child*. New York: Harper & Row.
- INIZAN, A. (1983). *Le temps d'apprendre à lire*. Issy-les -Moulineaux: EAP.
- JACKSON, H.H. (1883). *Selected Writings. Volume Two. Evolution and Dissolution of the Nervous System*. In SERON, X. (1979). *Aphasie et neuropsychologie*. Bruxelles: Mardaga.
- JANOWSKY, J.S. (1993). The development and neural basis of memory systems. In JOHNSON, M. (Ed.). *Brain development and cognition: A reader*. Cambridge, MA: Blackwell, 665-678.

- JANSEN, A., FLÖEL, A., VAN RANDENBORGH, J., KONRAD, C., ROTTE, M., FÖRSTER, A.-F., DEPPE, M. & KNECHT, S. (2005). Crossed Cerebro-Cerebellar Language Dominance. *Human Brain Mapping*, **24**, 165-172.
- JOANETTE, Y., ALI-CHERIF, A., DELPUECH, F., HABIB, M., PELISSIER, J.-F. & PONCET, M. (1983). Evolution de la sémiologie aphasique avec l'âge, *Revue neurologique*, **139**, 657-664.
- JONIDES, J., SMITH, E.E., KOEPPE, R.A., AWH, E., MINOSHIMA, S. & MINTUN, M.A. (1993). Spatial working memory in humans as revealed by PET. *Nature*, **363**, 623-625.
- JONIDES, J., SMITH, E.E., MARSHUETZ, C., KOEPPE, R.A. & REUTER-LORENZ, P.A. (1998). Inhibition in verbal working memory revealed by brain activation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **95**, 8410-8413.
- JUSCZYK, P.W. & ASLIN, R.N. (1995). Infants' Detection of the Sound Patterns of Words in Fluent Speech. *Cognitive Psychology*, **29**, 1-23.
- JUSTUS, T. (2004). The Cerebellum and English Grammatical Morphology: Evidence from Production, Comprehension, and Grammatically Judgments. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **16**(7), 1115-1130.
- KAAS, J.H. (1995). How cortex reorganizes. *Nature*, **375**, 735-736.
- KAAS, J.H. (2001). The Mutability of Sensory Representations After Injury in Adult Mammals. In SHAW, C.A. & MCEACHERN, J.C. (eds). *Toward a theory of neuroplasticity*. Philadelphia: Psychology press.
- KANDEL, E.R., SCHWARTZ, J.H. & JESSEL, T.M. (1991). *Principles of neural science (3è éd.)*. Amsterdam: Elsevier.
- KAPUR, S., ROSE, R., LIDDLE, P.F., ZIPURSKY, R.B., BROWN, G.M., STUSS, D., HOULE, S. & TULVING, E. (1994). The role of the left prefrontal cortex in verbal processing: Semantic processing or willed action?. *Neuroreport*, **5**, 2193-2196.
- KARBE, H., HERHOLZ, K., SZELIES, B., PAWLIK, G., WIENHARD, K. & HEISS, W.D. (1989). Regional metabolic correlates of Token test results in cortical and subcortical left hemispheric infarction. *Neurology*, **39**, 1083-1088.
- KEMPERMANN, G. & GAGE, F.H. (1998). Closer to neurogenesis in adult humans. *Nature Medicine*, **4**, 555-556.
- KEMPERMANN, G. & GAGE, F.H. (1999). New Nerve Cells for the Adult Brain. *Scientific American*, 38-43.
- KEMPERMANN, G., KHUN, H.G. & GAGE, F.H. (1997). More hippocampal neurons in adult mice living in an enriched environment. *Nature*, **386**, 493-495.
- KEMPERMANN, G., KHUN, H.G. & GAGE, F.H. (1998). Experience-induced neurogenesis in the senescent dentate gyrus. *The Journal of Neuroscience*, **18**, 3206-3212.
- KENDRICK, K.M. (1994). Neurobiological correlates of visual and olfactory recognition in sheep. *Behavior Proceedings*, **33**, 89-112.
- KNOPMAN, D.S., SELNES, O.A., NICCUM, N., RUBENS, A.B., YOCK, D. & LARSON, D. (1983). A longitudinal study of speech fluency in aphasia: CT correlates of recovery and persistent nonfluency. *Neurology*, **33**, 1170-1178.
- KNOWLTON, B.J., MANGELS, J.A. & SQUIRE, L.R. (1996). A neostriatal habit learning system in humans. *Science*, **273**, 1399-1402.

- KOHONEN, T. (1982). Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biology Cybernetic*, **43**, 59-99.
- KOLB, B., GIBB, R. & GONZALEZ, C.L.R. (2001). Cortical Injury and Neuroplasticity During Brain Development. In SHAW, C.A. & MCEACHERN, J.C. (eds). *Toward a theory of neuroplasticity*. Philadelphia: Psychology press.
- KOLB, B., GIBB, R., GORNY, G. & WIRSHAW, I.Q. (1998). Possible brain regrowth after cortical lesions in rats. *Behavioral Brain Research*, **91**, 127-141.
- KUDRIMOTI, H.S., BARNES, C.A. & MCNAUGHTON, B.L. (1999). Reactivation of hippocampal cell assemblies: Effects of behavioral state, experience, and EEG dynamics. *Journal of Neuroscience*, **19**, 4090-4101.
- KUHN, H.G., DICKINSON-ANSON, H. & GAGE, F.H. (1996). Neurogenesis in the dentate gyrus of the adult rat: Age-related decrease of neuronal progenitor proliferation. *The Journal of Neuroscience*, **16**, 2027-2033.
- KURIKI, S., MORI, T. & HIRATA, Y. (1999). Motor planning center of speech articulation in the normal human brain. *Neuroreport*, **10**, 765-769.
- KUTAS, M. & HILLYARD, S. (1980). Reading senseless sentences: Brain potentials reflect semantic incongruity. *Science*, **207**, 203-205.
- LAASKO, M.P., PARTANEN, K., RIEKKINEN, P., LEHTOVIRTA, M., HELKAL, E.L., HALLIKAINEN, M., HANNINEN, T., VAINIO, P. & SOININEN, H. (1996). Hippocampal volumes in Alzheimer's disease, Parkinson's disease with and without dementia, and in vascular dementia: A MRI study. *Neurology*, **46**, 678-681.
- LAFORCE, R. & DOYON, J. (2001). Distinct Contribution of the Striatum and Cerebellum to Motor Learning. *Brain and Cognition*, **45**, 189-211.
- LAPOINTE, K. & O'DONNELL, J.P. (1974). Number conservation in children below age six: Its relationship to age, perceptual dimensions and language comprehension. *Developmental Psychology*, **10**, 422-428.
- LASHLEY, K.S. (1928). Brain mechanisms and intelligence. Chicago: the University of Chicago Press.
- LASHLEY, K.S. (1950). In search of the engram. *Symposium of the Society for Experimental Biology*, **4**, 454-482.
- LASHLEY, E.N. (2000). Death leads to Brain Neuron Birth. *Science*, **288**, 2111-2112.
- LE NY, J.-F. (1972). *Lecture et pédagogie, colloque de Tours*. Orléans: CRDP, 94-103.
- LEDRU, L. & LOWENTHAL, F. (1988). Utilisation des N.V.C.D. dans une optique de diagnostic ou de recherche clinique. *Communication & Cognition*, **21(1)**.
- LEFEBVRE, L. (2001a). Etude comparative de deux représentations concrètes de systèmes formels : les labyrinthes dynamiques et les mosaïques, *4^{ème} Colloque Jeunes Chercheurs en Sciences Cognitives : Programmes et Résumés*, 244-247.
- LEFEBVRE, L. (2001b). Les représentations concrètes de systèmes formels développent-elles les compétences verbales de l'enfant ?. *Rencontres Jeunes Chercheurs en Parole 2001*, 94-97.
- LEFEBVRE, L. (2001c). Les effets de la forme et de l'ordre des prémisses dans le raisonnement conditionnel : une approche linguistique de la théorie des modèles mentaux. *In Cognito*, **21**, 7-18.

- LEFEBVRE, L. (2002a). Dispositifs concrets, méthode de lecture et compétences verbales. *Revue PArole*, **21**, 1-34.
- LEFEBVRE, L. (2002b). Revalidation cognitive par un matériel structuré. *Imagerie Cérébrale & Langage, ICL 2002*, 24-25.
- LEFEBVRE, L. (2003a). Jeu structuré et développement cognitif. *Colloque Jeunes Chercheurs en Sciences Cognitives : Actes*, 41-43.
- LEFEBVRE, L. (2003b). Compétences cognitives et méthodes de lecture. *Psychologie & Education*, **52**, 49-64.
- LEFEBVRE, L. (2003c). The influence of the reading learning strategies on the cognitive skills. *XIII Conference of the European Society of Cognitive Psychology*, 45 p. & 263 p.
- LEFEBVRE, L. (2004). Imagerie cérébrale et réorganisation neuronale : Etude préliminaire, *De la prévention à la prise en charge : Approche développementale et perspective clinique*, 56 p.
- LEFEBVRE, L. (2005a). Discovery of environmental regularities and modification of subcortical activations: A fMRI Study. *Abstracts of the Xth European Workshop on Mental Imagery and Cognition (EWIC)*.
- LEFEBVRE, L. (2005b). Is it Possible to Develop Brain Structures Underlying Language Abilities?. *Proceedings of the XIVth meeting of the European Society for Cognitive Psychology*, 25-26.
- LEFEBVRE, L., DENOLIN, V., BALERIAUX, D., PAQUIER, P., METENS, T. & LOWENTHAL, F. (soumis). Developing Language Abilities by a non-verbal training: A fMRI study. *Neuropsychologia*.
- LEHERICY, S., COHEN, L., BAZIN, B., SAMSON, S., GLACOMINI, E., ROUGETET, R., HERTZ-PANNIER, L., LE BIHAN, D., MARSAULT, C. & BAULAC, M. (2000). Functional MR evaluation of temporal and frontal language dominance compared with the Wada test. *Neurology*, **54**, 1625-1633.
- LESPINET, V. (1999). *Approche neuropsychologique de la spécialisation hémisphérique et de la mémoire : apport de l'épilepsie temporale unilatérale*. Thèse de doctorat. Bordeaux: Université Victor Segalen Bordeaux 2.
- LEVIN, H.S., SCHELLER, J., RICKARD, T., GRAFMAN, J., MARTINKOWSKI, K., WINSLOW, M. & MIRVIS, S. (1996). Dyscalculia and dyslexia after right hemisphere injury in infancy. *Archives of Neurology*, **53(1)**, 88-96.
- LEVY, W.B. & STEWARD, O. (1979). Synapses as associative memory elements in the hippocampal formation. *Brain Research*, **175**, 233-245.
- LICHTMAN, J.W. (1977). The reorganization of synaptic connexions in the rat submandibular ganglion during post-natal development. *Journal of Physiology*, **273**, 155-177.
- LICHTMAN, J.W., BURDEN, S.J., CULICAN, S.M. & WONG, R.O.L. (1999). Synapse formation and elimination. In ZIGMOND, M.J., BLOOM, F.E., LANDIS, S.C., ROBERTS, J.L. & SQUIRE, L.R. (eds.). *Fundamental Neuroscience*. San Diego: Academic. 547-580.
- LIEBERMAN, M.D., CHANG, G.Y., CHIAO, J., BOOKHEIMER, S.Y. & KNOWLTON, B.J. (2004). An Event-related fMRI Study of Artificial Grammar Learning in a Balanced Chunk Strength Design. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **16(3)**, 427-438.
- LIU, D.W. & WESTERFIELD, M. (1990). The formation of terminal fields in the absence of competitive interactions among primary motoneurons in the zebrafish. *Journal of Neurosciences*, **10**, 3946-3959.

