



HAL
open science

Spécialisation hémisphérique et cartographie du langage chez le sujet sain et les patients épileptiques : effet des variables inter- et intra-individuelles. Evaluation comportementale, neuropsychologique et neurophysiologique (IRM fonctionnelle)

Marcela Perrone-Bertolotti

► To cite this version:

Marcela Perrone-Bertolotti. Spécialisation hémisphérique et cartographie du langage chez le sujet sain et les patients épileptiques : effet des variables inter- et intra-individuelles. Evaluation comportementale, neuropsychologique et neurophysiologique (IRM fonctionnelle). Médecine humaine et pathologie. Université de Grenoble, 2011. Français. NNT : 2011GRENS035 . tel-00716387

HAL Id: tel-00716387

<https://theses.hal.science/tel-00716387>

Submitted on 10 Jul 2012

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.



THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **Sciences cognitives, Psychologie et Neurocognition**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

« **Marcela PERRONE-BERLOTTI** »

Thèse dirigée par « **Monica BACIU** »

et préparée au sein du **Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition – CNRS UMR 5105**

dans l'École Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement

Spécialisation hémisphérique et cartographie du langage chez le sujet sain et le patient épileptique : effet des variables inter- et intra-individuelles. Évaluation comportementale, neuropsychologique et neurophysiologique (IRM fonctionnelle).

Thèse soutenue publiquement le **2 Décembre 2011**,

devant le jury composé de :

Monsieur Jean-François Démonet, Directeur de Recherche INSERM, Professeur Université de Lausanne, Leenaards Memory Center, Suisse - Rapporteur

Monsieur Jean-Philippe Lachaux, Directeur de recherche INSERM, INSERM U1028 - Centre de Recherche en Neurosciences, Centre Hospitalier Le Vinatier, Université Claude Bernard, Lyon, France - Rapporteur

Monsieur Emmanuel Mellet, Directeur de Recherche CNRS, CNRS UMR 5296, Groupe d'Imagerie Neurofonctionnelle, Université Bordeaux Segalen, Bordeaux, France - Examineur

Monsieur Marc Sato, Chargé de Recherche CNRS, GIPSA-LAB, Département Parole & Cognition, CNRS UMR 5216 & Grenoble Universités, France - Examineur

Madame Monica Baciu, Professeur, Université Pierre Mendès-France, LPNC UMR CNRS 5105, Grenoble, France - Directeur de thèse



Abstract

The purpose of this PhD research was to identify the effect of several individual and experimental variables on hemispheric specialization and cortical mapping of language in healthy subjects and epileptic patients. The question was addressed by means of a multidisciplinary approach including behavioral, neuropsychological and neurophysiological (fMRI) testing. The main goal of this work was to corroborate data provided from all these methods and to build a model of the representation and reorganization (plasticity) of language according to the considered factors. Moreover, we aimed to provide several practical tools to clinicians for presurgical evaluation of hemispheric specialization in patients with drug-resistant epilepsy. Overall, our results reflect the necessity to use a multi-dimensional approach composed of complementary techniques and methods, in order to assess cerebral representations in normal and pathological conditions.

Key words: language, specialization, hemisphere, divided visual field, fMRI, phonology, semantics, prosody, gender, healthy, epilepsy, plasticity, reorganization.

Résumé

Le but de ce travail est d'identifier l'effet de certaines caractéristiques liée aux individus et aux paradigmes expérimentaux sur l'organisation inter-hémisphérique (spécialisation hémisphérique) et intra-hémisphérique (cartographie fonctionnelle) du langage, (a) en condition physiologique chez les sujets sains et (b) en condition pathologique chez des patients présentant une épilepsie focale et pharmaco-résistante. Pour aborder cette question, une approche méthodologique expérimentale pluridisciplinaire a été utilisée. Plus spécifiquement nous avons évalué l'effet des variables inter-individuelles (sexe, préférence manuelle, et caractéristiques pathologiques) et intra-individuelles (opération linguistique, tâche, type de stimuli) sur l'organisation cérébrale du langage. L'un des objectifs de ce travail est de corroborer les données issues de différentes méthodes pour mettre en place un modèle de représentation et de réorganisation langagière, en fonction des facteurs considérés. Un second objectif de ce travail est de proposer aux cliniciens des outils permettant de quantifier la spécialisation hémisphérique chez les patients épileptiques. Nos résultats chez les sujets sains mettent en évidence une interaction entre les variables inter- et intra-individuelles sur le degré de spécialisation hémisphérique et sur la cartographie fonctionnelle du langage. Chez les patients épileptiques, nos résultats préliminaires permettent de mettre en relation les patterns de réorganisation cérébrale et les variables évaluées. L'ensemble de nos résultats montre que la neuropsychologie cognitive et la neuroimagerie fonctionnelle apportent des informations complémentaires nous permettant une meilleure compréhension des mécanismes d'organisation et réorganisation cérébrale.

Mots clés : langage, spécialisation, hémisphère, champ visuel divisé, IRMf, phonologie, sémantique, prosodie, sexe, sain, épileptique, plasticité, réorganisation.

Table des matières

Table des matières	1
1. Préambule et Objectifs	8
<i>Chapitre 1. Organisation anatomo-fonctionnelle du langage en condition physiologique (sujets sains)</i>	12
1. Historique de l'organisation inter- et intra-hémisphérique du langage	12
2. Organisation inter-hémisphérique : spécialisation hémisphérique	18
2.1. Capacités langagières de l'hémisphère gauche et de l'hémisphère droit	19
2.2. Variables influençant le degré de spécialisation hémisphérique	21
2.2.1. Variables inter-individuelles	21
a. Age	23
b. Prévalence manuelle	25
c. Sexe	26
2.3. Variables intra-individuelles	28
2.3.1. Opération langagière	28
a. Phonologie	28
b. Sémantique	29
c. Prosodie	33
2.3.2. Tâche linguistique	36
2.3.3. Variables psycholinguistiques	36
2.4. Modèles d'interprétation de l'asymétrie hémisphérique.	40
2.4.1. Modèles de dynamique hémisphérique	40
2.4.2. Modèle de coopération hémisphérique	43
3. Organisation intra-hémisphérique : cartographie fonctionnelle	46
3.1. Traitement à prédominance sémantique.	47
3.1.1. Gyrus frontal inférieur	48
3.1.2. Gyrus temporal	49
3.1.3. Régions pariétales	50
3.2. Traitement à prédominance phonologique	50
3.2.1. Gyrus frontal inférieur	51
3.2.2. Gyrus temporal	52
3.2.3. Régions pariétales	52
3.3. Traitement à prédominance prosodique	52
3.3.1. Gyrus frontal inférieur	54
3.3.2. Régions temporales	55
3.3.3. Régions pariétales	55
3.4. Autres régions impliquées	57
3.4.1. Gyrus lingual	57

3.4.2. Régions occipito-temporales	57
3.4.3. Insula	58
3.4.4. Régions motrices	58
3.4.5. Gyrus cingulaire	58
3.4.6. Cervelet	59
3.4.7. Régions sous-corticales	59
Chapitre 2. Organisation anatomo-fonctionnelle du langage en condition pathologique (patient épileptique)	60
1. Notions générales de réorganisation (plasticité) cérébrale	60
2. Plasticité du langage chez les patients présentant une épilepsie temporale	62
2.1. Notions générales de l'épilepsie, types d'épilepsie (généralisée vs. focale)	62
2.2. Pourquoi s'intéresser aux épileptiques pour évaluer la plasticité cérébrale ?	65
3. Patterns de réorganisation cérébrale chez les patients épileptiques	67
3.1. Pattern inter-hémisphérique	67
3.2. Pattern intra-hémisphérique	68
3.3. Pattern dissocié	68
4. Variables qui influencent la réorganisation cérébrale chez les épileptiques	70
4.1. Variables inter-individuelles	70
4.1.1. Age de début de crise	70
4.1.2. Sclérose hippocampique	72
4.1.3. Latéralisation hémisphérique de la lésion	74
4.1.4. Sexe	75
4.2. Chirurgie	76
4.3. Variables intra-individuelles	77
4.3.1. Opération langagière	77
Chapitre 3. Études portant sur l'organisation inter-et intra-hémisphérique du langage en condition physiologique (sujet sain)	82
1. Études comportementales sur l'organisation inter-hémisphérique	83
1.1. Modulation de la spécialisation hémisphérique par le degré de transparence grapho-phonémique et le sexe lors d'une tâche de détection de phonème (étude 1)	84
1.1.1. Objectifs	84
1.1.2. Étude 1 : Article I	86
1.1.3. Synthèse des résultats et conclusion	94
1.2. Modulation de la spécialisation hémisphérique par le degré de transparence grapho-phonémique en fonction de la consigne (étude 2)	96
1.2.1. Objectifs	96
1.2.2. Étude 2 : Article II	97
1.2.3. Synthèse des résultats et conclusion	109
1.3. Interaction inter-hémisphérique lors d'une tâche de détection de rimes et selon la lexicalité (étude 3)	111

1.3.1. Objectifs _____	111
1.3.2. Étude 3 : Article III _____	113
1.3.3. Synthèse des résultats et conclusion _____	141
2. Études en neuroimagerie fonctionnelle (IMRf) sur l'organisation intra-hémisphérique : cartographique fonctionnelle _____	144
2.1. Influence du degré de transparence grapho-phonémique et du sexe sur l'organisation intra-hémisphérique (<i>étude 4</i>) _____	145
2.1.1. Objectif _____	145
2.1.2. Étude 4 : Article IV _____	146
2.1.3. Synthèse des résultats et conclusion _____	161
2.2. Organisation inter-et intra-hémisphérique de la prosodie (<i>étude 5</i>) _____	164
2.2.1. Objectif _____	164
2.2.2. Étude 5 : Article V _____	165
2.2.3. Synthèse des résultats et conclusion _____	210
2.3. Evaluation de la prédominance hémisphérique et de la cartographie fonctionnelle lors d'une tâche de détection de rimes en utilisant l'IRMf. (<i>étude 6</i>) _____	212
2.3.1. Objectif _____	212
2.3.2. Étude 6 : Article VI _____	213
2.3.3. Synthèse des résultats et conclusion _____	233
Chapitre 4. Etudes portant sur la réorganisation inter-et intra hémisphérique du langage en condition pathologique (patient épileptique) _____	237
1.1. Evaluation de la réorganisation cérébrale du langage par IRMf chez les patients épileptiques adultes (<i>étude 7</i>) _____	238
1.1.1. Objectifs _____	238
1.1.2. Étude 7 : Article VII _____	240
1.1.3. Annexe I : Figures couleurs _____	262
1.1.4. Annexes II : Supplément statistiques _____	264
1.1.5. Synthèse des résultats et conclusion _____	265
1.2. Etude de cas : Evaluation de la réorganisation cérébrale du langage par IRMf et évaluation neuropsychologique chez une patiente épileptique avant et après la chirurgie (<i>étude 8</i>) _____	269
1.2.1. Objectifs _____	269
1.2.2. Étude 8 : Article VIII _____	270
1.2.3. Annexe I- Comparaisons statistiques entre la patiente et le groupe contrôle. _____	293
1.2.4. Synthèse des résultats et conclusion _____	295
Chapitre 5. Discussion générale _____	299
1. Organisation inter- et intra-hémisphérique chez le sujet sain _____	300
1.1. Organisation inter-hémisphérique du langage _____	300
1.1.1. Effet des variables inter-individuelles _____	300
1.1.2. Effet des variables intra-individuelles _____	302
Effet de la consigne _____	302
Effet de la variable psycholinguistique _____	303

1.2. Organisation intra- hémisphérique du langage _____	305
1.2.1. Effet de l'opération linguistique et des variables psycholinguistiques _____	305
2. Organisation et réorganisation inter- et intra-hémisphérique en condition pathologique (patient épileptique) _____	309
2.1. Effet de variables liées aux individus _____	309
2.2. Effet de variables liées aux paradigmes d'expérimentation _____	313
2.3. Effet de la chirurgie _____	313
3. Apports cliniques _____	316
4. Conclusion _____	318
5. Annexes _____	320
6. Annexe I : Méthodes d'évaluation de l'organisation anatomo-fonctionnelle du langage _____	320
Méthodes comportementales : Stimulation en champ perceptif divisé _____	321
Méthodes de neuroimagerie _____	322
7. Annexe II : Méthodes de quantification de l'asymétrie hémisphérique _____	325
Méthodes de quantification de l'asymétrie hémisphérique en IRMf _____	325
Indice de latéralisation « seuil dépendant » (dependent-threshold) _____	325
Indice de latéralisation « seuil indépendant » (independent-threshold) _____	326
a) Variation du poids du seuil _____	326
b) Pourcentage du changement de signal BOLD _____	327
c) Comparaison statistique directe _____	328
8. Annexe III : Traitements des données IRMf _____	330
Traitement statistique _____	336
1) Le modèle linéaire généralisé sous SPM _____	336
2) Construction de la matrice de dessin du MLG en fonction du protocole expérimental et mise en correspondance avec les données IRMf prétraitées _____	336
3) Estimation des paramètres β du MLG en utilisant une approche classique ou bayésienne _____	337
4) Production des cartes statistiques paramétriques (SPMs) et visualisation des résultats _____	338
9. Annexe IV : Références des épreuves neuropsychologiques et orthophoniques _____	339
Évaluation orthophonique _____	339
Évaluation neuropsychologique _____	340
10. Curriculum vitae _____	342
10.1. Éducation et parcours professionnel _____	342
10.2. Production scientifique _____	342
10.2.1. Articles Parus dans le manuscrit de thèse _____	342
10.2.2. Articles non Parus dans le manuscrit de thèse _____	343
10.3. Articles en préparation _____	343
10.4. Actes de congrès _____	344
10.4.1. Internationaux _____	344
10.4.2. Nationaux _____	345

10.5. Communication orale _____	345
10.6. Collaborations scientifiques _____	345
10.7. Encadrement des travaux de recherche (Tutrice de recherche) _____	346
10.8. Enseignement _____	346
11. Bibliographie _____	347

Table des figures

Figure 1: Modèle neurologique du langage du XIX ^e siècle, pour la répétition des mots et la lecture. Tirée de Price (2000, Journal of Anatomy).....	14
Figure 2 : Illustration des principales régions impliquées dans le traitement du langage. Tirée de Démonet et al. (2005, Physiological Reviews).....	15
Figure 3: Modèles du développement de la latéralisation hémisphérique en fonction des années de la vie d'une personne. Tirée de Hiscock & Kinsbourne (2008, Handbook of the neuroscience of language)	24
Figure 5 : Représentation schématique des types de codage réalisés sur l'information sémantique et la structure neuronale au sein de chaque hémisphère. Tirée de, Jung-Beeman (2005, Trends in Cognitive Sciences).....	32
Figure 6 : Cartes fonctionnelles pour trois opérations linguistiques chez un groupe de sujets droitiers. On observe l'influence de l'opération linguistique sur la représentation inter-hémisphérique.....	35
Figure 7 : Représentation schématique des modèles d'interaction inter-hémisphérique. Tirée de Weems & Reggia (2004, Brain and Language).....	41
Figure 9: Exemple théorique des différents degrés de latéralisation hémisphérique. Tirée de Pulvermüller & Mohr (1996, Neuroscience & Biobehavioral Reviews).....	44
Figure 10: Etude princeps de la cartographie anatomo-fonctionnelle du langage par TEP. Tirée de Posner & Raichle (1998, pp 115)	47
Figure 11 : Réseaux anatomo-fonctionnels impliqués dans le traitement sémantique des mots. Tirée de Binder et al. (2009, Cerebral Cortex).....	48
Figure 12: Subdivision du gyrus frontal inférieur. Tirée de Hammers et al. (2007, Human brain mapping).....	49
Figure 13 : Schéma du réseau anatomo-fonctionnel du traitement de la parole proposé par Hickok et Poeppel (2007). Tirée de Hickok (2009, Physics of Life Reviews)	54
Figure 14 : Schéma récapitulatif des régions fronto-temporo-pariétales impliquées dans les tâches sémantique, phonologique et prosodique.	56
Figure 15: Représentation schématique des localisations d'un foyer épileptique.....	63
Figure 16 : Patterns de réorganisation cérébrale.	69
Figure 17 : Localisation et subdivisions de la région hippocampique.....	73
Figure 18: Résultats observés avant et après chirurgie dans l'étude de Helmstaedter et al. (2006). Tirée de Helmstaedter et al. (2006, Epilepsy Research).....	77
Figure 19 : Patterns de réorganisation cérébrale en fonction des variables inter et intra-individuelles....	80
Figure 20 : Résultats observés pour une tâche de détection de phonème (Étude 5) et pour une tâche de détection de rimes (Étude 7).....	234
Figure 21 : Asymétrie anatomique en condition physiologique et pathologique.....	235
Figure 22 : Réseau anatomo-fonctionnel observé lors de la réalisation de la tâche à prédominance sémantique chez le groupe contrôle.	294
Figure 23: Indices de latéralisation en fonction des valeurs statistiques de T.....	295
Figure 24 : Résultats obtenus pour les trois opérations langagières évaluées.....	306
Figure 25: Modèle de réorganisation cérébrale langagière	315
Figure 26 : Indices de latéralisation au niveau du lobe temporal en fonction des rangs de valeurs positives de la valeur statistique T.....	317
Figure 27 : Dépendance statistique des indices de latéralité. Les indices de latéralité sont représentés en fonction de la valeur statistique du T. Tirée de Abbott et al.(2010, Neuroimage).....	326
Figure 28 : Variation du classement des individus en fonction de la valeur statistique du T. Tirée d'Abbott et al. (2010, Neuroimage).....	327
Figure 29 : Illustration de méthodes de quantification de la latéralisation hémisphérique avec l'IRMf.	329

Table des encarts

Encart 1 : Interaction inter-hémisphérique : corps calleux (CC)	17
Encart 2 : Lien entre asymétrie anatomique (AA) et asymétrie fonctionnelle (AF) cérébrale	22
Encart 3 : Autre exemple de variable psycholinguistique modulant la participation hémisphérique.	39
Encart 4 : Notions générales de réorganisation (plasticité) cérébrale du langage	61
Encart 5 : Epidémiologie, prévalence, pronostic et traitement (médicamenteux et chirurgical) des épilepsies	64
Encart 6 : Aires fonctionnelles, chirurgie et IRMf	66
Encart 7 : Mise en correspondance des évaluations neuropsychologiques et d'imagerie fonctionnelle. Possibilité de prise en charge rééducative.	312
Encart 8: Test de WADA ou IAT (Intracarotid Amobarbital Procedure)	320
Encart 9 : Méthode comportementale en champ visuel divisé (CVD)	321
Encart 10 : Imagerie fonctionnelle par Résonance Magnétique : IRMf	323
Encart 11 : EEG et les Potentiels Evoqués (PE)	324

1. Préambule et Objectifs

Le but de ce travail a été d'identifier l'effet de certains facteurs liées aux individus et aux paradigmes expérimentaux sur l'organisation inter-hémisphérique (spécialisation hémisphérique) et intra-hémisphérique (cartographie fonctionnelle) du langage, (a) en condition physiologique chez les sujets sains et (b) en condition pathologique chez des patients présentant une épilepsie focale et pharmaco-résistante. Pour aborder cette question, nous avons utilisé une approche méthodologique expérimentale pluridisciplinaire (méthodes de psychologie expérimentale, de neuroimagerie fonctionnelle et tests neuropsychologiques).

L'objectif de notre travail a été de corroborer les données issues de ces différentes méthodes pour mettre en place un modèle de représentation et de réorganisation langagière, en fonction des facteurs considérés. Plus spécifiquement, nous avons évalué l'effet des variables liées aux individus (ou inter-individuelles : sexe, préférence manuelle, et caractéristiques pathologiques) et liées au processus langagiers (ou intra-individuelles : opération linguistique, tâche et type de stimuli) sur l'organisation cérébrale du langage.

Trois opérations langagières ont été visées : phonologie, sémantique et prosodie. Ces opérations sont sous-tendues par un réseau anatomo-fonctionnel bilatéral, préférentiellement latéralisé dans un des hémisphères cérébraux, généralement le gauche. Les réseaux sous-jacents à chacune de ces opérations se superposent en partie, mais il existe également des régions ou des sous-régions cérébrales spécifiques à chacune de ces opérations. Notre but a été d'identifier et de caractériser le plus précisément possible ces réseaux chez le sujet sain pour pouvoir ensuite identifier les patterns de réorganisation (plasticité) chez des patients avec lésions cérébrales.

La condition pathologique considérée dans notre travail a été l'épilepsie focale et pharmaco-résistante. L'épilepsie focale relève d'une anomalie cérébrale régionale structurelle (modification anatomique) et/ou fonctionnelle (dysfonctionnement localisé de l'activité électrique, sans lésion morphologique détectable) qui génère les crises d'épilepsie et qui porte le nom de zone épileptogène (ZE). Ce type d'épilepsie peut être pharmaco-résistante, ce qui signifie que les crises épileptiques persistent malgré les traitements antiépileptiques classiques. Dans ce cas, la résection chirurgicale de la ZE peut être envisagée pour les stopper. La présence de la ZE au niveau du cerveau, mais aussi les modifications qui surviennent au niveau cérébral après chirurgie pour exciser la ZE, peuvent induire une réorganisation (plasticité) des réseaux neuronaux fonctionnels et la possible altération des fonctions cognitives (langage, mémoire, motricité, etc.). Quand le fonctionnement des réseaux neuronaux impliqués dans des processus langagiers est perturbé par la présence de la ZE ou la chirurgie, le patient peut présenter à côté des crises d'épilepsie générées par le dysfonctionnement cérébral, des troubles du langage dus aux atteintes spécifiques des réseaux anatomiques sous-jacents. Ce qui est intéressant chez ces patients est le fait que malgré la présence de la ZE au sein des réseaux fonctionnels, ils ne présentent que très rarement des déficits fonctionnels ou s'ils présentent de tels déficits, ils sont mineurs. Cette constatation suggère que des réseaux neuronaux supplémentaires ont pu éventuellement prendre en charge la fonction de ceux dont le fonctionnement est altéré par la présence de la ZE.

En d'autres termes, une réorganisation cérébrale intervient sous l'effet de la ZE et de la chirurgie, ce qui fait que les fonctions cognitives telles que le langage continuent d'être assurées quasi-normalement. Par ailleurs, il a été montré que certains facteurs qui caractérisent chaque patient (âge du patient, âge de début de crises, genre, préférence manuelle, sclérose hippocampique, etc.) peuvent avoir un rôle important sur la manière dont le cerveau se réorganise et donc peuvent induire des patterns variés de plasticité cérébrale. Toutes ces observations et constatations vont à l'appui du fait que l'épilepsie est un bon modèle de plasticité cérébrale. Dans ce contexte, nous proposons d'identifier par IRMf les patterns de réorganisation cérébrale chez ces patients, en fonction de ces facteurs, avant et après chirurgie. Un travail préliminaire d'évaluation comportementale et de mise en œuvre des protocoles, ainsi qu'un travail préliminaire d'IRMf chez des sujets sains (contrôles) ont été effectués. Les données neuropsychologiques de ces patients seront également considérées et mises en relations avec les données issues des autres méthodes.

Ce manuscrit est organisé en une partie théorique présentée dans les deux premiers chapitres et une partie expérimentale présentée dans les trois chapitres suivants.

Le *Chapitre 1* est une partie théorique et une revue de la littérature concernant l'organisation cérébrale normale du langage chez le sujet sain au niveau inter-hémisphérique et intra-hémisphérique. Trois opérations langagières (phonologie, sémantique et prosodie) seront considérées et les facteurs qui influencent l'organisation des réseaux sous-jacents à ces opérations au niveau inter- et intra-hémisphérique, seront mentionnés.

Le *Chapitre 2* a les mêmes objectifs que le chapitre précédent mais dans ce cas, les patients cérébro-lésés seront considérés. Nous nous intéresserons à la réorganisation cérébrale du langage en condition pathologique et aux facteurs qui induisent des patterns spécifiques au niveau intra- et inter-hémisphérique. Nous allons nous intéresser notamment à l'épilepsie du lobe temporal, en tant que modèle pour l'étude de la réorganisation anatomo-fonctionnelle du langage.

Les travaux expérimentaux effectués pendant ce travail de thèse sont rapportés dans les deux chapitres suivants. Pour les résultats qui ont été publiés, ces travaux sont mentionnés sous forme d'articles.

Le *Chapitre 3* présente le rôle des variables précédemment décrites dans l'organisation inter- et intra-hémisphérique chez les sujets sains, afin de mieux comprendre cette organisation et l'interaction que ces variables peuvent avoir. Les approches méthodologiques comportementales et de neuroimagerie ont été utilisées.

Le *Chapitre 4* présente des travaux expérimentaux autour de la question du rôle de l'activité épileptique et de la chirurgie curative dans la réorganisation anatomo-fonctionnelle du langage. Nous avons plus spécifiquement exploré l'influence de l'âge de début de crises, ainsi que la présence (ou absence) d'une lésion au niveau hippocampique (i.e., la sclérose hippocampique) et ce en utilisant les protocoles testés chez les sujets sains. Les approches méthodologiques de neuroimagerie, ainsi que des évaluations neuropsychologiques ont été utilisées.

Le *Chapitre 5* représente une discussion générale et une discussion des résultats obtenus.

En partie *Annexe* nous mentionnons une brève description des méthodes utilisées dans ce travail : principe de l'IRMf, principe de la méthode CVD et les principaux tests neuropsychologiques utilisés.

Observation : Pour une meilleure lisibilité, ce manuscrit mentionne des notions que nous avons choisi d'encadrer en couleurs. La signification des couleurs est la suivante : les *cadres gris* sont présents en début de sections et indiquent leurs contenus. Les *cadres orange* représentent des courts résumés d'une section ou les notions principales de celle-ci. Les *Encarts ou cadres blanc* permettent au lecteur de trouver des notions et informations supplémentaires qui ne sont pas présentées dans le texte.

Revue de littérature et perspectives théoriques

“Psychology without neuroscience is still the science of mental life, but neuroscience without psychology is just a science of neurons”.

John F. Kihlstrom

Chapitre 1. ORGANISATION ANATOMO-FONCTIONNELLE DU LANGAGE EN CONDITION PHYSIOLOGIQUE (SUJETS SAINS)

Ce chapitre est introduit par une brève revue sur l'évolution historique des connaissances autour de l'organisation anatomo-fonctionnelle du langage (Section 1). Par la suite, ce chapitre s'organise autour de deux axes. La Section 2 présente une revue de littérature sur la spécialisation hémisphérique fonctionnelle du langage (ou organisation inter-hémisphérique). La Section 3 présente, quant à elle, une revue de littérature sur l'organisation intra-hémisphérique ou cartographique fonctionnelle du langage. Pour développer ces sections, des résultats issus d'études avec différentes approches (lésionnelles, comportementales et de neuroimagerie fonctionnelle) seront présentés. Au début de chaque section plus de détails sur leur contenu seront apportés.