- LO, Y., SIDES, A., ROZELLE, J. & OSHERSON, D. (2002). Evidential diversity and premise probability in young children's inductive judgment. *Cognitive Science*, **26**, 181-206.
- LOHOF, A. M., DELHAYE-BOUCHAUD, N. & MARIANI, J. (1996). Synapse elimination in the central nervous system: functional significance and cellular mechanisms. *Reviews in Neurosciences*, **7**, 85-101.
- LOIS, C. & ALVAREZ-BUYLLA, A. (1993). Proliferating subventricular zone cells in the adult mammalian forebrain can differentiate into neurons and glia. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **90**, 2074-2077.
- LOMO, T. (1966). Frequency potentiation of excitatory synaptic activity in the dentate area of the hippocampal formation. *Acta Physiologica Scandinavia*, **68(277)**, 128p.
- LOU, H.C., EDVINSSON, L. & MACKENZIE, E.T. (1987). The concept of coupling blood flow to brain function: revision required?. *Annals of Neurology*, **22**, 289-297.
- LOWENTHAL, F. (1984). Productions langagières d'enfants manipulant un dispositif non-verbal de communication. *Revue de Phonétique Appliquée*, **69**, 11-46.
- LOWENTHAL, F. (1986a). Non-verbal Communication Devices: their relevance, their use and the mental processes involved. In LOWENTHAL, F. & VANDAMME, F. (Eds.). *Pragmatics and Education*. New-York: Plenum Press. 29-46.
- LOWENTHAL, F. (1986b). Relevance of typically logico-mathematical formalisms for research in psychology. *Logique et Analyse*, **116**, 501-508.
- LOWENTHAL, F. (1986c). NVCDs are structuring elements. *Proceedings of Psychology of Mathematics Education (PME)*, **10**, 363-368.
- LOWENTHAL, F. (1990). Pegboard as structuring element for the verbal language. *Revue de Phonétique Appliquée*, **95/97**, 255-262.
- LOWENTHAL, F. (1991). Logic and language acquisition. *Behavioral and Brain Sciences*, **14/4**, 626-627.
- LOWENTHAL, F. (1992). Formalisms for clinical observations. In POYATOS, F. & BENJAMIN, J. (eds.). *Advances in nonverbal communication*, Amsterdam/Philadelphia. 125-143.
- LOWENTHAL, F. (1993). *Interactive introduction of the logical bases of a communication system. Interactive Learning Technology for the Deaf*. In CONINX, F. & ELSEENDOORN, B. (eds.). Berlin: Springer Verlag. 259-280.
- LOWENTHAL, F. (1999). Can handicapped subjects use perceptual symbol systems?. *Behavioral and Brain Sciences*, **22(4)**, 625-626.
- LOWENTHAL, F., LEDOUX, F. & MEUNIER, M. (1996). *La Mosaïque*. Mons Université de Mons-Hainaut - Sciences Cognitives.
- LOWENTHAL, F. & MARCQ, J. (1980). Dynamical Mazes used to favour communication among 7-8 years olds. *Proceedings of Psychology of Mathematics Education (PME)*, **4**, 370-376.
- LOWENTHAL, F. & SAERENS, F. (1982). Utilisation de formalismes logiques pour l'examen d'enfants aphasiques. *Acta Neurologica Belgica*, **82**, 215-223.
- LOWENTHAL, F. & SAERENS, J. (1987). *Un enfant aphasique*. Mons:Université de l'Etat de Mons.
- LURIA, A. R. (1970). The functional organization of the brain. *Scientific American*, **222(3)**, 66-78.

- MACARTHUR, R.H. (1970). Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, **1**, 1-11.
- MACH, E. (1886). The Analysis of Sensations, and the Relation of the Physical to the Psychical (Translation of the 1st, revised from the 5th). In BARLOW, H. (2001). The exploitation of regularities in the environment by the brain. *Behavioral and Brain Sciences*, **24**, 602-607.
- MANELIS, L. & THARP, D. (1977). The processing of affixed words. *Memory and Cognition*, **5**, 690-695.
- MANSFIELD, P. (1977). Multiplanar image formation using MNR spin echoes. *Journal of Physics Colloq*, **10**, 55-58.
- MARCHAL, G., RIOUX, P., PETIT-TABOUE, M.-C., SETTE, G., TRAVERE, J.-M., LE POEC, C., COURTHEOUX, P., DERLON, J.-M. & BARON, J.-C. (1992). Regional cerebral oxygen consumption, blood flow, and blood volume in healthy human aging. *Archives of Neurology*, **49**, 1013-1020.
- MARCHMAN, V.A. (1997). Children's Productivity in the English Past Tense: The Role of Frequency, Phonology, and Neighbourhood Structure. *Cognitive Science*, **21(3)**, 283-304.
- MARCUS, G.F., PINKER, S., ULLMAN, M., HOLLANDER, M., ROSEN, T.J. & XU, F. (1992). Overregularization in language acquisition. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, **57(4)**.
- MARCUS, G.F., VIJAYAN, S., BANDI RAO, S. & VISHTON, P.M. (1999). Rule Learning by Seven-Month-Old Infants. *Science*, **283**, 77-80.
- MATHIAK, K., HERTRICH, I., GRODD, W. & ACKERMANN, H. (2002). Cerebellum and speech perception: a functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **14**, 902-912.
- MAURO, A. (1990). *Observation de deux enfants polyhandicapés à l'aide de manipulations concrètes de systèmes formels*. Mémoire de Licence. Université de Mons-Hainaut.
- MCCARTHY, D. (1991). *Manuel : Batterie de dépistage pour enfants de McCarthy*. Paris: Les éditions du centre de psychologie appliquée.
- MCCARTHY, G., BLAMIRE, A., PUCE, A., NOBRE, A.C., BLOCH, G., HYDER, F., GOLDMAN-RAKIC, P. & SHULMAN, R.G. (1994). Functional magnetic resonance imaging of human prefrontal cortex activation during a spatial working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **91**, 8690-8694.
- MCCARTHY, G., BLAMIRE, A. & ROTHMAN, D. (1993). Echo-planar magnetic resonance imaging studies of frontal cortex activation during word generation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **90**, 4952-4956.
- MCCARTHY, G., NOBRE, A.C., BENTIN, S. & SPENCER, D.D. (1995). Language-related field potentials in the anterior medial temporal lobe. Intracranial distribution and neural generators. *Journal of Neurosciences*, **15**, 1080-1089.
- MELEKIAN, B. (1981). Lateralization in the human newborn at birth: asymmetry of the stepping reflex. *Neuropsychologia*, **19(5)**, 707-711.
- MELLET, E., BRISCOGNE, S., TZOURIO-MAZOYER, N., GHAEM, O., PETIT, L., ZAGO, L., ETARD, O., BERTHOZ, A., MAZOYER, B., & DENIS, M. (2000). Neural correlates of topographic mental exploration: the impact of route versus survey perspective learning. *NeuroImage*, **12**, 588-600.
- MESULAM, M. (1998). From sensation to cognition. *Brain*, **121**, 1013-1052.

- METTER, E.J., JACKSON, C., KEMPLER, D., RIEGE, W.H., HANSON, W.R., MAZIOTTA, J.C. & PHELPS, M.E. (1986). Left Hemisphere Intracerebral Hemorrhages Studied by F-18-fluoro-Deoxyglucose PET. *Neurology*, **36**, 1155-1162.
- MIALARET, G. (1991). *Statistiques appliquées aux sciences humaines*, Paris: Presses Universitaires de France.
- MIDDLETON, F.A. & STRICK, P.L. (2000a). Basal ganglia and cerebellar loops: motor and cognitive circuits. *Brain Research Reviews*, **31(2/3)**, 236-250.
- MIDDLETON, F.A. & STRICK, P.L. (2000b). Basal ganglia output and cognition: evidence from anatomical, behavioral, and clinical studies. *Brain and Cognition*, **42(2)**, 183-200.
- MISHKIN, M. (1957). Effects on small frontal lesions, on delayed alternation in monkeys. *Journal of Neurophysiology*, **20**, 615-622.
- MOGILNER, A., GROSSMAN, J.A., RIBARY, U., JOLIOT, M., VOLKMAN, J., RAPAPORT, D., BEASLEY, R.W. & LLINAS, R.R. (1993). Somatosensory cortical plasticity in adult humans revealed by magnetoencephalography. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **90**, 3593-3597.
- MONAKOV (von), C. (1914) *Die Lokalisation im Grosshirn und der Abbau der Funktion durch corticale*. Wiesenbaden: Herde.
- MONBALLIN, M. (1999). *Vocabulaire. Check up (Projet Mohican – CIUF)*. In http://www.cfwb.be/ciuf/coordination/SiteWeb_Mohican/vocabulaire45q.PDF (dernière consultation le 09/01/2006).
- MORO, A., TETTAMANTI, M., PERANI, D., DONATI, C., CAPPA, S.F. & FAZIO, F. (2001). Syntax and the brain: disentangling grammar by selective anomalies. *NeuroImage*, **13(1)**, 110-118.
- MOUNTCASTLE, V.B. (1957). Modality and topographic properties of single neurons in cat's somatic sensory cortex. *Journal of Neurophysiology*, **20**, 408-434.
- MUNCK, H. (1881). *Ueber die functionen der Grosshirnrinde*. Gesammelte Mittheilungen aus den Jahren 1877-1880.
- NEWMAN, A.J., PANCHEVA, R., OZAWA, K., NEVILLE, H.J. & ULLMAN, M.T. (2001). An Event-Related fMRI Study of Syntactic and Semantic Violations. *Journal of Psycholinguistic Research*, **30(3)**.
- NI, W., CONSTABLE, R.T., MENCI, W.E., PUGH, K.R., FULBRIGHT, R.K., SHAYWITZ, S.E., SHAYWITZ, B.A., GORE, J.C. & SHANKWEILER, D. (2000). An event-related neuroimaging study distinguishing form and content in sentence processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **15**, 1190-1198.
- NORDEEN, E.J. & NORDEEN, K.W. (1990). Neurogenesis and sensitive periods in avian song learning. *Trends in Neuroscience*, **13**, 31-36.
- O'LEARY, D.D.M. & STANFIELD, B.B. (1989). Selective elimination of axons extended by developing cortical neurons is dependent on regional locale. Experiments utilizing foetal cortical transplants. *Journal of Neuroscience*, **9**, 2230-2246.
- OGAWA, S., LEE, T.M., KAY, A.R. & TANK, D.W. (1990). Brain Magnetic Resonance Imaging with Contrast Dependent on Blood Oxygenation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **87**, 9868-9872.
- OKADA, Y. (1983). Neurogenesis of evoked magnetic fields. In WILLIAMSON, S.J., ROMANI, G.L., KAUFMAN, L. & MIDENA, I. (Eds.). *Biomagnetism, an Interdisciplinary Approach*. New York: Plenum Press. 399-408.