1. Historique de l'organisation inter- et intra-hémisphérique du langage

Pendant des siècles, il a été soutenu que les « organes de la vie » (les mains, les oreilles, les yeux) possédaient une organisation symétrique. Le cerveau, avec ses deux hémisphères a donc été caractérisé de la même manière (Xavier Bichat, 1771-1802). A cette époque, symétrie était synonyme d'harmonie, d'équilibre et de santé. Ainsi, toute asymétrie représentait un déséquilibre et signalait la présence d'une pathologie.

En 1865, Paul Broca (1824-1880), chirurgien et anthropologue Français, rapporta le cas d'un patient qui, suite à un accident vasculaire cérébral (AVC) avait perdu la capacité de parler. Ce célèbre cas du patient Leborgne (appelé Tan car il présentait une stéréotypie verbale, capable de dire que « tan ») permit à Broca de constater *post mortem* que la lésion responsable du déficit se situait dans l'hémisphère gauche (HG). Cette lésion localisée au niveau de la moitié arrière de la troisième circonvolution frontale gauche (le gyrus frontal inférieur qui deviendra peu après « l'aire de Broca ») fut mise ainsi en relation avec la production du langage articulé. Par la suite, Broca observa chez la plupart des patients ayant perdu la capacité de parler une lésion dans l'HG. C'est ainsi que Broca prononça, en dépit des croyances de l'époque, la célèbre citation : « Nous parlons avec l'hémisphère gauche. » (Broca, 1865). Il détermina que l'aire de Broca était le siège de la faculté du langage articulé dont une lésion induit une « aphémie » (appelée rapidement aphasie¹). Quelques années plus tard (en 1874), Karl

¹ Ensemble des troubles du langage consécutifs à une atteinte cérébrale (acquise), plus souvent corticale que sous-corticale et de l'hémisphère gauche plutôt que droit. En clinique neurologique, on distingue plusieurs formes d'aphasies selon le type d'altération verbale et selon la prédominance des troubles dans les diverses activités verbales que constituent la dénomination, la répétition orale et la compréhension auditive.

Wernicke (1848-1905), neurologue autrichien, constata qu'une lésion dans la partie postérieure de l'HG (au niveau du tiers postérieur de la première circonvolution temporale, la partie postérieure du gyrus temporal supérieur qui deviendra peu après « l'aire de Wernicke ») occasionnait des troubles de la compréhension de la parole. Il découvrit que l'aire de Wernicke était le siège des images auditives des mots et un module essentiel pour la compréhension de la parole. De la même manière, Jules Déjerine (1849-1917) associa des troubles de lecture et d'écriture à des lésions de l'HG (au niveau de la partie inférieure du gyrus pariétal, incluant le gyrus angulaire et supramarginal).

A la fin du XIX^{ème} siècle, les observations cliniques et *post mortem* ont fait émerger deux notions fondamentales, d'une part la notion de dominance hémisphérique des fonctions cognitives, dominance dont le chef d'orchestre est l'HG (alors appelé hémisphère dominant) et le subordonné l'hémisphère droit (-HD-appelé hémisphère mineur), d'autre part la notion d'un lien direct entre une structure cérébrale et un déficit fonctionnel. La méthode-anatomo-clinique a donc permis d'étudier en parallèle les lésions (définies par leur localisation anatomique) et les effets cliniques de celles-ci, divisant le langage en un ensemble d'activités observables telles que la compréhension (orale et écrite) et la production (orale et écrite) du langage.

Un premier modèle neurologique de l'organisation anatomo-fonctionnelle du langage a ainsi été proposé, faisant la distinction entre les régions cérébrales assurant la production et celles assurant la compréhension. Ce modèle a été ainsi appelé modèle bipolaire du langage (décrit par Lichtheim en 1885² voir Figure 1), et reposait sur la dissociation d'un pôle antérieur (régions frontales autour de l'aire de Broca) et un pôle postérieur (régions temporales autour de l'aire de Wernicke). Le pôle antérieur serait responsable de l'expression motrice ; une lésion de cette région induirait un trouble de l'expression de la parole (une aphasie « motrice » de Broca). Le pôle postérieur, quant à lui, serait responsable de la réception sensorielle et de la compréhension du langage et une lésion de cette région induirait un trouble des fonctions qu'il assure (aphasie « sensorielle » de Wernicke). Ces deux régions sont connectées par un faisceau de fibres blanches (des axones) dont la lésion/déconnection provoque une aphasie de conduction (caractérisée, entre autres, par un déficit de la répétition des mots entendus). Concernant la lecture (voir Figure 1, Panel B), l'apport majeur réalisé par Dejerine a été de distinguer deux types de syndromes alexiques (troubles acquis de la lecture), alexie avec et sans agraphie (trouble de l'écriture). Ces déficits sont en relation avec des lésions au niveau du gyrus pariétal inférieur (plus précisément du gyrus angulaire gauche) sous-tendant la mémoire visuelle de la forme des mots.

² Ce modèle a été introduit dans la communauté anglo-saxonne par Geschwind (1970)

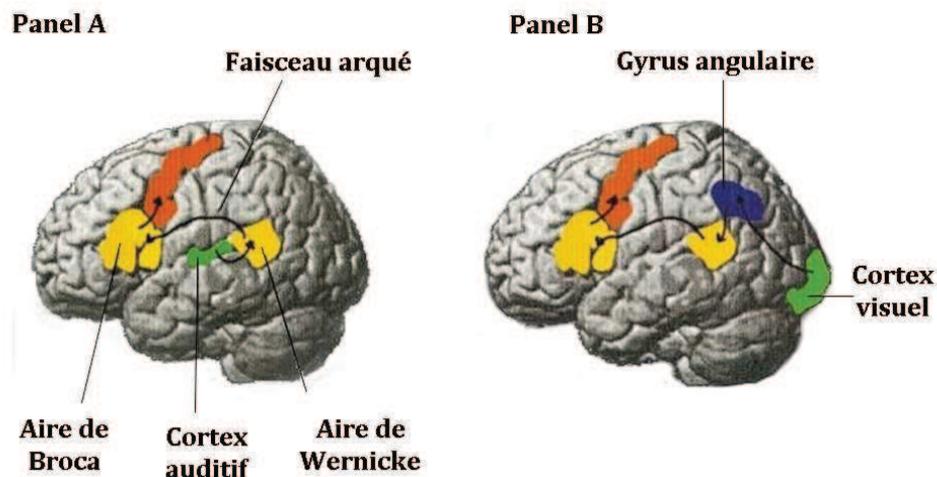


Figure 1: Modèle neurologique du langage du XIX^e siècle, pour la répétition des mots et la lecture. *Tirée de Price (2000, Journal of Anatomy).*

Vue sur la surface latérale de l'hémisphère gauche. Panel A : présente le modèle proposé lors de la répétition d'un mot avec une implication successive des différentes régions : un traitement acoustique du mot au niveau du cortex auditif primaire (en vert), connecté avec les images auditives de la parole au niveau de l'aire de Wernicke et les images motrices de la parole au niveau de l'aire de Broca, enfin la génération de la parole au niveau du cortex moteur (en rouge). Panel B : présente le modèle proposé lors de la lecture d'un mot : un traitement visuel au niveau du cortex visuel (en vert) et la mémoire visuelle de la forme des mots au niveau du gyrus angulaire (en bleu). Une connexion entre le gyrus angulaire et l'aire de Wernicke permet la correspondance entre les formes visuelle et auditive du mot.

Bien que ce modèle lésionnel ne soit pas complètement invalidé, plusieurs limites ont été soulignées (voir Démonet et al., 2005 p.p. 50-51 ainsi que Démonet & Thierry, 2001, et Poeppel & Hickok, 2004). D'une part, les études lésionnelles actuelles montrent qu'un déficit du traitement du langage impliquant une entrée visuelle ou auditive, est associé à des lésions fronto-temporo-pariétales gauches (les régions perisylviennes gauches) souvent très larges, impliquant ainsi souvent des régions qui ne sont pas incluses dans le modèle lésionnel d'origine (voir Dronkers et al., 2004 et Damasio et al., 2004 pour une revue). D'autre part, le modèle classique suppose notamment que chaque étape du traitement n'est réalisée qu'à partir du moment où la précédente est achevée (traitement sériel de l'information³), ce qui ne correspond pas toujours aux observations (voir Pulvermüller et al., 2009, pour une revue).

Dans les années 1980, le neurologue Marsel Mesulam a proposé un modèle en réseaux hiérarchisés dans lequel le traitement de l'information se fait par paliers de complexité. Mesulam considère que les aires de Broca et de Wernicke constituent des « épices » du langage (Mesulam, 1990), c'est-à-dire des zones d'intégration où convergent les informations provenant de différentes modalités sensorielles. La mise en

³ Le modèle neurologique de l'organisation anatomo-fonctionnelle du langage (oral et écrit) postule que le traitement de stimuli verbaux (visuels ou auditifs) est réalisé par une participation successive (traitement sériel) de plusieurs aires cérébrales de l'hémisphère gauche. Ainsi, l'hypothèse de base de ce modèle est que les troubles du langage sont dus à des « coupures » entre des modules cérébraux.

commun de ces différentes informations aurait pour support des assemblées de neurones communiquant entre eux par des synapses, cette communication étant facilitée par l'apprentissage (Pulvermüller, 1996; Pulvermüller & Mohr, 1996).

De plus, avec l'avènement des méthodes permettant de mettre en évidence le traitement du langage *in vivo* (Dehaene, 1997), un modèle basé sur une conception plus « distribuée » des aires du langage a été proposé. Ceci a également élargi la conception des « aires spécialisées » du langage (voir Figure 2) et plusieurs définitions opérationnelles ont été avancées : clinico-pathologique (« les aires dont la destruction provoque une aphasie »), électrophysiologique (« les aires dont la stimulation électrique provoque une suspension du langage ») et fonctionnelle (les aires qui sont « activées » en imagerie fonctionnelle cérébrale pendant des activités qui ont un rapport avec le langage »).

Comme le soulignait Price (2000) dans une revue sur les apports des méthodes de neuroimagerie dans la compréhension du langage : « A la différence des modèles lésionnels, la neuroimagerie ne se limite pas à l'hypothèse d'un traitement cognitif (ou d'une des étapes de ce traitement) confiné dans un module anatomique (ségrégation fonctionnelle) mais permet une vision en termes d'émergence de spécialisation fonctionnelle par l'interaction entre deux ou plusieurs régions cérébrales (intégration fonctionnelle) ». Ainsi, il est possible de nos jours de mettre en évidence les réseaux globaux impliqués dans une tâche linguistique donnée (le système neuronal suffisant).

Pendant, les modèles lésionnels sont nécessaires pour déterminer quels sont les substrats anatomiques nécessaires à un traitement particulier (Caramazza, 1996; Price, 2000).

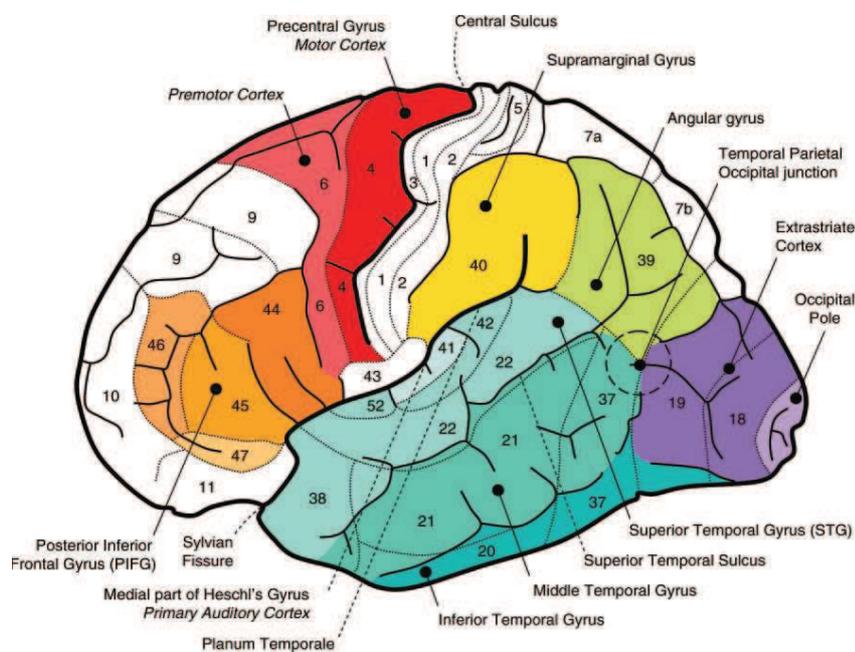


Figure 2 : Illustration des principales régions impliquées dans le traitement du langage. *Tirée de Démonet et al. (2005, Physiological Reviews).*

Une vue latérale de l'hémisphère gauche. Les principales régions impliquées dans le traitement du langage apparaissent en couleur, les chiffres représentent les Aires de Brodmann.

Par ailleurs, la représentation inter-hémisphérique du langage (la spécialisation hémisphérique) a également beaucoup évolué. Les premiers apports, dans les années 60, sont dus au neurophysiologiste Roger Sperry (1913-1994)⁴, et à son étudiant Marco Gazzaniga. Ils ont eu l'opportunité d'étudier le rôle de chaque hémisphère cérébral lorsqu'ils travaillent indépendamment l'un de l'autre. Ceci grâce aux études menées chez des patients dont le faisceau de fibres qui relie les deux hémisphères (le corps calleux, voir Encart 1) était réséqué pour des raisons thérapeutiques (ces patients sont appelés « split brain »). Grâce à l'étude de patients split-brain (Gazzanica, 1983 ; Levy, 1983 ; Zaidel, 1993 pour une revue critique sur la généralisation de ces résultats), la notion de « dominance hémisphérique » prend une toute nouvelle dimension puisque « l'hémisphère mineur » a un rôle primordial dans certaines fonctions (par exemple le traitement de l'espace, des visages, des émotions, certains aspects linguistiques tels que la prosodie de la parole, entre autres). Plus particulièrement, il s'est développé un intérêt majeur sur les capacités langagières des deux hémisphères, autour des travaux réalisés par Eran Zaidel (1983 ; 1985), Springer et Deutsch (1981) ainsi que ceux de Christine Chiarello (1988). Ainsi les résultats issus des études expérimentales et de la pathologie dessinent un cadre ambigu sur le degré et/ou la manière dont l'hémisphère non spécialisé participe dans le traitement des fonctions langagières. Certains auteurs proposent ainsi que l'HD joue un rôle mineur dans le traitement du langage (Gazzaniga, 1983; Gazzaniga & Hillyard, 1971), tandis que d'autres proposent qu'il joue un rôle majeur (Chiarello, 1988 ; Zaidel, 1985).

Par la suite, et grâce aux études en neuroimagerie, la vision dichotomique (droite vs. gauche) disparaît peu à peu (Banich & Weissman, 2000; Hickok, 2009). Actuellement, l'asymétrie fonctionnelle est synonyme de spécialisation, latéralisation ou encore prédominance hémisphérique.⁵ De plus, un mode coopératif entre les deux hémisphères est envisagé (Beeman et al., 2000; Pulvermüller et al., 1996; Weems & Reggia, 2004).

Les hémisphères cérébraux auraient une contribution qualitativement différente (Beeman & Chiarello, 1998) en fonction, entre autres, de la caractéristique des stimuli et de la complexité de la tâche réalisée (Banich et al., 2000; Belger & Banich, 1992 pour des revues ; Patel & Hellige, 2007 ; Pollmann & Morrillo, 2003 ; Welcome & Ciarello, 2008).

Ainsi, au vu de ces résultats, le traitement du langage résulte de l'activité conjointe des aires anatomiques distantes. Ces dernières forment des réseaux fonctionnels qui interagissent avec différents systèmes. Ces réseaux fonctionnels peuvent être différemment distribués entre les hémisphères cérébraux qui échangent de l'information via les fibres commissurales. L'apport de chacun des hémisphères cérébraux dans un traitement spécifique est fonction de divers facteurs.

⁴ Prix Nobel de médecine en 1981.

⁵ Ces termes seront considérés comme équivalents dans la suite de ce travail.

Encart 1 Interaction inter-hémisphérique : corps calleux (CC)

Le CC est le principal moyen de communication inter-hémisphérique. Le CC est un faisceau de fibres blanches (> 200 millions d'axones, Banich, 1995) qui relient les deux hémisphères entre eux, permettant ainsi le transfert de l'information entre des régions corticales homologues et non homologues (fibres homotypiques et hétérotopiques, respectivement). La section du CC induit une déconnection, provoquant ainsi une absence d'interaction entre les hémisphères. Les patients ayant subi une section –partielle ou complète- de cette structure sont appelés : split-brain. Les sections partielles (qui intéressent, d'avant en arrière, diverses régions : le genou, le tronc, l'isthme et le splénium) ont permis de mettre en évidence une « spécificité fonctionnelle » des différentes régions (Gazzaniga et al., 1989)

A Antérieur. Transfert de l'information : motrices, somesthésiques, auditives et sémantiques (Bentin et al., 1984; Gazzaniga, 2000; Geffen et al., 1985; Springer & Gazzaniga, 1975).

B Postérieur. Transfert de l'information : des caractéristiques visuels des stimuli (Gazzaniga & Freedman, 1973) et visuo-verbales (orthographiques)

Le Panel A montre : Le cas d'un patient chez qui une section du corps calleux a été réalisée en deux temps (Sidtis et al., 1981). L'image montre une présentation en CVD des mots : à gauche : le transfert inter-hémisphérique avant section : lors de la stimulation de l'hémichamp visuel gauche, l'information directement projetée à l'HD (non spécialisé pour le matériel verbal) est transmise via le corps calleux vers l'HG; le mot est identifié. Au centre : suite à une première section dans la partie postérieure du CC (en rouge la partie du CC sectionnée), le patient est capable dans un 1^{er} temps de décrire les stimuli qui ont été projetés dans l'hémichamp gauche. Une partie de l'information projetée dans l'HD ayant été transmise à l'HG. à droite : suite à la section de la partie antérieure et donc une section complète du CC, aucune information ne peut être transférée. Le **Panel B** montre : à gauche : l'image anatomique du patient reporté par Funnell et al., (2000), lequel présente une section des parties antérieure et postérieure du CC. Bien que le patient soit incapable de faire un transfert des informations relatives aux couleurs, aux formes ou à la taille des stimuli, il est capable de transférer les mots présentés visuellement, soulignant ainsi la spécificité fonctionnelle de différentes fibres composant le corps calleux. à droite : le même patient est capable d'intégrer l'information projetée dans les deux hémis-champs visuels. Il a ainsi été capable de créer un concept unifié de deux informations visuelles transférées à chacun des hémisphères (Tirée de Gazzaniga 2000).

La **nature inhibitrice ou excitatrice de l'information** transféré par le CC est encore mal connue (pour une revue Bloom & Hynd, 2005; van der Knaap & van der Ham, 2011) et semble dépendre de la tâche demandée (Banich & Belger, 1990). Certains auteurs postulent un mécanisme **d'inhibition fonctionnelle** (Chiarello & Maxfield, 1996; Coney, 2002a; Cook, 1984; Kinsbourne, 1975). Ce type d'interaction inter-hémisphérique impliquerait que l'hémisphère spécialisé, pour réaliser une tâche donnée inhibera par l'intermédiaire des fibres du CC, l'hémisphère non spécialisé. Cette inhibition induirait un traitement intra-hémisphérique plus efficace. Ce type d'interaction permettrait une complémentarité hémisphérique lors de la réalisation d'une tâche cognitive déterminée (Hellige, 2002). Pour ces auteurs, l'inhibition inter-hémisphérique serait un mécanisme fondamental de la spécialisation (Hausmann et al., 2006). D'autres auteurs, envisagent plutôt un mécanisme **d'excitabilité fonctionnelle** (Galaburda, 1984; Lassonde, 1986). Ce type d'interaction inter-hémisphérique impliquerait que l'information soit partagée à travers les deux hémisphères, permettant ainsi l'activation de l'hémisphère non stimulé. Ce type d'interaction inter-hémisphérique permettrait l'activation transcalleuse de groupes de neurones distribués à travers les deux hémisphères (Pulvermüller, 1996 ; Pulvermüller & Mohr, 1996). Ceci induirait dans le plan fonctionnel des mécanismes de coopération hémisphérique qui augmenterait les performances lors d'une tâche donnée.

2. Organisation inter-hémisphérique : spécialisation hémisphérique

"The great pleasure and feeling in my right brain is more than my left brain can find the words to tell you."

Roger Sperry, 1981

Dans cette section, nous allons passer en revue les capacités langagières de chacun des hémisphères rendant compte des différences de traitement de l'information verbale. Par la suite, nous nous centrerons sur l'influence de certains facteurs sur le degré de latéralisation hémisphérique et les interactions qu'ils peuvent entretenir. Nous allons ainsi passer en revue, tout d'abord, les facteurs liés aux individus (variables inter-individuelles) et, par la suite, les facteurs liés aux processus linguistiques et aux variables psycholinguistiques (variables intra-individuelles) modulant la participation hémisphérique. Finalement, divers modèles d'interprétation de l'asymétrie hémisphérique seront également présentés pour conclure ce chapitre. Cette analyse sera étayée par les observations issues des approches comportementales et de neuroimagerie.

La notion de spécialisation hémisphérique fonctionnelle signifie que les deux hémisphères ne sont pas équivalents sur plan fonctionnel. Cette notion reflète la tendance d'un hémisphère cérébral à assurer préférentiellement une des fonctions cognitives spécifiques.

Dans un contexte neuropsychologique, on parle de spécialisation hémisphérique lorsqu'une lésion cérébrale ayant une localisation précise au sein d'un hémisphère entraîne un trouble d'une fonction cognitive donnée, alors que ce déficit ne serait pas présent si l'hémisphère opposé était atteint (Dronkers et al., 2004; Hertz Pannier et al., 2002). Cette définition reste néanmoins relative (Pulvermüller et al., 1996) puisqu'une fonction cognitive est soutenue essentiellement par un hémisphère mais pas exclusivement. Ainsi, en accord avec la propriété de « complémentarité hémisphérique »⁶ (voir Hellige, 2002 pour une revue), il est assumé que les deux hémisphères jouent un rôle dans les fonctions aussi complexes que le langage (voir pour revue Lindell, 2006).

En effet, les études actuelles montrent que l'implication respective de chaque hémisphère cérébral dans une tâche cognitive donnée est plus complexe qu'une implication en tout ou rien (implication de l'HD ou de HG, Hugdahl, 2000 ; Hellige, 2002 pour une revue). Au contraire, le degré d'implication de chaque hémisphère est fonction de plusieurs facteurs (voir section 2.2 et 2.3). Nous sommes ainsi en présence d'un continuum (Jung-Beeman, 2005) dynamique entre la participation de l'HD et celle de l'HG.

⁶ « Les fonctions pour lesquelles chaque hémisphère est spécialisé peuvent être décrites comme étant complémentaires au travers de nombreuses tâches et domaines de traitement de l'information » (Hellige, 2002)

2.1. Capacités langagières de l'hémisphère gauche et de l'hémisphère droit

Les hémisphères cérébraux présentent des modes de traitement de l'information (ou styles cognitifs, Harrington, 1987) qui leur sont propres. L'HG réalise un traitement analytique et local tandis que l'HD réalise un traitement plus holistique et global (Martin, 1979). Ces modes de traitement de l'information des hémisphères sont en étroite relation avec les capacités développées par chaque hémisphère lors de la perception et de la production du langage.

Le fait que l'HG contrôle le langage articulé chez 95% de la population (Loring et al., 1990; Rasmussen & Milner, 1975; Springer et al., 1999) induit que les compétences linguistiques de l'HD sont souvent sous-estimées, car partiellement éclipsées par celles de l'HG (Querné et al., 2000).

Différentes études convergent vers l'idée que l'HD n'est pas dépourvu de toute capacité langagière (Beeman et al., 1998; Gitelman et al., 2005; Joannette et al., 1990; Zaidel et al., 2002). Il est proposé qu'il possède des capacités prosodiques⁷, paralinguistiques⁸ et pragmatiques⁹ dans la production et la perception du langage. Cet hémisphère participe également aux activités de communication sociale : compréhension des métaphores, des proverbes (Coulson & Van Petten, 2007; Rapp et al., 2007; Schmidt et al., 2007), ou des sarcasmes (Voyer et al., 2008 ; mais aussi Uchiyama et al., 2006 ainsi que Giora et al., 2000). De plus, il serait impliqué dans l'interprétation des composantes pré-lexicales, lexicales et post-lexicales de la reconnaissance visuelle des mots (Lindell, 2006 pour une revue).

Au niveau de la production, Levy et Trevarthen (1977) ont proposé que les deux hémisphères génèrent la parole mais par des processus différents. L'HG générerait la parole par un assemblage de phonèmes (de manière analytique) tandis que l'HD générerait la parole comme un tout (de manière globale). L'HD serait ainsi responsable de l'expression orale automatique et involontaire (Jackson, 1874; Larsen et al., 1979)¹⁰. En particulier, l'HD participerait de manière très importante à la production de la prosodie (Gorelick & Ross, 1987; Ross, 1981). Plusieurs études menées chez des patients présentant des lésions de l'HD attestent d'une vocalisation aprosodique chez ces patients. En effet, leurs productions sont sans mélodie, sans emphase, très monotones (Ross, 1981 ; Gorelick & Ross, 1987) et caractérisées par une absence d'émotivité¹¹(Pell, 1999). Ainsi, bien que l'HG soit responsable de la programmation motrice de la parole, l'HD serait complémentaire et contrôlerait la prosodie et les aspects pragmatiques de l'expression de la parole.

⁷Mélodie de la parole, incluant les accentuations, la rythmique et l'émotivité de la phrase.

⁸Moyen de communication naturel employé seul ou pour compléter le langage (gestes, mimiques, etc.)

⁹Les éléments du langage dont la signification ne peut être comprise qu'en connaissant le contexte de leur emploi.

¹⁰L'hémisphère droit serait impliqué dans des tâches de production telles que le récit des jours de la semaine (Ryding et al., 1987) ou de comptines enfantines (Wray, 1992).

¹¹ Aucune marque d'émotion même si le ressenti émotionnel est présent.

Au niveau de la perception de la parole, Zaidel (1978) et Baynes, Tramo et Gazzaniga (1992) ont démontré, sur la base d'études de patients *split-brain*, que l'HD déconnecté traiterait de manière significative la réception du langage (Milner et al., 1968). L'HD serait spécialisé dans la compréhension de la prosodie comme l'ont suggéré un grand nombre d'études : celles concernant des déficits consécutifs aux lésions droites (Brådvik et al., 1991; Weintraub et al., 1981), celles utilisant la méthode d'écoute dichotique (Shipley-Brown et al., 1988 ;voir Kimura, 1967) et celles menées plus récemment en neuroimagerie (Hesling et al., 2005a; Hesling et al., 2005b, 2005c; Meyer et al., 2003; Zatorre et al., 1992). De plus, des lésions de l'HD entraînent une incapacité à juger la tonalité de la parole des locuteurs (Heilman et al., 1984; Pell, 2006). Ces études se sont essentiellement focalisées sur le traitement de la tonalité de la parole (ou « pitch ») indépendamment des aspects linguistiques de la prosodie¹² (en utilisant par exemple la parole filtrée). Cependant, de nombreux travaux suggèrent que lorsque les aspects linguistiques sont pris en compte le traitement de la prosodie n'est pas limité à l'un ou l'autre des hémisphères (Astesano et al., 2004; Baum & Dwivedi, 2003; Tong et al., 2005).