- OPPENHEIM, R.W. (1985). Naturally occurring cell death during neural development. *Trends in Neuroscience*, **9**, 2230-2246.
- ORMEROD, B.K. & GALEA, L.A.M. (2001). Mechanism and Function of Adult Neurogenesis. In SHAW, C.A. & MCEACHERN, J.C. (eds). *Toward a theory of neuroplasticity*. Philadelphia: Psychology press.
- PACKARD, M. & KNOWLTON, B. (2002). Learning and memory functions of the basal ganglia. *Annual Review of Neuroscience*, **25**, 563-593.
- PANTEV, C., OOSTENVELD, R., ENGELIEN, A., ROSS, B., ROBERTS, L.E. & HOKE, M. (1998). Increased auditory cortical representation in musicians. *Nature*, **392**, 811-814.
- PAPATHANASSIOU, D., ETARD, O., MELLET, E., ZAGO, L., MAZOYER, B. & TZOURIO-MAZOYER, N. (2000). A common language network for comprehension and production: a contribution to the definition of language epicenters with PET. *NeuroImage*, **11**, 347-357.
- PARENT, J.M., JANUMPALLI, S., MCNAMARA, J.O. & LOWENSTEIN, D.H. (1998). Increased dentate granule cell neurogenesis following amygdala kindling in the adult rat. *Neuroscience Letters*, **247**, 9-12.
- PASCUAL-LEONE, A., GRAFMAN, J. & HALLETT, M. (1994). Modulation of cortical motor output maps during the development of implicit and explicit knowledge. *Science*, **263**, 1287-1289.
- PASUPATHY, A. & MILLER, E.K. (2005). Different time courses of learning-related activity in the prefrontal cortex and striatum. *Nature*, **433**, 873-876.
- PEIGNEUX, P., MAQUET, P., MEULEMANS, T., DESTREBECQZ, A., LAUREYS, S., DEGUELDRE, C., DELFIORE, G., AERTS, J., LUXEN, A., FRANCK, G., VAN DER LINDEN, M. & CLEEREMANS, A. (2000). Striatum forever, despite sequence learning variability: a random effect analysis of PET data. *Human Brain Mapping*, **10(4)**, 179-194.
- PERANI, D., CAPPÀ, S.F., TETTAMANTI, M., ROSA, M., SCIFO, P., MIOZZO, A., BASSO, A. & FAZIO, F. (2003). A fMRI study of word retrieval in aphasia. *Brain and Language*, **85**, 357-368.
- PERANI, D., VALLAR, G., CAPPÀ, S.F., MESSA, C. & FAZIO, F. (1987). Aphasia and neglect after subcortical stroke. *Brain*, **110**, 1211-1229.
- PERFETTI, C.A., GOLDMAN, S.R. & HOGABOAM, T.W. (1979). Reading skill and the identification of words in discourse context. *Memory and Cognition*, **7**, 273-282.
- PETERSEN, S.E., FOX, P.T., POSNER, M.I., MINTUN, M. & RAICHLE, M.E. (1988). Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing. *Nature*, **331**, 585-589.
- PETERSEN, S.E., FOX, P.T., SNYDER, A.Z. & RAICHLE, M.E. (1990). Activation of extrastriate and frontal cortical areas by words and word-like stimuli. *Science*, **249**, 1041-1044.
- PETIT, L. (2002). Les noyaux gris centraux. In HOUDE, O., MAZOYER, B. & TZOURIO-MAZOYER, N. (Eds.). *Cerveau et psychologie. Introduction à l'imagerie cérébrale anatomique et fonctionnelle*. Paris: Presses Universitaires de France.
- PETIT, L. & CRIVELLO, F. (2002). L'architecture microscopique du cerveau. In HOUDE, O., MAZOYER, B. & TZOURIO-MAZOYER, N. (Eds.). *Cerveau et psychologie. Introduction à l'imagerie cérébrale anatomique et fonctionnelle*. Paris: Presses Universitaires de France.
- PETIT, L. & ZAGO, L. (2002). L'attention et la mémoire de travail visuo-spatiales. In HOUDE, O., MAZOYER, B. & TZOURIO-MAZOYER, N. (Eds.). *Cerveau et psychologie. Introduction à l'imagerie cérébrale anatomique et fonctionnelle*. Paris: Presses Universitaires de France.

- PIETERS, V. (1999). *Améliorer les performances en lecture chez des enfants mauvais lecteurs : Est-ce possible à l'aide des labyrinthes dynamiques ?*. Mémoire de licence. Université de Mons-Hainaut.
- PINKER, S. (1994). *The language instinct*. New York: William Morrow.
- PINKER, S. (1999). Out of the Minds of Babes. *Science*, **283**, 40-41.
- PINKER, S. & PRICE, A. (1991). Regular and irregular morphology and the psychological status of rules of grammar. *Berkeley Linguistics Society*, **17**, 230-251.
- PIRET, P. (1992). *Manipulation des labyrinthes dynamiques par les enfants de sixième primaire : observation de stratégies cognitives*. Mémoire de licence. Université de Mons-Hainaut.
- PLAUT, D.C., MCCLELLAND, J.L., SEIDENBERG, M.S. & PATTERSON, K. (1996). Understanding Normal and Impaired Word Reading: Computational Principles in Quasi-Regular Domains. *Psychological Review*, **103(1)**, 56-115.
- PLUNKETT, K. & MARCHMAN, V. (1993). From rote learning to system building: Acquiring verb morphology in children and connectionist nets. *Cognition*, **39**, 43-102.
- PODZEBENKO, K., EGAN, G.F. & WATSON, J.D.G. (2002). Widespread dorsal stream activation during a parametric mental rotation task, revealed with functional resonance imaging. *NeuroImage*, **15**, 547-558.
- POLDRACK, R.A. (2000). Imaging Brain Plasticity: Conceptual and Methodological Issues - A Theoretical Review. *NeuroImage*, **12**, 1-13.
- POLDRACK, R.A., PRABHAKARAN, V., SEGER, C.A. & GABRIELI, J.D. (1999). Striatal activation during acquisition of a cognitive skill. *Neuropsychology*, **13(4)**, 564-574.
- POLINE, J.B. & MAZOYER, B.M. (1993). Analysis of individual positron emission tomography activation maps by detection of high signal-to-noise-ratio pixel clusters. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, **13**, 425-437.
- POLK, T.A., STALLCUP, M., AGUIRRE, G.K., ALSOP, D.C., D'ESPOSITO, M., DETRE, J.A. & FARAH, M.J. (2002). Neural specialization for letter recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **14(2)**, 145-159.
- POSNER, M.I. (1986). Overview. In BOFF, K.R. & KAUFMAN, L. (Eds.). *Handbook of perception and human performance, Vol. 2 : Cognitive processes and performance*. New York: Wiley. 3-10.
- PRASADA, S. & PINKER, S. (1993). Generalization of regular and irregular morphological patterns. *Language and Cognitive Processes*, **8**, 1-56.
- PRICE, C.J. (1997). Functional anatomy of reading. In FRACKOWIAK, R.S.J., FRISTON K.J., FRITH, C.D., DOLAN, R.J. & MAZZIOTTA, J.C. *Human Brain Function*. San Diego: Academic Press. 301-328.
- PRICE, C.J., WISE, R.J.S. & FRACKOWIAK, R.S.J. (1996). Demonstrating the implicit processing of visually presented words and pseudowords. *Cerebral Cortex*, **6**, 62-67.
- PRICE, C.J., WISE, R.J.S., WATSON, J.D.G., PATTERSON, K., HOWARD, D. & FRACKOWIAK, R.S.J. (1992). Regional response differences within the human auditory cortex when listening to words. *Neuroscience Letters*, **146**, 179-182.
- PRICE, C., WISE, R., WATSON, J., PATTERSON, K., HOWARD, D. & FRACKOWIAK, R. (1994). Brain activity during reading: The effects of task and exposure duration. *Brain*, **117**, 1255-1269.

- PRIMI, M.-P. & CLARKE, P.G.H. (1996). Retrograde neurotrophin-mediated control of neurone survival in the developing central nervous system. *Neuroreport*, **7**, 473-476.
- PROVERBIO, A.M., COK, B. & ZANI, A. (2002). Electrophysiological Measures of Language Processing in Bilinguals. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **14**(7), 994-1017.
- PULVERMÜLLER, F. (1999). Words in the brain's language. *Behavioral and Brain Sciences*, **22**, 253-336.
- PURVES, D. (1988). *Body and Brain: A Trophic Theory of Neural Connections*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- PURVES, D. (1994). *Neural Activity and the Growth of the Brain*. Cambridge: Cambridge University Press.
- PURVES, D., AUGUSTINE, G.J., FITZPATRICK, D., KATZ, L.C., LAMANTIA, A.S. & MCNAMARA, J.O. (sous la dir.)(1997). *Neuroscience*. New York: Sinauer Associates Inc.
- PURVES, D. & LICHTMAN, J.W. (1980). Elimination of synapses in the developing nervous system. *Science*, **210**, 153-157.
- PURVES, D. & LICHTMAN, J.W. (1985). *Principles of Neural Development*. Sunderland, MA: Sinauer.
- RACINE, R.J. (1972). Modification of seizure activity by electrical stimulation II. Motor seizure. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **32**, 281-294.
- RACINE, R.J., MILGRAM, N.W. & HAFNER, S. (1983). Long-term potentiation phenomena in the interpositus and vestibular nuclei in the rat. *Experimental Brain Research*, **63**, 158-162.
- RADANOVIC, M. & SCAFF, M. (2003). Speech and language disturbances due to subcortical lesions. *Brain and Language*, **84**, 337-352.
- RAICHLE, M.E., FIEZ, J.A., VIDEEN, T.O., MAC LEOD, A.K., PARDO, J.V., FOX, P.T. & PETERSEN, S.E. (1994). Practice-related changes in human brain functional anatomy during non-motor learning. *Cerebral Cortex*, **4**, 8-26.
- RAMACHANDRAN, V.S. (1993). Behavioral and magnetoencephalographic correlates of plasticity in the adult human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **90**, 10413-10420.
- RAMÓN Y CAJAL, S. (1894). La fine structure des centres nerveux. *Proceedings of the Royal Society of London*, **55**, 444-468.
- RAMSEY, N.F., SOMMER, I.E.C., RUTTEN, G.J. & KHAN, R.S. (2001). Combined Analysis of Language Tasks in fMRI Improves Assessment of Hemispheric Dominance for Language Functions in Individual Subjects. *NeuroImage*, **13**, 719-733.
- RANSIL, B.J. & SCHACTER, S.C. (1994). Test-retest reliability of the Edinburgh handedness inventory and global handedness preference measurements, and their correlations. *Perceptual Motor Skills*, **79**, 1355-1372.
- RAO, S.M., BINDER, J.R., BANDETTINI, P.A., HAMMEKE, T.A., YETKIN, F.Z., JESMANOWICZ, A., LISK, L.M., MORIS, G.L., MUELLER, W.M., ESTKOWSKI, L.D., WONG, E.C., HAUGHTON, V.M. & HYDE, J.S. (1993). Functional magnetic resonance imaging of complex human movements. *Neurology*, **43**, 2311-2318.
- RASIKA, S., NOTTEBOHM, F. & ALVAREZ-BUYLLA, A. (1994). Testosterone increases the recruitment and/or survival of new high vocal center neurons in adult female canaries. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **91**, 7854-7858.

- REILLY, J., WECKERLY, J. & BATES, E. (2003). Neuroplasticité et développement : morphosyntaxe chez des enfants atteints de lésions focales précoces. *Enfance*, **3**, 209-221.
- REY, A. (1959). *Manuel : Test de copie d'une figure complexe de A. Rey*. Paris: les Editions du Centre de Psychologie Appliquée.
- RIBCHESTER, R.R. (2001). Development and plasticity of neuromuscular connections. In KALVERBOER, A.F. & GRAMSBERGEN, A. (eds.) *Brain and Behaviour in Human Neural Development*. Dordrecht: Kluwer.
- RISBERG, J., MAXIMILIAN, V.A. & PROHOVNIK, I. (1977). Changes of cortical activity patterns during habituation to a reasoning test: A study with the 133-Xe inhalation technique for measurement of regional cerebral blood flow. *Neuropsychologia*, **15**, 793-798.
- RIVA, D. & GIORGI, C. (2000). The cerebellum contributes to higher functions during development: Evidence from a series of children surgically treated for posterior fossa tumours. *Brain*, **123**(5), 1051-1061.
- ROBERTSON, L.C. & LAMB, M.R. (1991). Neuropsychological Contributions to Theories of Part/Whole Organization. *Cognitive Psychology*, **23**, 299-330.
- ROSEN, H.J., PETERSEN, S.E., LINENWEBER, M.R., SNYDER, A.Z., WHITE, D.A., CHAPMAN, L., DROMERICK, A.W., FIEZ, J.A. & CORBETTA, M.D. (2000). Neural correlates of recovery from aphasia after damage to left inferior frontal cortex. *Neurology*, **55**(12), 1883-1894.
- ROY, C.S. & SHERRINGTON, C.S. (1890). On the regulation of the blood-supply of the brain. *Journal of Physiology-London*, **4**, 85-108.
- ROZENCWAJG, P. & FRANCEQUIN, G. (1999). Contribution de l'analyse des stratégies de résolution de problèmes à l'examen psychologique. *L'orientation scolaire et professionnelle*, **28**(1), 63-82.
- RUBENSTEIN, H., GARFIELD, L. & MILLIKAN, J.A. (1970). Homographic entries in the internal lexicon. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, **9**, 487-492.
- SADATO, N., PASCUAL-LEONE, A., GRAFMAN, J., IBANEZ, V., DEIBER, M.P., DOLD, G. & HALLETT, M. (1996). Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature*, **380**, 526-528.
- SAFFRAN, J.R. (2001). Words in a sea of sounds: the output of infant statistical learning. *Cognition*, **81**, 149-169.
- SAFFRAN, J.R., ASLIN, R.N. & NEWPORT, E.L. (1996). Statistical learning by 8-month-old infants. *Science*, **274**, 1926-1928.
- SALMON, E. (2000). L'apport des examens techniques en clinique neuropsychologique. Partie B : Imagerie cérébrale. In SERON, X. & VAN DER LINDEN, M. *Traité de neuropsychologie clinique, tome II*. Marseille: Solal. 67-78.
- SAMEJIMA, K., UEDA, Y., DOYA, K. & KIMURA, M. (2005). Representation of Action-Specific Reward Values in the Striatum. *Science*, **310**, 1337-1340.
- SAWAMOTO, K., WICHTERLE, H., GONZALEZ-PEREZ, O., CHOLFIN, J.A., YAMADA, M., SPASSKY, N., MURCIA, N.S., GARCIA-VERDUGO, J.M., MARIN, O., RUBENSTEIN, J.L.R., TESSIER-LAVIGNE, M., OKANO, H. & ALVAREZ-BUYLLA, A. (2006). New Neurons Follow the Flow of Cerebrospinal Fluid in the Adult Brain. *Scienceexpress*. 12 january.
- SCHACTER, D.L. & TULVING, E. (Eds.). (1994). *Memory systems*. Cambridge, MA: MIT Press.

- SEIDENBERG, M.S. (1997). Language acquisition and use: learning and applying probabilistic constraints. *Science*, **275**, 1599-1603.
- SERON, X. (1979). *Aphasie et neuropsychologie*. Bruxelles: Mardaga.
- SERON, X. & VAN DER LINDEN, M. (2000). Objectifs et stratégies de la revalidation neuropsychologique. In SERON, X. & VAN DER LINDEN, M. *Traité de neuropsychologie clinique, tome I*. Marseille: Solal.
- SHANKLE, W.R., LANDING, B.H., RAFII, M.S., SCHIANO, A., CHEN, J.M. & HARA, J. (1998). Evidence for a postnatal doubling of neuron number in the developing human cerebral cortex between 15 months and 6 years. *Journal of Theoretical Biology*, **191**, 115-140.
- SHAW, C.A. & MCEACHERN, J.C. (2001). Is there a general theory of neuroplasticity?. In SHAW, C.A. & MCEACHERN, J.C. (eds). *Toward a theory of neuroplasticity*. Philadelphia: Psychology press.
- SHAYWITZ, B.A., SHAYWITZ, S.E., PUGH, K.R., CONSTABLE, R.T., SKUDLARSKI, P., FULBRIGHT, R.K., BRONEN, R.A., FLETCHER, J.M., SHANKWEILER, D.P., KATZ, L. & GORE, J.C. (1995). Sex differences in the functional organization of the brain for language. *Nature*, **373**, 607-609.
- SHERRINGTON, C.S. (1906). *The integrative action of the nervous system*. New York: Scribner's.
- SIEGEL, L. (1982). The discrepancy between cognitive and linguistic abilities in the young child. In LOWENTHAL, F., VANDAMME, F. & CORDIER, J. (Eds.). *Language and language acquisition*. New York: Plenum Press. 31-38.
- SIMOS, P.G., PAPANICOLAOU, A.C., BREIER, J.I., FLETCHER, J.M., WHELES, J.W., MAGGIO, W.W., GORMLEY, W., CONSTANTINOU, J.E. & KRAMER, L. (2000). Insights into brain function and neural plasticity using magnetic source imaging. *Journal of Clinical Neurophysiology*, **17**, 143-162.
- SMITH, F. (1980). *Comment les enfants apprennent à lire. Ce que nous révèle la psycholinguistique*. Mayenne: Editions Retz.
- SNIDER, W.D. & LICHTMAN, J.W. (1996). Are neurotrophins synaptotrophins?. In LICHTMAN, J.W. & COLMAN, H. (2000). Synapse Elimination and Indelible Memory. *Neuron*, **25**, 269-278.
- SNYDER, A.Z., ABDULLAEV, Y.G., POSNER, M.I. & RAICHLE, M.E. (1995). Scalp electrical potentials reflect regional cerebral blood flow responses during processing of written words. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **92**, 1689-1693.
- SOETAERT, M. (2003). Développer les habiletés de lecture d'enfants présentant un retard dans l'apprentissage du langage écrit en utilisant un dispositif ludique. *Revue PArôle*, **27**, 159-206.
- SQUIRE, L.R. & ZOLA, S.M. (1996) Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **93**, 13515-13522.
- STEHLING, M.K., TURNER, R. & MANSFIELD, P. (1991). Echo-planar imaging: magnetic resonance imaging in a fraction of a second. *Science*, **254**, 43-50.
- STEPHAN, K.E., MARSHALL, J.C., FRISTON, K.J., ROWE, J.B., RITZL, A., ZILLES, K. & FINK, G.R. (2003). Lateralized Cognitive Processes and Lateralized Task Control on the Human Brain. *Science*, **301**, 384-386.
- STILES, J. (2000). Neural Plasticity and Cognitive Development. *Developmental neuropsychology*, **18(2)**, 237-272.

- STRATA, P. & ROSSI, F. (1998). Plasticity of the olivocerebellar pathway. *Trends in Neurosciences*, **21**, 407-413.
- SWINDALE, N.V. (1996). The development of topography in the visual cortex: a review of models. *Network: Computational Neural Systems*, **7**, 161-247.
- TAFT, M. (1979). Recognition of affixed words and the word-frequency effect. *Memory and Cognition*, **7**, 263-272.
- TALAIRACH, J. & TOURNOUX, P. (1988). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain, 3D proportion system, an approach to cerebral imaging*. Stuttgart - New-York: Georg Thieme Verlag.
- TANZI, E. (1893). I fatti e le induzioni nell'odierna istologia del sistema nervoso. *Riv. Sper. Freniatr. Med. Leg.*, **19**, 419-472.
- TESKEY, G.C. (2001). A General Framework for Neuroplasticity. Theories and Models. In SHAW, C.A. & MCEACHERN, J.C. (eds). *Toward a theory of neuroplasticity*. Philadelphia: Psychology press.
- THOMPSON-SCHILL, S.L., D'ESPOSITO, M., AGUIRRE, G.K. & FARAH, M.J. (1997). Role of left inferior prefrontal cortex in retrieval of semantic knowledge. A reevaluation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **94**, 14792-14797.
- THOMPSON-SCHILL, S.L., D'ESPOSITO, M., AGUIRRE, G.K. & FARAH, M.J. (1998). Verb generation in patients with focal frontal lesions. A neuropsychological test of neuroimaging findings. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **95**, 15855-15860.
- TIBERGHIE, G. (sous la dir.). (2002). *Dictionnaire des sciences cognitives*. Paris: Armand Colin.
- TINBERGEN, N. (1968). On war and peace in animals and man. *Science*, **160**, 1411-1418.
- TREPEL, C. & RACINE, R. (1998). Long-term potentiation in the neocortex of the adult, freely moving rat. *Cerebral Cortex*, **8**, 719-729.
- ULLMAN, M.T. (2001). The Declarative/Procedural Model of Lexicon and Grammar. *Journal of Psycholinguistic Research*, **30(1)**.
- ULLMAN, M.T. (2004). Contributions of memory circuits to language: the declarative/procedural model. *Cognition*, **92**, 231-270.
- ULLMAN, M.T., BERGIDA, R. & O'CRAVEN, K. (1997). Distinct fMRI activation patterns for regular and irregular past tense. *NeuroImage*, **5**, 549p.
- ULLMAN, M.T., CORKIN, S., COPPOLA, M., HICKOK, G., GROWDON, J.H., KOROSHETZ, W.J. & PINKER, S. (1997). A neural dissociation within language: evidence that the mental dictionary is part of declarative memory, and that grammatical rules are processed by the procedural system. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **9(2)**, 266-276.
- ULLMAN, M.T. & GOPNICK, M. (1999). Inflectional morphology in a family with inherited specific language impairment. *Applied Psycholinguistics*, **20**, 51-117.
- VAN DEN ELSEN, P.A., POL, E.-J.D. & VIERGEVER, M.A. (1993). Medical image matching - a review with classification. *IEEE Engineering in Medicine and Biology*, **12(1)**, 26-39.
- VAN DER LELY, H.K. & ULLMAN, M.T. (in press). The computation and representation of past-tense morphology in specifically language impaired and normally developing children. *Proceedings of the 20th Annual Boston University Conference on Language Development*, 804-815.
- VAN ESSEN, D.C., GORDON, H., SOHA, J.M. & FRASER, S.E. (1990). Synaptic dynamics at the neuromuscular junction: mechanisms and models. *Journal of Neurobiology*, **21**, 223-249.