Au niveau de la reconnaissance des mots écrits, plusieurs études suggèrent que les hémisphères cérébraux possèdent des stratégies d'encodage de mots différentes. La stratégie d'encodage de l'HG serait parallèle (mot entier) tandis que celle de l'HD serait sérielle (lettre par lettre, voir cependant Jordan et al., 2000). En effet, il a été observé qu'un changement dans la présentation (physique) des stimuli visuo-verbaux induirait une diminution de l'asymétrie habituellement observée en faveur de l'HG (par exemple : case aLtErNéE, Fiset & Arguin, 1999; Lavidor & Ellis, 2001 ; orientation -verticale vs horizontale-, Jordan & Patching, 2003; Lindell et al., 2003). Ainsi, la présentation de stimuli dans un format non-familier pousserait l'HG à utiliser une stratégie plus séquentielle, proche de celle de l'HD, diminuant ainsi ses performances. Ceci expliquerait les performances équivalentes observées entre les deux hémisphères lors de présentations non typiques des mots (Ellis, 2004), voire la supériorité de l'HD (Deason & Marsolek, 2005). Les études chez les patients *split-brain* ont suggéré que l'HG serait plus performant pour apparier des mots qui se ressemblent phonologiquement, tandis que l'HD serait plus performant pour apparier des mots qui se ressemblent orthographiquement (Baynes et al., 1995). Ces résultats ont été observés récemment chez les sujets sains, utilisant des paradigmes d'amorçage. En effet, l'HG bénéficie des amorces reliées phonologiquement à la cible (bal-bar ou rue-nue), contrairement à l'HD qui bénéficie des amorces reliées orthographiquement à la cible (manteaux-martiaux, recouvrement orthographique important ; (Crossman & Polich, 1988; Halderman & Chiarello, 2005; Lavidor & Ellis, 2003). De plus, il semblerait que le décodage orthographique réalisé par l'HD ait lieu à une étape très précoce de la reconnaissance des mots (Proverbio et al., 2004; Spironelli & Angrilli, 2006)¹³.

En résumé, ce bref aperçu des capacités langagières des hémisphères cérébraux nous montre que bien que l'HG soit prédominant pour le langage articulé chez la plupart des individus, l'hémisphère droit joue un rôle important et souvent complémentaire de celui de l'HG. Ainsi, l'étude des capacités linguistiques de chacun des hémisphères permettrait de mieux comprendre la participation dynamique de l'un et de l'autre (Beeman & Chiarello, 1998 ; Jung-Beeman, 2005 ; Golman & Golby ; 2005 ; voir également, Van Lancker Sidtis, 2006). Nous envisageons alors l'influence d'un certain nombre de facteurs dans la latéralisation hémisphérique, suggérant qu'un certain nombre d'entre eux feraient intervenir l'hémisphère non spécialisé de manière plus ou moins importante. La compréhension de l'effet de ces facteurs pourrait alors permettre de faire un modèle prédictif et unifié de la participation hémisphérique lors d'une tâche langagière donnée.

¹² Les variations de l'intonation ou de l'accent, des pauses, permettant de clarifier le sens d'une phrase, par exemple (voir pour plus de détails la section 3.3.).

¹³ Ce traitement rapide réalisé dans l'hémisphère droit vient contredire certaines études antérieures qui suggéraient que l'hémisphère droit soit un processeur linguistique très lent (Chiarello et al., 2003).

2.2. Variables influençant le degré de spécialisation hémisphérique

Plusieurs variables peuvent influencer la manière dont les réseaux fonctionnels sont sollicités à travers les hémisphères, ce qui induit une modulation du degré de la spécialisation hémisphérique. Nous allons par la suite distinguer deux types de variable. D'une part, les variables liées aux **caractéristiques des individus que nous appellerons variables inter-individuelles**. D'autre part, les **variables liées plus spécifiquement aux caractéristiques linguistiques et aux paradigmes expérimentaux que nous appellerons variables intra-individuelles**.

2.2.1. Variables inter-individuelles

Il existe une grande variabilité entre les individus concernant l'organisation inter-hémisphérique du langage. La plupart des individus possède l'HG spécialisé pour le langage mais certains individus possèdent une **spécialisation atypique** (i.e., des individus qui présentent, soit l'HD spécialisé, soit une absence de spécialisation appelée également « ambilarité » ; Hécaen et al., 1981).

Dans ce contexte, il reste difficile de prédire, chez un individu donné, l'hémisphère spécialisé pour le langage. Des recherches ont donc émergé autour des différents indices (voir par exemple Jansen et al., 2007) et des variables qui peuvent permettre de le prédire. En parallèle des études sur l'asymétrie fonctionnelle du langage, plusieurs recherches ont commencé, par exemple, à mettre en évidence des asymétries anatomiques (voir Encart 2) en faveur de l'HG (Josse et al., 2004). Certains auteurs ont alors émis l'hypothèse que l'asymétrie anatomique pourrait refléter l'asymétrie fonctionnelle. Néanmoins, l'asymétrie anatomique ne permet pas de prédire l'hémisphère spécialisé pour le langage. Par conséquent, la recherche autour des différents facteurs permettant de prédire l'organisation inter-hémisphérique du langage est toujours d'actualité. Plusieurs facteurs liés aux individus ont été identifiés comme ayant une influence sur cette organisation. Cependant la valeur prédictive de chacun des facteurs reste à confirmer.

Encart 2 : Lien entre asymétrie anatomique (AA) et asymétrie fonctionnelle (AF) cérébrale

Geschwind et Levitsky (1968), suite à une analyse *post-mortem*, observent que 65% des cerveaux analysés possèdent une AA au niveau du planum temporal-PT- (Figure 1A) en faveur de l'HG. Ils suggèrent alors que cette AA serait un marqueur de l'AF pour le langage. Par la suite, Galaburda et al. (1987) analysent à nouveau ces cerveaux en calculant un coefficient d'asymétrie du PT. Ils observent que les cerveaux qui présentent une asymétrie sont ceux qui ont un PT droit plus petit (la taille du PT gauche ne variait pas). Les auteurs proposent un modèle de développement de l'AF basé sur une involution au niveau des aires du langage et notamment du PT d'un des hémisphères (typiquement le droit). Cette involution serait causée par la sécrétion de testostérone durant la vie fœtale (« modèle GBG »). L'AF se développerait ainsi sur une AA préexistante et l'AA du PT constituerait le marqueur de la spécialisation fonctionnelle (Geschwind & Levitsky, 1968 ; Galaburda et al., 1987). Plus récemment, il a été suggéré que l'AA au niveau du PT apparaîtrait très tôt dans la vie (Wada et al., 1975). Dehaene-Lambertz et al. (2002) proposent que l'AA supporte une AF précoce des capacités hémisphériques (des nourrissons de 0-3 mois, Figure 1B).

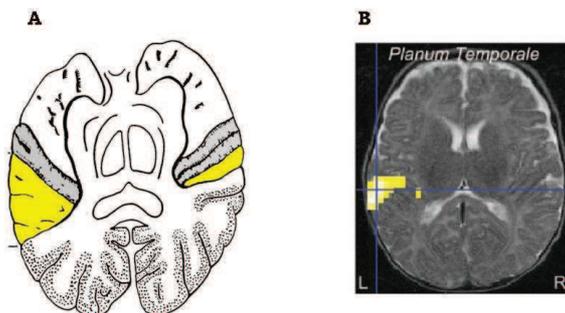


Figure 1: A) asymétrie anatomique en faveur de l'hémisphère gauche dans le PT (en jaune). B) asymétrie fonctionnelle en faveur de l'hémisphère gauche du PT. D'après Dehaene-Lambertz, et al. (2002).

Josse et al. (2003) ont étudié le lien entre l'AA et l'AF pour la compréhension de la parole. Ils montrent que l'AF des régions périsylviennes gauches est expliquée en grand partie par la surface du PT gauche. Les individus qui présentent une AF gauche plus marquée ont un PT gauche plus important.

La surface du PT gauche serait un marqueur de la spécialisation fonctionnelle gauche pour la compréhension du langage (Josse et al., 2006; Tzourio et al., 1998); et non pas l'asymétrie entre les PT droit et gauche (Galaburda et al., 1987). Les résultats de Josse et al. (2004, 2003) vont ainsi à l'encontre du modèle GBG.

Cette équipe propose que l'AA du PT reflète une différence fonctionnelle entre les PT. Il existerait des différences i) quantitatives et ii) qualitatives entre les PT droit et gauche. i) Le PT est composé du cortex auditif (Galaburda, 1980) qui est plus développé dans le PT gauche que dans le droit et présenterait plus de connections avec les aires du langage (Anderson et al., 1999; Penhune et al., 1996; Zatorre et al., 2002). ii) Les deux PT, droit et gauche, sont spécialisés pour différents types de traitements (Binder et al., 1996a; Tremblay et al., 2011): le PT gauche est spécialisé pour le traitement temporel rapide qui est en relation étroite avec le traitement du son de parole (Jäncke et al., 2002; Shannon et al., 1995). Ainsi, l'AF pour le langage serait la résultante d'une différence d'origine perceptive, qui se refléterait par une AA au niveau des PT.

Par ailleurs, d'autres études se sont centrées sur l'AA de différentes structures impliquées dans le réseau du langage, mais également dans leur connectivité. Il s'agit par exemple des asymétries au niveau de l'aire de Broca (Foundas et al., 1998, 1996, 1995 ; voir également Keller et al., 2009) de la partie postérieure du cortex frontal inférieur (Dorsaint-Pierre et al., 2006), du sillon temporal supérieur (Ochiai et al., 2004), du faisceau arqué (Büchel et al., 2004) et des faisceaux qui relient les aires du langage entre elles (Parker et al., 2005).

En conclusion : Les résultats sur la relation entre l'AA et l'AF sont ambigus. Des questions restent ouvertes : l'AA du PT reflète-t-elle une spécialisation précoce pour la perception de la parole ou une plus grande susceptibilité des régions temporales aux stimuli auditifs ?

La présence d'une AA refléterait de manière indirecte l'AF. Cependant, elle ne permettrait pas de la prédire (Josse et al., 2004) du moins actuellement.

a. Age

Certaines études ont abordé la spécialisation hémisphérique fonctionnelle lors de l'acquisition du langage chez l'enfant. Les résultats chez les enfants neurologiquement sains ont montré une participation plus importante de l'HD lors de tâches linguistiques très variées, allant dans le sens d'une augmentation de la spécialisation hémisphérique gauche avec l'âge (Holland et al., 2001; Plante et al., 2006) et ce, pour la production et la perception (Ressel et al., 2008). Par exemple, Ressel et al. (2008) en utilisant une méthode de neuroimagerie (MEG) ont étudié l'implication hémisphérique chez des enfants de 7 à 16 ans pour une tâche de production et de perception. Ils ont observé une augmentation de la latéralisation gauche avec l'âge, qui est plus importante dans les régions frontales (autour de l'aire de Broca) pour la tâche de production (génération de verbes) et plus importante dans les régions temporales supérieures (autour de l'aire de Wernicke) pour la tâche de perception (identification de voyelles).

D'autres études proposent que la diminution de la participation de l'HD (augmentation de la spécialisation gauche) soit différente en fonction des processus linguistiques. Elle serait ainsi plus importante lors de la production que lors de la perception (Staudt et al., 2001). D'autres encore proposent que l'augmentation de la spécialisation hémisphérique serait induite par les habiletés linguistiques croissantes des enfants (Holland et al., 2001 ; Plante et al., 2006).

Waldie et Mosley (2000), quant à eux, ont étudié l'implication des hémisphères dans la lecture avec une approche comportementale (présentation en CVD, voir Annexe I, Encart 7). Les participants étaient divisés en deux groupes, les jeunes (âge moyen de 8 ans) et les âgés (âge moyen de 12 ans). Ils observent que, lors d'une tâche de décision lexicale¹⁴, les enfants les plus jeunes sont plus performants pour détecter des mots (des noms concrets) dans l'hémichamp droit (directement projeté dans l'HG). Les auteurs interprètent leurs résultats en termes de différences de stratégie d'accès au lexique employé par chaque hémisphère en fonction de l'âge de lecture des enfants. Ils proposent que la lecture passe d'une reconnaissance plus globale du mot (idéographique, possible par l'HD) vers un mode plus phonologique (conversion grapho-phonémique, soutenue préférentiellement par l'HG). Ainsi, la diminution de l'implication de l'HD avec l'âge signalerait le changement de la stratégie employée dans la lecture ; la spécialisation hémisphérique gauche serait fonction de l'expérience (en l'occurrence la transformation-grapho-phonémique)¹⁵.

Parallèlement, d'autres études ne montrent pas de différence dans l'implication hémisphérique en fonction de l'âge (Wood et al., 2004) et ce, pour différents processus linguistiques (production de la parole et détection orthographique). Les auteurs suggèrent que la similarité de fréquence de la spécialisation hémisphérique gauche observée chez les enfants (85%) et les adultes (95%) reflète une organisation inter-hémisphérique du langage précoce dans le développement.

¹⁴ *La chaîne de caractères présentée est-elle un mot de la langue ? -vs. un pseudo-mot.*

¹⁵ Ceci fait référence à la conversion des lettres en phonèmes (voir section 2.3.1.a.).