- VAN Ooyen, A. (2001). Competition in the development of nerve connexions: a review of models. *Network: Computational Neural System*, **12**, 1-47.
- VAN Ooyen, A. & WILLSHAW, D.J. (2000). Development of nerve connections under the control of neurotrophic factors: parallels with consumer-resource systems in population biology. *Journal of Theoretical Biology*, **185**, 263-280.
- VARGHA-KHADEM, F., WATKINS, K.E., PRICE, C.J., ASHBURNER, J., ALCOCK, K.J., CONNELLY, A., FRACKOWIAK, R.S., FRISTON, K.J., PEMBREY, M.E., MISHKIN, M., GADIAN, D.G. & PASSINGHAM, R.E. (1998). Neural basis of an inherited speech and language disorder. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **95(21)**, 12695-12700.
- WARBURTON, E., PRICE, C.J., SWINBURN, K. & WISE, R.J. (1999). Mechanisms of recovery from aphasia: Evidence from positron emission tomography studies. *Journal of Neurology Neurosurgery and Psychiatry*, **66**, 155-161.
- WARD, N.S., BROWN, M.M., THOMPSON, A.J. & FRACKOWIAK, R.S.J. (2003). Neural correlates of outcome after stroke: a cross-sectional fMRI study. *Brain*, **126**, 1430-1448.
- WECHSLER, D. (1991). *Wechsler Intelligence Scale for children (3rd ed.)*. San Antonio, TX: The Psychological Corporation.
- WECHSLER, D. (1995). *WPPSI Manuel: Echelle d'Intelligence de Wechsler pour la période Préscolaire et Primaire - Forme révisée*. Paris: Les éditions du centre de psychologie appliquée.
- WECHSLER, D. (1997). *Wechsler Adult Intelligence Scale (3rd ed.)*. San Antonio, TX: The Psychological Corporation.
- WEILLER, C., ISENSEE, C., RIJNTJES, M., HUBER, W., MÜLLER, S., BIER, D., DUTSCKA, K., WOODS, R.P., NOTH, J. & DIENER, H.C. (1995). Recovery from Wernicke's aphasia: A positron emission tomographic study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging. *Cerebral Cortex*, **3**, 79-94.
- WEST, M.J., COLEMAN, P.D., FLOOD, D.G. & TRONCOSO, J.C. (1994). Differences in the pattern of hippocampal neuronal loss in normal ageing and Alzheimer's disease. *The Lancet*, **344**, 769-772.
- WIESEL, T.N. (1982). Postnatal development of the visual cortex and the influence of environment. *Nature*, **299**, 583-591.
- WILDGRUBER, D., ACKERMANN, H. & GRODD, W. (2001). Differential Contributions of Motor Cortex, Basal Ganglia, and Cerebellum to Speech Motor Control: Effects of Syllable Repetition Rate Evaluated by fMRI. *NeuroImage*, **13**, 101-109.
- WILL, B. & KELCHE, C. (1992). Environmental approaches to recovery of function from brain damage: A review of animal studies (1981 to 1991). In ROSE, F.D. & JOHNSON, D.A. (Eds.). *Recovery from brain damage: Reflections and directions*. New York: Plenum. 79-104.
- WILLAYE, E. (1984). *Elaboration et application à des élèves de sixième année primaire d'une analyse multicritère pour évaluer l'influence d'activités logiques*. Mémoire de licence. Université de Mons-Hainaut.
- WILLINGHAM, D.B. (1998). A Neuropsychological Theory of Motor Skill Learning. *Psychological Review*, **105(3)**, 558-584.
- WILSON, F.A.W., O'SCALAIDHE, S.P. & GOLDMAN-RAKIC, P.S. (1993). Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science*, **260**, 1955-1958.

- WISE, S.P., BOUSSAOUD, D., JOHNSON, P.B. & CAMINITI, R. (1997). Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annual Review of Neuroscience*, **20**, 25-42.
- WISE, S.P., MURRAY, E.A. & GERFEN, C.R. (1996). The frontal cortex-basal ganglia system in primates. *Critical Reviews in Neurobiology*, **10(3/4)**, 317-356.
- WITHERS, G.S. & GREENOUGH, W.T. (1989). Reach training selectively alters dendritic branching in subpopulations of layer II-III pyramids in rats motor-somatosensory forelimb cortex. *Neuropsychologia*, **27**, 61-69.
- WOODS, R.P., CHERRY, S.R. & MAZZIOTTA, J.C. (1992). Rapid Automated Algorithm for Aligning and Reslicing PET Images. *Journal of Computer Assisted Tomography*, **16**, 620-633.
- YODZIS, P. (1989). *Introduction to Theoretical Ecology*. New York: Harper and Row.
- YOUNG, A.B. & PENNEY, J.B. (1993). Biochemical and functional organization of the basal ganglia. In JANKOVIC, J. & TOLOSA, E. (Eds.) *Parkinson's disease and movement disorders (2nd ed.)*. Baltimore, MD: Williams and Wilkins. 1-11.
- ZATORRE, R.J., EVANS, A.E., MEYER, E. & GJEDDE, A. (1992). Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing. *Science*, **256**, 846-847.
- ZATORRE, R.J., MEYER, E., GJEDDE, A. & EVANS, A.C. (1996). PET studies of phonetic processing of speech: review, replication, and reanalysis. *Cerebral Cortex*, **6(1)**, 21-30.

Table des tableaux

Page

Chapitre I

Tableau I : Description fonctionnelle des aires de Brodmann 23

Chapitre II

Tableau II : L'effet de divers facteurs sur la prolifération cellulaire et la survie de neurones (Ormerod et Galea, 2001) 36

Chapitre III

Tableau III : Liste des variables intervenant dans la récupération post-lésionnelle (Seron, 1979)..... 59

Chapitre X

Tableau IV : Exemple de tableau-synthèse 179

Chapitre XI

Tableau V : Résultats ANOVA au sous-test « cubes » pour l'échantillon global.... 212

Tableau VI : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « cubes » pour la variable « Groupe » de l'échantillon global..... 212

Tableau VII : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « cubes » pour la variable « Méthode de lecture » de l'échantillon global 213

Tableau VIII : Résultats à la batterie de lecture d'Inizan (échantillon global)..... 213

Tableau IX : Résultats au sous-test « Arithmétique » pour la section 1 217

Tableau X : Moyennes et écarts-types des gains des enfants de la section 1 au sous-test « arithmétique » pour la variable « Groupe » 218

Tableau XI : Résultats au sous-test « arithmétique » pour la section 2 219

<i>Tableau XII : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « arithmétique » pour la variable « Méthode de lecture » de la section 2</i>	<i>219</i>
<i>Tableau XIII : Résultats au sous-test « cubes » pour la section 2</i>	<i>220</i>
<i>Tableau XIV : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « cubes » pour la variable « Groupe » de la section 2</i>	<i>220</i>
<i>Tableau XV : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « cubes » pour la variable « Méthode de lecture » de la section 2.....</i>	<i>221</i>
<i>Tableau XVI : Résultats au sous-test « batterie de lecture » pour la section 2.....</i>	<i>221</i>
<i>Tableau XVII : Moyennes et écarts-types des gains des différents groupes au sous-test « batterie de lecture » pour la variable « Groupe » de la section 2</i>	<i>222</i>

Chapitre XII

<i>Tableau XVIII : Liste des 80 mots générateurs de verbes</i>	<i>235</i>
<i>Tableau XIX : Résultat de l'exercice de génération de verbes auprès d'enfants de 8-10 ans.....</i>	<i>240</i>
<i>Tableau XX°: Fréquences des mots sélectionnés.....</i>	<i>241</i>

Chapitre XIII

<i>Tableau XXI : Moyennes, écarts-types aux prétests et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes au prétest de l'expérience I.....</i>	<i>250</i>
<i>Tableau XXII : Moyennes, écarts-types aux post-tests et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes au post-test de l'expérience I</i>	<i>250</i>
<i>Tableau XXIII : Moyennes, écarts-types aux gains relatifs et valeurs U issues de la comparaison entre les gains relatifs des deux groupes</i>	<i>251</i>
<i>Tableau XXIV : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour l'ensemble des sujets au prétest (expérience princeps)</i>	<i>253</i>
<i>Tableau XXV : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour le groupe expérimental (expérience princeps).....</i>	<i>256</i>
<i>Tableau XXVI : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour le groupe contrôle (expérience princeps).....</i>	<i>258</i>

<i>Tableau XXVII : Comparaison des activités du putamen et du globus pallidus gauche entre les groupes expérimental et contrôle</i>	268
<i>Tableau XXVIII : Comparaison des tailles de clusters entre le prétest et le post-test dans le nucleus caudé gauche</i>	271

Chapitre XIV

<i>Tableau XXIX : Notes standardisées obtenues par les sujets au test des cubes de l'échelle de Wechsler, ainsi que le calcul des gains relatifs.....</i>	286
<i>Tableau XXX : Moyennes des rangs et valeurs U issues de la comparaison entre les groupes expérimental et contrôle pour l'item des cubes.....</i>	286
<i>Tableau XXXI : Moyennes des rangs et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes pour l'item des cubes, un individu du groupe expérimental non inclus</i>	287
<i>Tableau XXXII : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour l'ensemble des sujets au prétest lors de l'épreuve des cubes (expérience princeps).....</i>	289
<i>Tableau XXXIII : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour le groupe expérimental lors de l'épreuve des cubes (expérience princeps)</i>	291
<i>Tableau XXXIV : Coordonnées de Talairach des activations significatives pour le groupe contrôle lors de l'épreuve des cubes (expérience princeps).....</i>	293