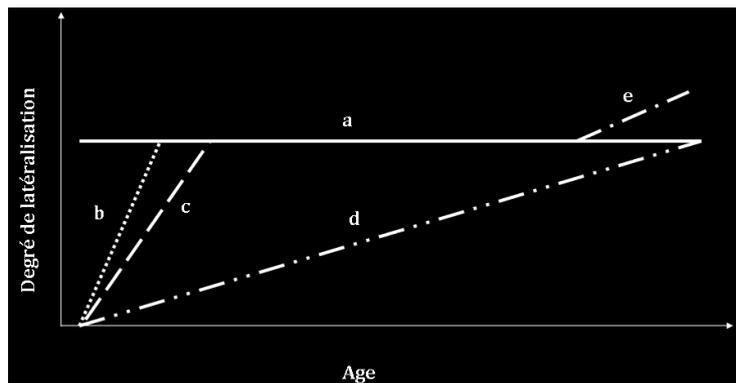


Figure 3: Modèles du développement de la latéralisation hémisphérique en fonction des années de la vie d'une personne. Tirée de Hiscock & Kinsbourne (2008, *Handbook of the neuroscience of language*)

La courbe « a » représente un modèle dans lequel la spécialisation hémisphérique gauche n'est pas modulée par l'âge, et dont l'asymétrie hémisphérique serait établie avant la naissance. La courbe « b » représente un modèle de « latéralisation à 5 ans », la courbe « c » un modèle de « latéralisation à l'adolescence ». Ces deux dernières proposent que la latéralisation hémisphérique se mette en place de manière progressive jusqu'au stade de latéralisation adulte. La courbe « d » représente une latéralisation progressive pendant toute la vie de l'individu. La courbe « e » présente un modèle de « dégénération de la spécialisation hémisphérique », dans lequel les fonctions d'un des hémisphères (souvent le droit) sont détériorées plus rapidement que celles de l'autre hémisphère, induisant ainsi une augmentation du degré de spécialisation.

De manière générale, deux positions extrêmes ont émergé dans la littérature concernant les capacités des hémisphères cérébraux et leur implication dans le langage en fonction de l'âge (Bates & Roe, 2001 ; ainsi que Bates, 2005 , pour une revue). D'une part, des études qui vont dans le sens d'une spécialisation hémisphérique « prédéterminée » (une médiation préférentielle de l'HG pour le langage, depuis le début du développement : Curtiss, 1988; Stromswold, 1995) et d'autre part, d'une « équipotentialité » des hémisphères (le langage peut être soutenu par les deux hémisphères : Lenneberg, 1967; Satz et al., 1990).

Les capacités des hémisphères cérébraux et leur implication dans le langage en fonction de l'âge : spécialisation hémisphérique « prédéterminée » et « l'équipotentialité » des hémisphères

Les premiers considèrent que l'acquisition du langage se fait sur la base d'un support anatomique et fonctionnel établi depuis la naissance (Stromswold, 2000). Ils s'appuient ainsi sur les différentes asymétries anatomiques observées depuis la naissance au niveau de régions assurant le langage (voir Encart 2). Mais ils s'appuient également sur les résultats montrant l'existence des déficits du langage suite à une lésion de l'HG dès l'âge de 1 an.

Les seconds proposent que les deux hémisphères participent à l'acquisition du langage et que les asymétries anatomiques précoces induisent un biais pour le développement futur de la spécialisation. Ainsi, pour ces derniers, la représentation du langage dans les hémisphères serait graduelle et l'asymétrie anatomique expliquerait pourquoi l'HG soutient le plus souvent le langage. L'hypothèse de « l'équipotentialité » des hémisphères est, quant à elle, corroborée par les résultats observés chez les enfants ayant subi une hémisphérotomie gauche (ablation d'un hémisphère cérébral). Lorsque l'ablation de l'HG est réalisée tôt dans la vie de l'enfant (avant 5 ans), l'hémisphère restant peut gérer la parole (Hertz Pannier et al., 2002; Milner, 1974). Dans cet ordre d'idée, des études sur des lésions hémisphériques gauches plus focales ont montré que les enfants plus âgés (entre 6 et 16 ans) présentent également une participation plus importante de l'HD (Bates et al., 2001).

En résumé : la grande plasticité, constatée chez les enfants, peut ainsi suggérer que le langage s'organise à l'intérieur d'un réseau bilatéral préexistant qui pourrait en cas de lésion être réorganisé. Ceci va donc dans le sens d'une potentialité équivalente des hémisphères à soutenir le langage et soutient l'hypothèse selon laquelle la spécialisation hémisphérique se mettrait en place au cours du développement sous l'influence de facteurs de maturation neuronaux et environnementaux (tels que l'expérience linguistique). Ceci permet de souligner que l'hémisphère droit « immature » possède des capacités significatives pour le traitement du langage.

b. Prévalence manuelle

Paul Broca avait déjà postulé un lien entre la prévalence manuelle et l'hémisphère dominant pour le langage. Il avait proposé que chez les individus droitiers, l'hémisphère spécialisé pour le langage serait l'HG, le pattern inverse étant inféré pour les gauchers. Cependant, cette règle a été largement remise en cause. Des études cliniques, neuropsychologiques, comportementales et de neuroimagerie ont mis en évidence un lien beaucoup plus complexe entre prévalence manuelle et spécialisation hémisphérique du langage (Hecaen & Sauguet, 1971; Pujol et al., 1999; Rasmussen et al., 1975; Satz, 1979; Springer et al., 1999; Tzourio-Mazoyer et al., 2009; Woods et al., 1988).

Une des premières études se focalisant sur le lien entre latéralité manuelle et fonctionnelle¹⁶ montre que l'HG est spécialisé pour le langage chez 96% des droitiers et 70% des gauchers (Rasmussen & Milner, 1977). Par la suite, Satz (1979) propose un modèle dans lequel les individus droitiers ont une forte probabilité de présenter une spécialisation hémisphérique gauche (0.94) tandis que les gauchers sont divisés en trois populations différentes : ceux qui ont une probabilité de présenter une spécialisation gauche (0.15), une spécialisation droite (0.15) et ceux qui ont une probabilité de ne pas avoir de spécialisation (soit une ambilatéralité, 0.30). Des résultats très proches ont également été observés avec des méthodes comportementales (Bradshaw & Taylor, 1979; Eviatar et al., 1997; Piazza, 1980) allant dans le sens d'une asymétrie hémisphérique moins importante chez les gauchers.

Théorie génétique : Une théorie génétique a été proposée par Annett (1972) pour expliquer le lien entre spécialisation hémisphérique pour le langage et la préférence manuelle (Annett, 1996, 2000 pour une revue sur cette théorie, « the right shift theory » - « théorie du déplacement à droite » ; voir aussi Crow, 2010). Cette dernière postule qu'un gène dominant contrôlerait les deux phénomènes (latéralité pour le langage et latéralité manuelle). Dans ce sens, les études réalisées par Hecaen et al. (1981, 1971) ont mis en évidence que la représentation atypique chez les gauchers est plus importante lorsque ce sont des gauchers « familiaux » (ceux qui appartiennent à des familles où il y a dans la parenté proche d'autres gauchers, voir Szaflarski et al., 2002 pour des résultats semblables en IRMf). Plus récemment, les résultats apportés par Tzourio-Mazoyer et al. (2010) indiquent que la latéralisation pour le langage et la prévalence manuelle seraient sous le contrôle de différents facteurs et non uniquement génétiques.

¹⁶ Cette étude a été réalisée avec la méthode de Wada chez des patients avec une épilepsie (voir Annexe I, Encart 8, pour des renseignements spécifiques sur cette méthode).

Plus récemment, les données de neuroimagerie ont mis en évidence une relation presque linéaire entre le degré de prévalence manuelle et la spécialisation hémisphérique (Isaacs et al., 2006; Knecht et al., 2000; Pujol et al., 1999; Szaflarski et al., 2002). Les auteurs observent que plus les individus sont gauchers, plus ils ont des chances de présenter une spécialisation hémisphérique atypique (une absence de spécialisation ou une spécialisation droite)¹⁷.

En résumé, il n'existe pas à l'heure actuelle de consensus quant à l'origine du lien entre spécialisation hémisphérique du langage et **prévalence manuelle**. Ce lien reste incompris et fait l'objet de nombreuses spéculations. Néanmoins, certaines données plaident en faveur d'une plus forte probabilité de présenter une spécialisation hémisphérique atypique pour le langage chez les individus « non droitiers » (gauchers et ambidextres) que droitiers. En outre, il semblerait qu'en plus de la prévalence manuelle (droite ou gauche), le degré de cette préférence module la spécialisation hémisphérique. Bien que les résultats de la littérature ne soient pas tous cohérents, la prévalence manuelle reste l'indice le plus corrélé à la spécialisation du langage et comme l'ont souligné Knecht et al. (2000), ce lien « n'est pas un artefact mais un phénomène naturel ».

c. Sexe

Le sexe est une source de variabilité de la spécialisation hémisphérique pour le langage qui fait débat dans la littérature (Clements et al., 2006; Ihnen et al., 2009; Kansaku & Kitazawa, 2001; Majeres, 2007; Plante et al., 2006; Sommer et al., 2008; Wallentin, 2009).

L'hypothèse d'une différence de latéralisation hémisphérique entre les sexes provient des études cliniques. Ces études ont montré que l'incidence d'aphasie, suite à une lésion dans l'HG, était plus importante chez les hommes que chez les femmes (Inglis & Lawson, 1982; McGlone, 1977). Une méta-analyse réalisée par Hiscock et al. (1994, 1995) a permis de mettre en évidence un effet du sexe, dans le sens d'une latéralisation moindre chez les femmes que chez les hommes. Cependant, les auteurs proposent que cet effet soit faible et ne rend compte que d'une petite part de la variance en termes de latéralisation (1 à 2%). Kimura (1983) souligne l'importance de moduler l'hypothèse générale selon laquelle les hommes seraient plus latéralisés que les femmes. Il suggère non pas une asymétrie globale différente mais une différence d'organisation intra-hémisphérique. Les réseaux anatomo-fonctionnels seraient plus distribués chez les femmes que chez les hommes.

Par la suite, Shaywitz et al. (1995), dans une étude princeps en IRMf, ont montré une différence de latéralisation entre les hommes et les femmes uniquement pendant une tâche à prédominance phonologique (Clements et al., 2006; Pugh et al., 1996). Les femmes engageraient un réseau plus diffus avec une participation des gyri frontaux

¹⁷ Cependant, ces corrélations sont induites par les individus extrêmes ; par exemple, dans l'étude de Knecht et al. (2000), uniquement 27% des gauchers présentent une spécialisation hémisphérique gauche.

inférieurs droit et gauche (au niveau de l'aire de Broca). Dans d'autres études, les auteurs ne trouvent pas de différence de latéralisation entre les hommes et les femmes pour une tâche sémantique (Frost et al., 1999; Weiss et al., 2003a ; voir aussi Baxter et al., 2003). Plus récemment, Plante et al. (2006), dans une étude en IRMf utilisant plusieurs tâches de langage, ont montré que l'effet du sexe était faible mais que ce facteur interagissait avec l'âge des individus et la tâche de langage évaluée.

Il est ainsi suggéré, par certains auteurs, que la différence de latéralisation serait en étroite relation avec la tâche de langage réalisée (Ihnen et al., 2009), Kansaku & Kitazawa, 2001). De plus, il semblerait que les différences entre les sexes soit plus importantes lorsque les tâches impliquent la modalité visuelle (Majeres, 2007) .

Hypothèses explicatives de différence de latéralisation hémisphérique entre les sexes :

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer ces différences de latéralisation entre les sexes. Une d'entre elles propose que la différence observée puisse être issue d'une différence de vitesse de transfert de l'information entre les hémisphères (Moes et al., 2007). Les auteurs observent, avec la méthode de potentiel évoquée (PE)¹⁸, un temps de transfert inter-hémisphérique plus rapide et plus symétrique (droite-gauche)¹⁹ chez les femmes que chez les hommes. Par ailleurs, il semblerait que l'interaction inter-hémisphérique soit modulée chez les femmes en fonction du cycle menstruel (plus il y a de progestérone, moins il y a d'inhibition inter-hémisphérique ; ainsi, pendant les règles - diminution du taux de progestérone - l'interaction inter-hémisphérique serait réduite (par exemple Bayer & Erdmann, 2008a). Ainsi, les études comportementales en CVD (Hausmann & Gültürkün, 2000 ; Bayer & Erdmann, 2008a) ou en écoute dichotique (Cowell et al., 2011) montrent des latéralisations gauches plus marquées pendant la phase menstruelle (période avec une forte inhibition inter-hémisphérique). Ces études suggèrent, de manière générale, une variabilité plus importante chez les femmes concernant la latéralisation hémisphérique (Hausmann et al., 2002) et donc un facteur de variabilité lors des études de groupe.

Les résultats concernant **les différences entre les sexes** sont controversés. La plupart des études montrent une asymétrie hémisphérique moins importante chez les femmes que chez les hommes²⁰. Cette asymétrie moins prononcée chez les femmes a été expliquée par différentes variables mais suggère une variabilité intra-groupe plus importante que chez les hommes. Finalement, il semblerait que ce facteur interagisse avec d'autres variables telles que la préférence manuelle (Eviatar et al., 1997; Jones & Martin, 2010a; Sommer et al., 2008), l'âge (Burman et al., 2008; Plante et al., 2006), la tâche linguistique utilisée en termes de modalité sensorielle sollicitée et de consigne (Chen et al., 2007; Majeres, 2007), et plus précisément du processus engagé pour réaliser la tâche (Kansaku & Kitazawa, 2001 ; Ihnen et al., 2009 ; voir cependant, Sommer et al., 2008).

¹⁸ Voir Annexe I, Encart 11, pour les principes généraux de cette méthode.