Chapitre XV

<i>Tableau XXXV : Notes standards au test des cubes de l'échelle de Wechsler et notes brutes au test de grammaire-orthographe de Doutriaux et Lepez (1980), ainsi que le calcul des gains relatifs au prétest et au post-test</i>	304
<i>Tableau XXXVI : Moyennes, écarts-types aux prétests et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes au prétest.....</i>	305
<i>Tableau XXXVII : Moyennes, écarts-types aux post-tests et valeurs U issues de la comparaison entre les deux groupes au post-test</i>	305
<i>Tableau XXXVIII : Moyennes, écarts-types aux gains relatifs et valeurs U issues de la comparaison entre les gains relatifs des deux groupes</i>	306

<i>Tableau XXXIX : Coordonnées de Talairach des activations significatives relatives aux exercices de langage, pour l'ensemble des participants ayant un moindre niveau d'étude, au prétest.....</i>	<i>307</i>
<i>Tableau XL : Coordonnées des activations significatives relatives aux exercices de langage, pour le groupe expérimental ayant un moindre niveau d'étude</i>	<i>309</i>
<i>Tableau XLI : Coordonnées de Talairach des activations significatives relatives aux exercices de langage, pour le groupe contrôle ayant un moindre niveau d'étude ..</i>	<i>312</i>
<i>Tableau XLII : Coordonnées de Talairach des activations significatives au prétest lors de l'épreuve des cubes, pour l'ensemble des sujets ayant un moindre niveau d'étude.....</i>	<i>315</i>
<i>Tableau XLIII : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices visuospatiaux, chez les personnes ayant un moindre niveau d'étude</i>	<i>317</i>

Chapitre XVI

<i>Tableau XLIV : Comparaison des résultats psychométriques des groupes expérimentaux et contrôles selon leur niveau de latéralité</i>	<i>337</i>
<i>Tableau XLV : Coordonnées des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour l'ensemble des participants à la recherche « latéralité ».....</i>	<i>339</i>
<i>Tableau XLVI : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour le groupe expérimental fortement latéralisé</i>	<i>342</i>
<i>Tableau XLVII : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour le groupe expérimental peu latéralisé.....</i>	<i>345</i>
<i>Tableau XLVIII : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour le groupe contrôle fortement latéralisé.....</i>	<i>348</i>
<i>Tableau XLIX : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices de langage, pour le groupe contrôle peu latéralisé</i>	<i>351</i>
<i>Tableau L: Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices visuospatiaux, pour l'ensemble des participants à la recherche « latéralité »</i>	<i>354</i>
<i>Tableau LI : Coordonnées de Talairach des activations significatives, relatives aux exercices visuospatiaux pour les groupes expérimentaux, selon leur degré de latéralité.....</i>	<i>356</i>

Tableau LII : Coordonnées des activations significatives, relatives aux exercices visuospatiaux, pour les groupes contrôles, selon leur degré de latéralité..... 359

Table des figures

	Page
<hr/>	
Chapitre I	
<i>Figure 1 : Parcellisation externe</i>	10
<i>Figure 2 : Parcellisation interne</i>	12
<i>Figure 3 : Les ganglions de la base</i>	16
<i>Figure 4 : Les six couches cellulaires différenciées du cortex selon trois types de coloration (Golgi, Nissl et Weigert) (Houdé et al., 2002)</i>	17
<i>Figure 5 : Aires corticales et sous-corticales selon la description cytoarchitectonique de Brodmann (1909)</i>	20
<hr/>	
Chapitre II	
<i>Figure 6 : Le développement des connexions entre neurones moteurs et fibres musculaires.</i>	29
<i>Figure 7: Représentation coronale d'une section hippocampique et schéma de la maturation neuronale et développement de la maturation neuronale</i>	33
<hr/>	
Chapitre V	
<i>Figure 8 : Render indiquant les zones cérébrales activées par un sujet</i>	115
<hr/>	
Chapitre VII	
<i>Figure 9 : Représentation du modèle de lecture de Déjerine (1892)</i>	126
<i>Figure 10 : Modèle fonctionnel de la lecture selon Frackowiak et al. (1997)</i>	127
<hr/>	
Chapitre X	
<i>Figure 11 : Un labyrinthe dynamique</i>	173
<i>Figure 12 : Exemples d'exercices de familiarisation aux labyrinthes dynamiques.</i>	177

<i>Figure 13 : Exemple de représentation schématique d'un labyrinthe dynamique ..</i>	178
<i>Figure 14 : La mosaïque</i>	189

Chapitre XII

<i>Figure 15 : Exemple de stimuli visuels (tâche contrôle).....</i>	233
<i>Figure 16 : Exemples d'exercices IRM relatifs aux cubes.....</i>	243

Chapitre XIII

<i>Figure 17 : Zones actives lors de la comparaison pseudomots-repos pour le groupe total au prétest de l'expérience princeps.....</i>	254
<i>Figure 18 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-repos pour le groupe total au prétest de l'expérience princeps</i>	254
<i>Figure 19 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-pseudomots pour le groupe total au prétest de l'expérience princeps.....</i>	255
<i>Figure 20 : Zones actives lors de la comparaison pseudomots-repos pour le groupe expérimental au prétest et au post-test de l'expérience princeps.....</i>	257
<i>Figure 21 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-repos pour le groupe expérimental au prétest et au post-test de l'expérience princeps</i>	257
<i>Figure 22 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-pseudomots pour le groupe expérimental au prétest et au post-test de l'expérience princeps....</i>	258
<i>Figure 23 : Zones actives lors de la comparaison pseudomots-repos pour le groupe contrôle au prétest et au post-test de l'expérience princeps</i>	260
<i>Figure 24 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-repos pour le groupe contrôle au prétest et au post-test de l'expérience princeps.....</i>	260
<i>Figure 25 : Zones actives lors de la comparaison génération de verbes-pseudomots pour le groupe contrôle au prétest et au post-test de l'expérience princeps</i>	261
<i>Figure 26 : Activations génération de verbes - repos au prétest chez les 20 sujets</i>	262
<i>Figure 27 : Comparaison des activations pseudomots - repos pour les groupe expérimental et contrôle au post-test</i>	265
<i>Figure 28 : Comparaison des activations génération de verbes - repos pour le groupe expérimental au prétest et au post-test</i>	265

<i>Figure 29 : Comparaison des activations génération de verbes - repos pour le groupe contrôle au prétest et au post-test.....</i>	266
<i>Figure 30 : Activations génération de verbes - pseudomots au prétest chez les 20 sujets.....</i>	267
<i>Figure 31 : Comparaison des activations génération de verbes - pseudomots pour le groupe contrôle au prétest et au post-test.....</i>	267
<i>Figure 32 : Comparaison des activations sous-corticales avant et après l'entraînement, pour les groupes expérimental et contrôle.....</i>	269

Chapitre XIV

<i>Figure 33 : Le réseau visuospatial selon Mesulam (1998).....</i>	278
<i>Figure 34 : Représentation des voies dorsales et ventrales.....</i>	280
<i>Figure 35 : Activations cubes - repos au prétest chez les 20 sujets.....</i>	290
<i>Figure 36 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe expérimental au prétest et au post-test.....</i>	292
<i>Figure 37 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe contrôle au prétest et au post-test.....</i>	294

Chapitre XV

<i>Figure 38 : Comparaison des activations génération de verbes - repos pour le groupe avec niveau de scolarité plus faible au prétest.....</i>	308
<i>Figure 39 : Comparaison des activations génération de verbes - pseudomots pour le groupe avec niveau de scolarité plus faible au prétest.....</i>	308
<i>Figure 40 : Comparaison des activations pseudomots - repos pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test.....</i>	310
<i>Figure 41 : Comparaison des activations génération de verbes - repos pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au prétest et post-test....</i>	310
<i>Figure 42 : Comparaison des activations génération de verbes - pseudomots pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au prétest et post-test....</i>	311
<i>Figure 43 : Comparaison des activations pseudomots - repos pour le groupe contrôle avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test.....</i>	313

<i>Figure 44 : Comparaison des activations génération de verbes - repos pour le groupe contrôle avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test</i>	<i>313</i>
<i>Figure 45 : Comparaison des activations génération de verbes - pseudomots pour le groupe contrôle avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test</i>	<i>314</i>
<i>Figure 46 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe avec un niveau de scolarité plus faible au prétest.....</i>	<i>316</i>
<i>Figure 47 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au prétest</i>	<i>318</i>
<i>Figure 48 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe expérimental avec niveau de scolarité plus faible au post-test.....</i>	<i>318</i>
<i>Figure 49 : Comparaison des activations cubes - repos pour le groupe contrôle avec niveau de scolarité plus faible au prétest et au post-test</i>	<i>319</i>

Chapitre XVI

<i>Figure 50 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe total au prétest.....</i>	<i>340</i>
<i>Figure 51 : Comparaison des activations génération de verbes-repos pour le groupe total au prétest</i>	<i>340</i>
<i>Figure 52 : Comparaison des activations générations de verbes-pseudomots pour le groupe total au prétest</i>	<i>341</i>
<i>Figure 53 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe expérimental fortement latéralisé à droite au prétest et au post-test.....</i>	<i>343</i>
<i>Figure 54 : Comparaison des activations génération de verbes-repos et génération de verbes-pseudomots pour le groupe expérimental fortement latéralisé à droite au prétest.....</i>	<i>344</i>
<i>Figure 55 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe expérimental faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test.....</i>	<i>346</i>
<i>Figure 56 : Comparaison des activations génération de verbes-repos pour le groupe expérimental faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test.....</i>	<i>347</i>
<i>Figure 57 : Comparaison des activations génération de verbes-pseudomots pour le groupe expérimental faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test.....</i>	<i>347</i>
<i>Figure 58 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe contrôle fortement latéralisé à droite au post-test</i>	<i>349</i>

<i>Figure 59 : Comparaison des activations génération de verbes-repos pour le groupe contrôle fortement latéralisé à droite au post-test.....</i>	<i>350</i>
<i>Figure 60 : Comparaison des activations génération de verbes-pseudomots pour le groupe contrôle fortement latéralisé à droite au post-test.....</i>	<i>350</i>
<i>Figure 61 : Comparaison des activations pseudomots-repos pour le groupe contrôle faiblement latéralisé à droite au prétest</i>	<i>352</i>
<i>Figure 62 : Comparaison des activations génération de verbes-repos pour le groupe contrôle faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test.....</i>	<i>352</i>
<i>Figure 63 : Comparaison des activations génération de verbes-pseudomots pour le groupe contrôle faiblement latéralisé à droite au prétest et au post-test</i>	<i>353</i>
<i>Figure 64 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe complet au prétest.....</i>	<i>355</i>
<i>Figure 65 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe expérimental fortement latéralisé au prétest et au post-test.....</i>	<i>357</i>
<i>Figure 66 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe expérimental faiblement latéralisé au prétest et au post-test</i>	<i>358</i>
<i>Figure 67 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe contrôle fortement latéralisé au prétest et au post-test.....</i>	<i>360</i>
<i>Figure 68 : Comparaison des activations cubes-repos pour le groupe contrôle faiblement latéralisé au prétest et au post-test</i>	<i>360</i>