¹⁹ Voir également, Nowicka, Grobwska & Fersten, 1996 et Rugg et Beaumont, 1978, pour une discussion sur les liens entre transfert hémisphérique et spécialisation hémisphérique

²⁰ Cependant, comme l'ont souligné Springer et Deutsch (2000) dans leur ouvrage de vulgarisation sur la latéralisation hémisphérique, il existe un biais introduit par la façon de transmettre les résultats : « *Les auteurs sont plus enclins à rapporter des différences entre les groupes (et les éditeurs de revues sont plus prompts à accepter de telles études) qu'ils ne le sont à publier des résultats négatifs ou ne montrant pas de différence* ».

En résumé : il existe une **variabilité inter-individuelle** concernant la spécialisation hémisphérique pour le langage (Seghier et al., 2004; Seghier et al., 2008; Tzourio-Mazoyer et al., 2004) et celle-ci semble être multifactorielle (Reggia & Schulz, 2002). C'est pour cette raison que de nombreux tests et procédures ont été mis en place afin d'évaluer la spécialisation hémisphérique du langage au niveau individuel. La prédiction semble être plus aisée pour les hommes droitiers puisque les non-droitiers (*i.e.* gauchers et ambidextres) ainsi que les femmes semblent présenter une variabilité plus importante. L'âge semble être aussi un facteur influençant la participation hémisphérique. La spécialisation hémisphérique se mettrait en place grâce à la maturation neuronale et sous l'influence de l'expérience linguistique. Mais celle-ci se ferait sur la base d'un réseau bilatéral. De plus, plusieurs études montrent que ces variables inter-individuelles interagissent entre elles ainsi qu'avec les variables liées aux fonctions linguistiques évaluées (voir par exemple Tremblay et al. 2007a).

2.3. Variables intra-individuelles

2.3.1. Opération langagière

Le langage n'est pas une fonction monolithique, il est la résultante d'un ensemble de plusieurs opérations ou fonctions langagières. Ces dernières sont, par exemple, la phonologie (le son des mots ; lorsque l'on fait référence aux mots écrits, on parle de conversion grapho-phonémique), la sémantique (le sens des mots et des phrases, voir Pulvermüller, 2011 pour une revue), la syntaxe (les règles de combinaison des mots) et la prosodie (l'intonation, le rythme du discours oral).

Nous allons ainsi nous concentrer sur les trois fonctions langagières qui vont nous intéresser dans ce travail : la phonologie, la sémantique et la prosodie. Nous allons faire une analyse des différentes hypothèses et résultats apportés par la littérature quant à l'implication hémisphérique pour chacune de ces fonctions.

a. Phonologie

Plusieurs arguments suggèrent que cet aspect du langage serait exclusivement traité par l'HG. D'après certains auteurs, ceci serait en lien avec les capacités de production de la parole très limitées de l'HD (Van Lancker, 1997)²¹. En termes de mécanismes cognitifs, pour pouvoir accéder à l'analyse phonologique à partir d'un mot écrit, il est nécessaire de réaliser une transformation des codes visuels (écrits) dans leurs représentations phonologiques correspondantes (Alario et al., 2003; Fiez et al., 1999; Herbster et al., 1997; Simon et al., 2006; Walter et al., 2001). Cette transformation des graphèmes en phonèmes est appelée transformation grapho-phonémique (TGP) et elle dépend de plusieurs facteurs (par exemple la régularité de la relation entre les graphèmes et les phonèmes, la familiarité des items, la longueur des syllabes, entre autres, voir par exemple Juphard et al., 2011; Proverbio et al., 2004).

²¹En effet, la production de la parole nécessite non seulement de réaliser un décodage des phonèmes de la langue, mais également de réaliser le passage d'une forme écrite à une forme parlée. Ces différentes étapes du traitement phonologique, dans les versants perceptif et productif ont été identifiés comme l'apanage de l'hémisphère gauche (Chiarello & Chruch, 1996 ; Rapcsak et al., 1991; Zaidel & Peters, 1981).

Au niveau hémisphérique, le traitement phonologique dans l'HG se produirait précocement lors de la reconnaissance des mots (Halderman et al., 2005; Proverbio et al., 2004), voire même de manière automatique (Frost, 1998 ; Lindell & Lum, 2008). Une lésion de l'HG induirait donc un déficit des processus phonologiques, avec une incapacité à réaliser des tâches telles que la catégorisation de phonèmes (Larsen et al., 2004), l'appariement de mots qui riment (Chiarello & Church, 1986), la répétition ou la lecture de pseudo-mots (Rapcsak et al., 1991 ; Fedio et al., 1997).

Zaidel et Peters (1981) observent chez deux patients *split-brain* que l'HD isolé n'est pas capable de déterminer si un mot écrit (« gâteau ») et l'image représentant un second mot (« bateau ») riment. Cependant, ils seraient capables d'apparier un mot écrit avec l'image de ce même mot. Cela suggère, d'après les auteurs, que l'HD passe directement du mot écrit à sa signification sans passer par le décodage phonologique habituel (Baynes et al., 1995; Levy et al., 1977; Zaidel, 1978). Au vu de leurs résultats, Zaidel et Peters (1981) proposent que l'HD réalise une lecture idéographique : il reconnaîtrait le mot comme une image (une icône) et passerait ainsi directement de l'orthographe au sens du mot (Bub & Lewine, 1988); voir pour un autre point de vue (Halderman et al., 2005).

Cette hypothèse a été testée dans la langue japonaise²² (Hatta, 1977; Sasanuma et al., 1977). Ces études mettent en évidence de meilleures performances de l'HD lors de la lecture en Kanji (idéographique et plus holistique) mais de meilleures performances de l'HG lors de la lecture en Kana (phonologique et donc plus séquentielle). Ces études ont été plus récemment reproduites dans une étude en IRMf (Nakamura et al., 2005). Les auteurs observent que la présentation de graphèmes induit une implication plus importante des régions cérébrales gauches tandis que la présentation d'idéogrammes et d'objets induit une implication plus bilatérale.

La possibilité d'extraire les codes **phonologiques** d'un mot écrit se réalise par une conversion des graphèmes en phonèmes (**transformation grapho-phonémique -TGP**). La plupart des études suggèrent que l'hémisphère gauche soit le seul capable de réaliser ce traitement. Ceci serait en lien avec sa capacité à produire la parole et à réaliser un traitement séquentiel (nécessaire à la TGP). De plus, l'hémisphère gauche pourrait extraire les codes phonologiques de manière très rapide, voire de manière automatique. Au contraire, l'hémisphère droit pourrait détecter un mot écrit par un traitement global, sans passer par un décodage phonologique. L'hémisphère droit serait incapable d'appliquer les correspondances entre les graphèmes et les phonèmes (et donc incapable de lire des mots peu familiers ou irréguliers).

b. Sémantique

Concernant la sémantique (le sens des mots, voir Pulvermüller, 2011), plusieurs études suggèrent une implication des deux hémisphères (voir Hickok, 2009; Jung-Beeman, 2005) pour une revue). Néanmoins, il semblerait que la participation de chacun des hémisphères soit influencée par une différence au niveau du décours temporel du

²² La langue japonaise possède deux types d'écriture : l'une avec un code d'idéogrammes (Kanji), l'autre pouvant se lire de manière séquentielle en utilisant des graphèmes (Kana)

traitement de l'information. Par exemple, Koivisto(1997; Koivisto & Laine, 1999; Koivisto & Revonsuo, 2010) utilise une méthode d'amorçage en manipulant non seulement le lien sémantique entre l'amorce et la cible mais également les intervalles de présentation entre les items (SOA) de manière à déterminer des composantes « précoces » ou « tardives ». Il propose que l'information sémantique soit précocement disponible dans l'HG (SOA de 165 ms) et que l'effet d'amorçage diminue au fur et à mesure que le SOA augmente. Par contre, dans l'HD, l'information serait disponible plus tardivement et l'effet d'amorçage augmenterait avec l'augmentation du SOA. Les auteurs proposent donc que l'HG soit capable d'activer un grand nombre d'informations avec des liens sémantiques variés mais que cette activation diminuerait avec le temps²³. Au contraire, dans l'HD, l'activation sémantique serait plus lente et persisterait plus longtemps (Hutchinson et al., 2003; Khateb et al., 2001).

En outre, des différences de latéralisation ont été observées en fonction de la catégorie sémantique évaluée (Cousin et al., 2006) ou du lien sémantique proposé (Beeman, 1998). Plusieurs études révèlent des déficits spécifiques à une catégorie sémantique (Caramazza & Shelton, 1998; Warrington & McCarthy, 1983; Warrington & Shallice, 1984 ; voir pour des revues Caramazza & Mahon, 2003; Humphreys & Forde, 2001; Martin, 2007 ; par exemple, la dissociation observée entre les catégories sémantiques « vivant » et « non vivant » Warrington et al., 1983). Plusieurs modèles ont été proposés dans la littérature pour rendre compte de ces déficits sélectifs et de leurs substrats anatomiques²⁴. Les patterns lésionnels et les déficits associés suggèrent une implication différente des hémisphères en fonction du type de catégorie (Gainotti, 2000 pour une revue). Les déficits spécifiques à la catégorie « vivant » sont associés à des lésions bilatérales (au niveau du lobe temporal ; Gonnerman et al., 1997; Moss et al., 2005) tandis que les déficits spécifiques à la catégorie « non vivant » sont souvent associés à des lésions de l'HG (Hillis & Caramazza, 1991; Sacchett & Humphreys, 1992; Warrington & McCarthy, 1987). Les résultats des études chez les sujets sains sont moins clairs (Devlin et al., 2003b; Pilgrim et al., 2003). Par exemple, Pilgrim et al. (2003) comparent, en CVD et en IRMf, les activations relatives à la présentation des exemplaires de la catégorie « vivant » vs. « non vivant » et n'observent pas de différence inter-ou intra-hémisphérique, tandis que Mummery et al. (1998) ainsi que Devlin et al. (2002) observent des activations plus bilatéralisées pour les vivants que pour les non vivants.

De manière générale il semblerait qu'il y ait une implication plus importante de l'HD pour le traitement des vivants que pour celui des non vivants. Cette différence inter-

²³Plusieurs auteurs proposent ainsi que l'amorçage sémantique soit automatique au niveau de l'hémisphère gauche mais stratégique au niveau de l'hémisphère droit (Koivisto & Hämäläinen, 2002).

²⁴Un de ces modèles suppose que la distinction vivant/ non vivant est le produit des attributs visuo-perceptifs et fonctionnels qui sont différemment pondérés en fonction de la catégorie. (« Sensory Functional Theory » ; Warrington et al., 1983; Warrington et al., 1984). Un deuxième modèle soutient que la pression évolutive aboutit à l'élaboration de différents réseaux neuronaux dédiés au domaine du vivant (animaux et plantes) et du non vivant (artefacts) (« Domain-specific Theory », Caramazza et al., 2003; Caramazza et al., 1998). Un troisième modèle suppose que différents niveaux d'interconnexions existent entre les caractéristiques perceptives et fonctionnelles chez les êtres vivants et non vivants. Ainsi, la distinction entre ces catégories serait le résultat de la distribution des propriétés distinctives partagées par tous les membres d'une catégorie (et corrélées entre eux) (« conceptual structure account » Moss et al., 2005). Chaque modèle fait des hypothèses implicites sur l'étendue et la localisation des lésions cérébrales provoquant des troubles spécifiques aux catégories.

hémisphérique peut être expliquée par la présence de traitements qualitativement différents par chacun des hémisphères. Le modèle de Beeman (1998)²⁵ (voir aussi Beeman & Chiarello, 1998, ainsi que la revue plus actuelle réalisée par Jung-Beeman, 2005) met l'accent sur les différences hémisphériques en termes de type de codage réalisé sur l'information sémantique et la structure neuronale de chaque hémisphère (Chiarello, 1985; Chiarello et al., 1987). Selon Beeman (2005, voir Figure 5), chaque hémisphère serait doté de micro-circuits neuronaux différents. Ainsi, l'HD posséderait une connectivité interne²⁶ plus importante que l'HG. Ce dernier activerait fortement de petits champs sémantiques focalisés (i.e. fine coding) contenant des informations étroitement liées au sens dominant des mots perçus (par exemple, dans la catégorie animaux : chien et chat), tandis que l'HD activerait des champs sémantiques étendus et diffus (i.e. coarse coding)²⁷ contenant des informations plus distantes (par exemple dans la catégorie animaux, chien et lapin). L'HD aurait ainsi une plus grande sensibilité aux relations sémantiques distantes (Chiarello, 1985 ; Chiarello et al., 1987; Schmidt et al., 2007).

Par ailleurs, les exemplaires de la catégorie « vivant » possèdent beaucoup de propriétés communes fortement corrélées entre elles et des propriétés distinctives plus faiblement corrélées²⁸ (voir Moss et al., 2005). Au contraire, les objets inanimés (i.e., « non-vivant ») possèdent très peu de propriétés communes et beaucoup de propriétés distinctives corrélées entre elles (voir Randall et al., 2004; Tyler et al., 2001). Ainsi, les exemplaires des catégories « vivant » et « non vivant » induiraient une participation de chaque hémisphère différente de part le type de propriétés corrélées (communes vs. distinctives) qui les définissent.

En effet, Pilgrim et al. (2005) proposent d'expliquer la dissociation entre les différentes catégories sémantiques en se basant sur le modèle proposé par Beeman (2005). Les auteurs proposent que dans l'HD, les propriétés distinctives peuvent ne pas être accessibles, induisant ainsi un traitement plus difficile des exemplaires non vivants (puisque caractérisés essentiellement par des propriétés distinctives). Au contraire, l'HG grâce à un traitement plus fin pourrait traiter de manière équivalente les vivants et les non vivants sur la base des propriétés communes pour les vivants et distinctives pour les non-vivants.