Table des matières

<i>Première partie : le contexte théorique</i>	1
<i>Chapitre I : Eléments de Neuroanatomie</i>	8
I.1. Les aires cérébrales	9
<i>I.1.1. Les structures corticales</i>	9
I.1.1.1. Le lobe frontal.....	11
I.1.1.2. Le lobe pariétal	11
I.1.1.3. Le lobe occipital.....	11
I.1.1.4. Le lobe temporal	12
<i>I.1.2. Les structures sous-corticales</i>	12
I.1.2.1. Le gyrus cingulaire (ou lobe limbique).....	13
I.1.2.2. Le corps mamillaire	13
I.1.2.3. Le corps calleux	14
I.1.2.4. Le fornix	14
I.1.2.5. L'amygdale	14
I.1.2.6. L'hypothalamus	14
I.1.2.7. La région septale.....	15
I.1.2.8. Les noyaux gris.....	15
I.2. Les populations de neurones et la cartographie cérébrale	17
I.3. Les aires de Brodmann	20
<i>Chapitre II : Le développement neuronal</i>	25
II.1. Le développement motoneural	26
II.2. Le développement neuronal cérébral	30
<i>II.2.1. Neurogénèse chez l'humain</i>	31
II.2.1.1. Neurogénèse développementale	31
II.2.1.2. Mécanisme biologique de la neurogénèse chez l'adulte	32
II.2.1.3. Fonctionnement de la neurogénèse adulte.....	34

II.2.1.4. Facteurs influençant la neurogénèse.....	35
II.2.1.4.1. Le stress	36
II.2.1.4.2. L'âge.....	37
II.2.1.4.3. Les pathologies expérimentalement induites.....	37
II.2.1.4.4. La saison	37
II.2.1.4.5. L'apprentissage dépendant de l'hippocampe	38
II.2.1.4.6. L'expérience	38
II.2.1.4.7. L'environnement	39
II.2.2. Résultats chez l'être humain adulte.....	40
II.2.3. Mort neuronale	41
II.2.4. Conclusion.....	42
Chapitre III : La neuroplasticité	43
III.1. Définition	43
III.2. Historique.....	45
III.3. Un modèle de la neuroplasticité	46
III.3.1. La causalité proche	47
III.3.2. Le niveau ontogénétique	48
III.3.3. Le niveau phylogénétique.....	48
III.3.4. Le niveau fonctionnel	49
III.4. La dynamique des réseaux cérébraux	50
III.4.1. La théorie de Hebb.....	50
III.4.2. La potentialisation à long terme	52
III.4.2.1. Définition	52
III.4.2.2. Description neurophysiologique de la LTP	54
III.5. La réorganisation fonctionnelle cérébrale	55
III.5.1. Modèles théoriques de la récupération « spontanée »	57
III.5.1.1. Le modèle hiérarchique de Jackson (1883).....	57
III.5.1.2. Le principe de substitution de Munck (1881) et l'équipotentialité fonctionnelle de Lashley (1928)	58
III.5.1.3. Les théories consécutives.....	58

III.5.1.4. Les variables intervenant dans la récupération post-lésionnelle (Seron, 1979).....	59
III.5.2. <i>Les différents types de réorganisation</i>	60
III.5.2.1. L'adaptation de zones homologues (ou démasquage)	61
III.5.2.2. La réassignation cross-modale	62
III.5.2.3. L'expansion des zones	62
III.5.2.4. La compensation par réattribution	63
III.5.2.5. La transplantation neuronale	64
III.6. Les stratégies d'observation des phénomènes neuroplastiques	64
III.6.1. <i>Les avantages et désavantages de ces méthodes</i>	65
III.6.2. <i>Les possibles confusions et leurs solutions</i>	65
III.6.2.1. L'expertise.....	65
III.6.2.2. Les changements dans le temps	66
 Chapitre IV : Notion de Neuroimagerie.....	67
IV.1. Le fonctionnement neuronal.....	67
IV.1.1. <i>L'intégration et la ségrégation fonctionnelles</i>	67
IV.1.2. <i>La connectivité fonctionnelle</i>	68
IV.2. Les techniques d'imagerie anatomique et fonctionnelle	68
IV.2.1. <i>Généralités</i>	68
IV.2.2. <i>Les techniques Rayons-X et CT-Scan</i>	70
IV.2.3. <i>L'ultrasonographie</i>	71
IV.2.4. <i>L'électroencéphalographie</i>	72
IV.2.4.1. Historique.....	72
IV.2.4.2. Les ondes électriques	73
IV.2.4.2.1. L'origine des ondes électriques	74
IV.2.4.2.2. Les potentiels évoqués	76
IV.2.4.2.3. L'enregistrement des phénomènes électriques	77
IV.2.4.3. Conclusion	78
IV.2.5. <i>La magnéto-encéphalographie (MEG)</i>	78
IV.2.6. <i>Le scanning radionucléide : le PET-Scan et le SPECT</i>	80
IV.2.7. <i>La tomographie par émission de positons (PET-Scan)</i>	80

IV.2.7.1. Principe de la tomographie d'émission de positons.....	82
IV.2.7.2. Les radio-isotopes émetteurs de positons	83
IV.2.7.3. Les caméras à positons.....	83
IV.2.7.4. Inconvénients de la méthode.....	84
IV.2.7.5. Conclusion	84
<i>IV.2.8. La Tomoscintigraphie par émission photonique (SPECT).....</i>	<i>85</i>
IV.2.8.1. Généralités	85
IV.2.8.2. Conclusion	86
<i>IV.2.9. L'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf).....</i>	<i>87</i>
IV.2.9.1. Introduction.....	87
IV.2.9.2. Le phénomène de Résonance Magnétique Nucléaire (R.M.N.)	87
IV.2.9.2.1. Relaxation transversale T2.....	91
IV.2.9.2.2. Relaxation longitudinale T1.....	91
IV.2.9.3. L'imagerie par résonance magnétique	91
IV.2.9.4. L'imagerie fonctionnelle.....	93
IV.2.9.4.1. Les caractéristiques des effets BOLD.....	96
IV.2.9.4.2. Le choix de la valeur du champ magnétique	96
IV.2.9.5. Les avantages de la technique IRMf.....	97
IV.2.9.6. Les inconvénients de la technique IRMf	98
IV.2.9.7. Conclusion	98
<i>IV.2.10. Plans expérimentaux en PET-Scan et en IRMf</i>	<i>99</i>
IV.2.10.1.1. Les sujets.....	99
IV.2.10.1.2. Le paradigme	100
IV.2.10.1.3. L'analyse des résultats	101
IV.3. Facteurs secondaires à considérer lors d'études en imagerie.....	102
<i>IV.3.1. L'âge.....</i>	<i>102</i>
<i>IV.3.2. Le genre.....</i>	<i>102</i>
<i>IV.3.3. La durée de présentation des stimuli.....</i>	<i>103</i>
<i>IV.3.4. L'effet de routinisation et d'apprentissage</i>	<i>103</i>
<i>IV.3.5. La nécessité d'un état cognitif stable</i>	<i>104</i>
IV.4. L'utilisation de plusieurs techniques simultanément	104
<i>IV.4.1. IRMf et PET-Scan.....</i>	<i>105</i>
<i>IV.4.2. IRMf et potentiels électriques.....</i>	<i>106</i>

IV.4.3. <i>PET-Scan et potentiels électriques</i>	106
IV.5. Les méthodes d'analyse en imagerie cérébrale	107
IV.5.1. <i>La méthode de soustraction</i>	107
IV.5.2. <i>La méthode de conjonction</i>	108
IV.5.3. <i>Le design factoriel</i>	108
IV.5.4. <i>Les méthodes corrélationnelles</i>	109
IV.5.5. <i>Les designs paramétriques</i>	109
Chapitre V : <i>Statistical Parametric Mapping (SPM)</i>	110
V.1. Les transformations spatiales	111
V.1.1. <i>Le réalignement</i>	112
V.1.2. <i>La coregistration</i>	112
V.1.3. <i>La normalisation spatiale</i>	113
V.1.4. <i>Le « smoothing » spatial</i>	114
V.2. La construction d'une SPM	114
V.2.1. <i>L'analyse statistique</i>	115
V.2.2. <i>L'inférence statistique</i>	115
Chapitre VI : <i>Neuroimagerie et fonctions cognitives</i>	116
VI.1. L'arithmétique	116
VI.2. L'apprentissage de séquences motrices	117
VI.3. La perception temporelle	119
VI.4. L'organisation spatiale	119
VI.5. Le contrôle des tâches cognitives	119
Chapitre VII : <i>Neuropsychologie du langage</i>	121
VII.1. Les zones actives lors de tâches de langage	122
VII.1.1. <i>La région occipitale extrastriée gauche</i>	122
VII.1.2. <i>Les aires motrices du langage</i>	123
VII.1.3. <i>L'aire de Broca</i>	123

<i>VII.1.4. L'aire de Wernicke</i>	124
<i>VII.1.5. Le gyrus angulaire gauche</i>	125
<i>VII.1.6. Conclusion</i>	125
VII.2. Modèles neuroanatomiques de la lecture	126
<i>VII.2.1. Le modèle de Déjerine (1891)</i>	126
<i>VII.2.2. Le modèle de Frackowiak et al. (1997)</i>	127
VII.2.2.1. Présentation du modèle.....	127
VII.2.2.2. Validation expérimentale du modèle.....	129
VII.2.2.2.1. L'étude pionnière.....	129
VII.2.2.2.2. L'analyse de l'orthographe.....	130
VII.2.2.2.3. La lecture à voix haute vs. La lecture à voix basse	131
VII.2.2.2.4. Les aires perceptives de la voix humaine et le traitement phonologique.....	132
VII.2.2.2.5. L'analyse du processus sémantique.....	135
VII.2.2.2.6. L'analyse du lexique.....	137
VII.2.2.2.7. L'analyse de l'articulation.....	138
VII.2.2.2.8. Une perspective	139
VII.3. L'aphasie	140
<i>VII.3.1. Définition</i>	140
<i>VII.3.2. Résultats issus de la neuroimagerie</i>	141
VII.3.2.1. Généralités	141
VII.3.2.2. Rééducation du trouble aphasique.....	143
 Chapitre VIII : Le Modèle Déclaratif/Procédural	 145
VIII.1. Introduction	145
VIII.2. Description du modèle	147
<i>VIII.2.1. Le système de mémoire associative (déclarative)</i>	148
<i>VIII.2.2. Le système de règles (système procédural)</i>	149
VIII.3. Les structures neuroanatomiques fondamentales	149
<i>VIII.3.1. Les ganglions de la base</i>	149
<i>VIII.3.2. Le cortex frontal</i>	151
<i>VIII.3.3. Le cortex pariétal</i>	151

<i>VIII.3.4. Le cortex temporal</i>	151
<i>VIII.3.5. Le cerebellum</i>	152
VIII.4. Validation empirique du modèle	153
<i>VIII.4.1. Validation psycholinguistique</i>	153
VIII.4.1.1. Influence de la fréquence	153
VIII.4.1.2. Influence du voisinage	154
<i>VIII.4.2. Validation neurolinguistique</i>	155
VIII.4.2.1. L'aphasie	155
VIII.4.2.2. Les démences	156
VIII.4.2.2.1. Dissociation Parkinson-Alzheimer.....	156
VIII.4.2.2.2. Maladie de Huntington.....	157
VIII.4.2.3. Désordres développementaux	158
<i>VIII.4.3. Conclusion</i>	159
VIII.5. Validation par imagerie fonctionnelle	159
VIII.6. Conclusion	162
<i>Chapitre IX : Régularités environnementales et apprentissage</i>	163
IX.1. Historique	163
IX.2. Acquisition de la perception des régularités statistiques	164
IX.3. Théorie de la probabilité conditionnelle	165
IX.4. Règles algébriques dans l'acquisition du langage	168
IX.5. Conclusion	169
<i>Chapitre X : Les représentations concrètes de systèmes formels</i>	170
X.1. Définition	170
X.2. Intérêt d'une approche non-verbale	171
X.3. Les labyrinthes dynamiques	173
<i>X.3.1. Description</i>	173
<i>X.3.2. Présentation des différentes pièces</i>	174
<i>X.3.3. Manipulation des labyrinthes dynamiques</i>	177

<i>X.3.4. Conclusion</i>	180
<i>X.3.5. Résultats obtenus</i>	182
X.3.5.1. Auprès de sujets sains	182
X.3.5.1.1. Définition de la lecture	183
X.3.5.1.2. Les méthodes de lecture	183
X.3.5.1.3. Conclusions	186
X.3.5.2. Auprès de personnes déficientes	187
X.4. La mosaïque	188
<i>X.4.1. Description</i>	188
<i>X.4.2. Exercices élaborés à partir de la mosaïque</i>	190
<i>X.4.3. Résultats obtenus</i>	191
X.5. Conclusion	192

Deuxième partie : Présentation des recherches.....192

Chapitre XI : Validation de l'outil de recherche 198

XI.1. Objectifs de la recherche	199
XI.2. Hypothèses	199
XI.3. Méthodologie	200
<i>XI.3.1. Population</i>	200
<i>XI.3.2. Matériel</i>	201
XI.3.2.1. Les tests utilisés	201
XI.3.2.2. Plan expérimental.....	208
XI.4. Résultats	210
<i>XI.4.1. Echantillon global</i>	211
XI.4.1.1. Le WISC-III	211
XI.4.1.2. La batterie de lecture d'Inizan	213
XI.4.1.3. La figure de Rey : pas d'effets significatifs	214
XI.4.1.4. Le reversal test : pas d'effets significatifs.....	214
XI.4.1.5. Le test du bonhomme : pas d'effets significatifs	214

XI.4.1.6. Discussion	214
<i>XI.4.2. Résultats selon le niveau initial des enfants</i>	216
XI.4.2.1. Résultats des enfants ayant eu les moins bons scores à la batterie prédictive d'Inizan (section 1)	217
XI.4.2.2. Résultats des enfants ayant eu les meilleurs scores à la batterie prédictive d'Inizan (section 2)	219
XI.5. Discussion générale	224
<i>XI.5.1. Les labyrinthes dynamiques</i>	225
<i>XI.5.2. La mosaïque</i>	227
<i>XI.5.3. Les méthodes de lecture</i>	228
XI.6. Conclusions	229
<i>Chapitre XII : Elaboration des items du paradigme IRMf</i>	231
XII.1. Introduction	231
XII.2. Création des items	232
<i>XII.2.1. Les formes visuelles abstraites</i>	232
<i>XII.2.2. Les pseudomots</i>	233
<i>XII.2.3. Les mots générateurs de verbes</i>	234
<i>XII.2.4. Les cubes</i>	242
XII.3. Méthode de présentation	243
<i>Chapitre XIII : Développer les aires du langage</i>	244
XIII.1. Introduction	244
XIII.2. Méthodologie	245
<i>XIII.2.1. Population</i>	245
<i>XIII.2.2. Plan expérimental</i>	246
<i>XIII.2.3. Session expérimentale</i>	246
<i>XIII.2.4. Séquences IRM</i>	247
XIII.2.4.1. Le protocole	247
XIII.2.4.2. L'analyse des données	248

XIII.3. Hypothèses.....	249
<i>XIII.3.1. Au niveau psychométrique.....</i>	<i>249</i>
<i>XIII.3.2. Au niveau IRMf.....</i>	<i>249</i>
XIII.4. Résultats	250
<i>XIII.4.1. Résultats aux tests psychométriques.....</i>	<i>250</i>
XIII.4.1.1. Prétest	250
XIII.4.1.2. Post-test	250
XIII.4.1.3. Gains relatifs	251
<i>XIII.4.2. Résultats IRMf.....</i>	<i>252</i>
XIII.4.2.1. Pour le groupe total au prétest.....	253
XIII.4.2.2. Pour le groupe expérimental	256
XIII.4.2.3. Pour le groupe contrôle	259
XIII.5. Discussion	262
<i>XIII.5.1. Au niveau psychométrique.....</i>	<i>262</i>
<i>XIII.5.2. Au niveau IRMf.....</i>	<i>262</i>
XIII.5.2.1. L'activité corticale.....	262
XIII.5.2.2. L'activité sous-corticale	268
XIII.6. Conclusions	272
<i>Chapitre XIV : Développer les aires de l'organisation visuospatiale</i>	274
XIV.1. Introduction.....	274
XIV.2. La sélection et la focalisation de l'attention visuospatiale	275
XIV.3. La mémoire de travail visuelle.....	279
XIV.4. Le maintien et la manipulation d'informations spatiales	280
XIV.5. Hypothèses.....	282
<i>XIV.5.1. Au niveau psychométrique.....</i>	<i>282</i>
<i>XIV.5.2. Au niveau IRMf.....</i>	<i>282</i>
XIV.6. Méthodologie	283
<i>XIV.6.1. Population.....</i>	<i>283</i>
<i>XIV.6.2. Plan expérimental.....</i>	<i>283</i>
<i>XIV.6.3. Session expérimentale.....</i>	<i>284</i>

<i>XIV.6.4. Séquences IRM</i>	284
XIV.6.4.1. Le protocole	284
XIV.6.4.2. L'analyse des données	285
XIV.7. Résultats	285
<i>XIV.7.1. Résultats aux tests psychométriques</i>	285
<i>XIV.7.2. Résultats IRMf</i>	287
XIV.7.2.1. Activations lors du prétest pour le groupe total	289
XIV.7.2.2. Activations du groupe expérimental	291
XIV.7.2.3. Activations du groupe contrôle	293
XIV.8. Discussion	294
XIV.9. Conclusion	297
<i>Chapitre XV : Etude de l'influence socioculturelle sur la modification des activations cérébrales</i>	299
XV.1. Introduction	299
XV.2. Hypothèses	300
<i>XV.2.1. Au niveau psychométrique</i>	300
<i>XV.2.2. Au niveau IRMf</i>	300
XV.3. Méthodologie	301
<i>XV.3.1. Population</i>	301
<i>XV.3.2. Plan expérimental</i>	301
<i>XV.3.3. Session expérimentale</i>	302
<i>XV.3.4. Séquences IRM</i>	303
XV.3.4.1. Le protocole.....	303
XV.3.4.2. L'analyse des données.....	303
XV.4. Résultats	304
<i>XV.4.1. Résultats aux tests psychométriques</i>	304
XV.4.1.1. Prétest	305
XV.4.1.2. Post-test	305
XV.4.1.3. Gains relatifs.....	306
<i>XV.4.2. Résultats des activations IRMf langage</i>	307

XV.4.2.1. Pour le groupe total au prétest.....	307
XV.4.2.2. Pour le groupe expérimental.....	309
XV.4.2.3. Pour le groupe contrôle	312
XV.4.3. <i>Résultats des activations IRMf visuospatiales</i>	315
XV.4.3.1. Pour le groupe total au prétest.....	315
XV.4.3.2. Pour les groupes expérimental et contrôle	317
XV.5. Discussion	320
XV.5.1. <i>Le langage</i>	320
XV.5.1.1. Pseudomots-repos.....	321
XV.5.1.2. Génération de verbes-repos	322
XV.5.1.3. Génération de verbes-pseudomots.....	323
XV.5.2. <i>L'organisation visuospatiale</i>	325
XV.5.3. <i>L'influence du niveau de scolarité</i>	326
XV.6. Conclusion.....	328
XV.6.1.1. Les réseaux activés.....	328
XV.6.1.2. L'influence de la phase expérimentale	330
 Chapitre XVI : Etude de l'influence de la latéralité sur la modification des activations cérébrales.....	 332
XVI.1. Introduction.....	332
XVI.1.1. <i>La pré-latéralité</i>	333
XVI.1.2. <i>La monolatéralité</i>	333
XVI.1.3. <i>La duo-latéralité</i>	334
XVI.1.4. <i>La bilatéralité</i>	334
XVI.1.5. <i>La latéralité</i>	334
XVI.2. Hypothèses.....	335
XVI.2.1. <i>Au niveau psychométrique</i>	335
XVI.2.2. <i>Au niveau IRMf</i>	335
XVI.3. Méthodologie	336
XVI.3.1. <i>Population</i>	336
XVI.3.2. <i>Méthode</i>	336

XVI.4. Résultats.....	337
<i>XVI.4.1. Résultats aux tests psychométriques</i>	<i>337</i>
<i>XVI.4.2. Résultats des activations IRMf langage.....</i>	<i>339</i>
XVI.4.2.1. Pour le groupe total au prétest.....	339
XVI.4.2.2. Pour le groupe fortement latéralisé expérimental	342
XVI.4.2.3. Pour le groupe peu latéralisé expérimental	345
XVI.4.2.4. Pour le groupe fortement latéralisé contrôle	348
XVI.4.2.5. Pour le groupe peu latéralisé contrôle.....	351
<i>XVI.4.3. Résultats des activations IRMf visuospatiales</i>	<i>354</i>
XVI.4.3.1. Pour le groupe total au prétest.....	354
XVI.4.3.2. Pour le groupe expérimental	356
XVI.4.3.3. Pour le groupe contrôle	359
<i>XVI.4.4. Discussion.....</i>	<i>361</i>
XVI.4.4.1. Influence des dispositifs sur le langage	362
XVI.4.4.2. Influence des dispositifs sur l'organisation visuospatiale.....	367
XVI.4.4.3. Degré de latéralité et langage.....	369
XVI.4.4.4. Degré de latéralité et organisation visuospatiale.....	370
<i>XVI.4.5. Conclusions.....</i>	<i>371</i>
 <i>Chapitre XVII : Discussion générale</i>	<i>373</i>
XVII.1. Influence du traitement	377
XVII.2. Apport de la recherche sur la compréhension des mécanismes neuronaux	379
 <i>Chapitre XVIII : Conclusion.....</i>	<i>381</i>
 <i>Bibliographie</i>	<i>384</i>
 <i>Table des tableaux.....</i>	<i>405</i>
 <i>Table des figures.....</i>	<i>410</i>