²⁵Le modèle a été appelé « fine vs coarse coding »

²⁶L'hémisphère droit posséderait ainsi une proportion de matière blanche plus importante, une corrélation de l'activité à travers les régions plus importante et une réponse électrophysiologique plus diffuse que l'hémisphère gauche (voir par exemple, Hutsler & Galuske, 2003; Tardif & Clarke, 2001). Les micro et macro-colonnes corticales ainsi que les aires fonctionnelles présenteraient un chevauchement et une intensité d'interconnexions plus importantes dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche

²⁷Les activations au niveau de l'hémisphère droit sont larges et diffuses et donc peu pertinentes lorsque des réponses précises sont nécessaires. Cependant, ce type de champs sémantiques est davantage susceptible de se chevaucher et d'induire une addition des activations lorsque plusieurs exemplaires non reliés d'une catégorie sont présentés que le type de champ sémantique de l'hémisphère gauche.

²⁸Les propriétés corrélées sont celles qui apparaissent fréquemment ensemble suggérant que la présence de l'une prédit la présence de l'autre (par exemple, s'il a des yeux c'est qu'il peut voir ; Tyler & Moss, 2001). Les animaux par exemple tendent à présenter des propriétés qui sont fortement corrélées (e.g., avoir des poils et avoir quatre pattes) et des propriétés distinctives qui sont faiblement corrélées.

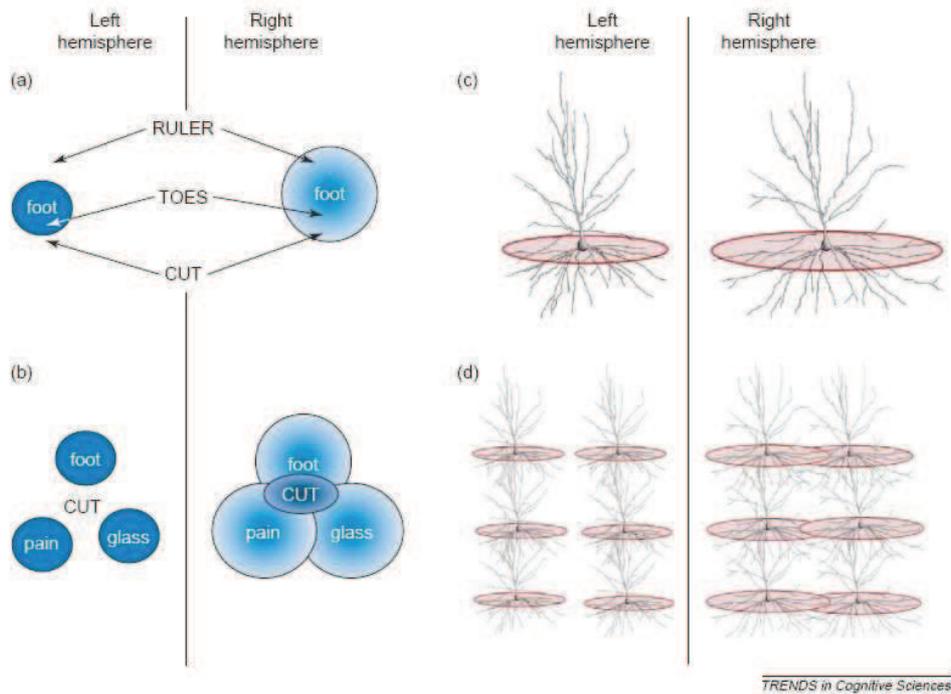


Figure 5 : Représentation schématique des types de codage réalisés sur l'information sémantique et la structure neuronale au sein de chaque hémisphère. Tirée de, Jung-Beeman (2005, Trends in Cognitive Sciences).

(a) Montre les différents champs sémantiques activés par chaque hémisphère. L'HG activerait des champs sémantiques concentrés contenant des informations étroitement liées à la signification dominante du mot d'entrée. L'HD activerait faiblement mais de manière diffuse des grands champs sémantiques, y compris des informations qui ne sont pas strictement liées au mot d'entrée, fournissant ainsi une interprétation grossière insuffisante. (b) Montre que les champs sémantiques activés dans l'HD sont plus susceptibles de se chevaucher que ceux de l'HG, induisant ainsi une activation faible mais pouvant s'additionner lorsque l'entrée comprend plusieurs mots. Par conséquent, l'HD serait sensible à la distance des relations sémantiques. (c) Montre les différences neuronales entre les hémisphères au niveau des régions corticales du langage qui sont susceptibles d'influencer le traitement. (d) Montre que les colonnes corticales de l'HG sont plus espacées que celle de l'HD et avec moins de chevauchement dans les champs, induisant ainsi un traitement précis du sens des mots d'entrée.

Les différences observées à travers les hémisphères en fonction des catégories sémantiques nous apprennent que l'accès au sens des mots se ferait par des mécanismes qualitativement et quantitativement différents dans chaque hémisphère. Ces différences hémisphériques seraient marquées, entre autres, au niveau des mécanismes de codage et de vitesse d'accès à l'information sémantique. L'hémisphère droit réaliserait un codage grossier et serait ainsi plus sensible aux liens entre les mots²⁹. Au contraire, l'hémisphère gauche réaliserait un codage plus fin et accéderait de manière plus rapide au sens des mots.

²⁹ Les mots liés de manière plus lointaine, seraient plus inter-liés dans cet hémisphère que dans l'autre. Ceci expliquerait l'importante participation de l'hémisphère droit dans la compréhension des métaphores (Coulson et al., 2007; Gagnon et al., 2003), puisqu'elle nécessite l'activation et le maintien de multiples interprétations possibles.

c. Prosodie

Plusieurs hypothèses ont été proposées concernant le rôle de chaque hémisphère dans le traitement de la prosodie. Une première distinction purement fonctionnelle a été proposée entre la prosodie affective (ou émotionnelle) et la prosodie linguistique³⁰. Cette distinction suggère que l'HD est particulièrement impliqué dans la perception de la prosodie affective alors que certaines régions de l'HG seraient cruciales dans la perception de la prosodie linguistique (Heilman et al., 1984 ; Pell, 1999 ; Ross, 1981 ; Luks et al, 1998 ; Gandour et al, 2003b ; Wildgruber et al, 2004 ; voir également ; Wiethoff et al., 2008). Cependant, des études lésionnelles ont mis en évidence qu'une lésion de l'HG peut parfois entraîner un déficit dans la perception de la prosodie affective (e.g., Pell et Baum, 1997a ; Pell, 1998 ; Lancker & Sidtis, 1992).

Ainsi, il a été avancé que les différences entre les hémisphères seraient fonction des indices prosodiques traités. Les études de ces derniers suggèrent que les indices prosodiques acoustiques (par exemple, la fréquence fondamentale (F0)³¹, la durée³² ou l'intensité³³) sont traités de manière prédominante dans l'HD tandis que des indices prosodiques linguistiques (tels que la syntaxe) sont traités de manière prédominante dans l'HG (Bryan, 1989; Gandour et al., 2004; Heilman et al., 1984; Perkins et al., 1996; Wildgruber et al., 2006). Cependant, Shtyrov et ses collègues (2005) ont constaté qu'un même son est traité par l'HD quand il est intégré dans un contexte non linguistique (présenté dans du bruit) et par l'HG lorsqu'il est intégré dans un contexte linguistique (inclus dans un mot). Étant donné qu'un même indice peut être traité dans l'un ou dans l'autre des hémisphères en fonction de la tâche, ces résultats contredisent en partie l'hypothèse selon laquelle les hémisphères seraient spécialisés dans le traitement d'indices acoustiques différents.

Une autre hypothèse admet que la spécialisation hémisphérique varie en fonction de l'échelle temporelle des signaux acoustiques³⁴ (Dogil et al., 2002; Poeppel, 2003 , « asymmetric sampling in time » AST hypothèse). Notamment, il a été proposé que l'HD soit crucial pour l'extraction de l'information dans des fenêtres d'intégration temporelle longues (150-250 ms, en relation avec un traitement global), tandis que l'HG serait crucial pour extraire l'information dans des fenêtres d'intégration temporelles plus

³⁰La prosodie linguistique, qui va nous intéresser dans ce travail, joue un rôle majeur dans la démarcation des unités de parole. Celle-ci permet également de désambiguïser les phrases sémantiquement ambiguës ainsi que de segmenter la parole par des indices accentuels et rythmiques. Elle rend également possible la mise en valeur (en relief) d'une partie de l'énoncé permettant ainsi de désigner l'élément de la phrase le plus important (voir pour une revue détaillée, Dohen, 2005).

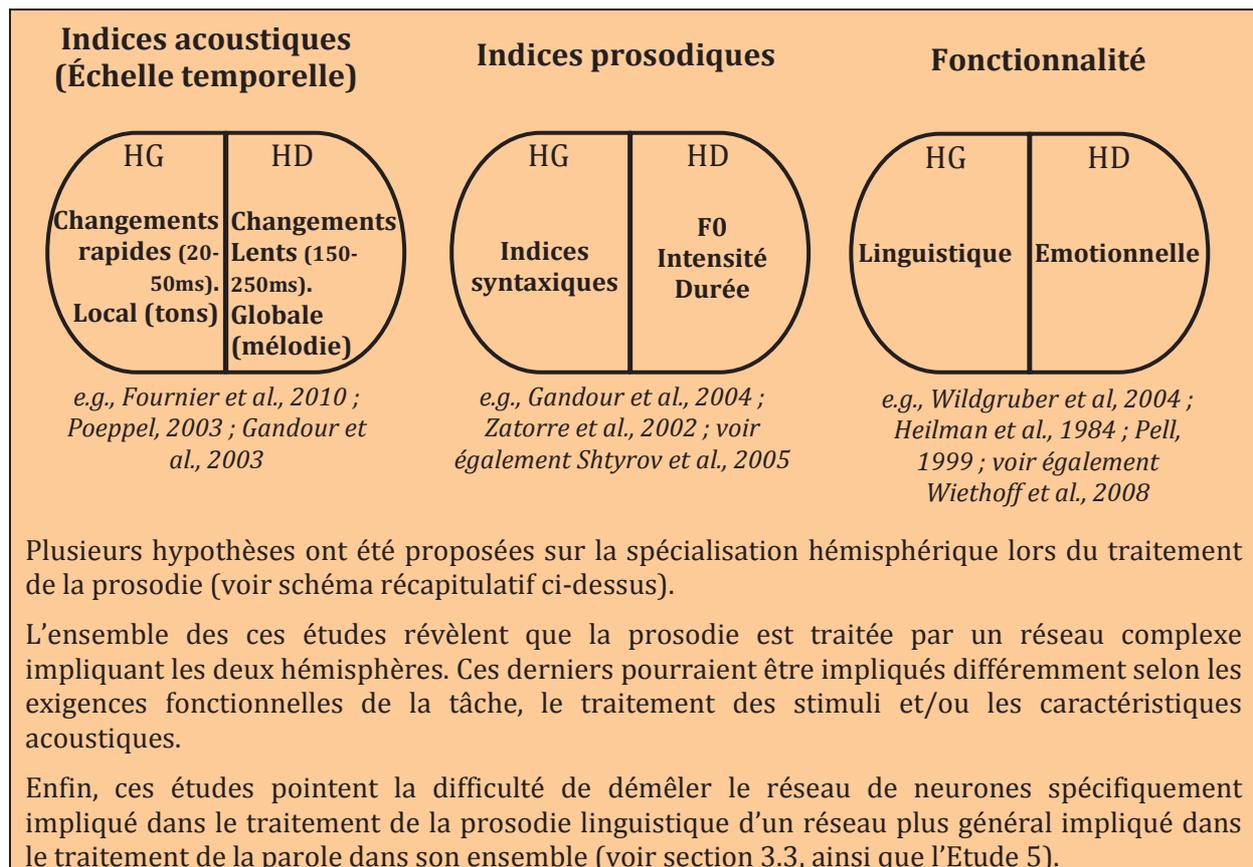
³¹Fréquence fondamentale : estimation du son laryngien à partir du signal acoustique à un instant donné.

³²Durée : mesure d'un intervalle de temps nécessaire pour émettre le signal de parole ; elle concerne donc l'organisation temporelle du message et comprend le débit de parole (nombre de syllabes par seconde), le tempo (accélération ou ralentissement du débit à l'intérieur d'un groupe prosodique) et les pauses.

³³Intensité, énergie contenue dans le signal de parole. Au niveau phonologique, on rend compte de deux mécanismes imbriqués et de portée variable : l'accentuation (processus local, portant sur le mot et la syllabe) et l'intonation (mécanisme global : intonation de groupe, de phrase, d'énoncé).

³⁴ Les signaux de parole se distinguent, entre autres, dans le type de changement qu'ils induisent sur l'échelle du temps. En effet, il y a des signaux qui induisent un changement très rapide, sur des échelles de temps de l'ordre de 20 à 40 ms (Poeppel, 2003), alors que la syllabisation et les phénomènes prosodiques, par exemple, se produisent sur une échelle de temps de 100-200 ms ou plus et sont donc marqués par des changements plus lents (Rosen, 1992).

courtes (20-50 ms, en relation avec un traitement local ; par exemple, Poeppel, 2003 ; Hickok & Poeppel, 2007). Cette dernière hypothèse est en partie soutenue par certaines études lésionnelles et de neuroimagerie. Certains auteurs ont, par exemple, montré que des patients avec l'HD endommagé sont incapables de traiter la prosodie d'une phrase comme un tout (Baum et al., 2003 ; voir aussi Brådvik et al., 1991; Geigenberger & Ziegler, 2001). Par ailleurs, d'autres auteurs ont montré que les indices locaux (tels que les tons) sont traités par l'HG alors que l'intonation globale est traitée par l'HD (Fournier et al., 2010; Gandour et al., 2003; Meyer et al., 2002; Meyer et al., 2004).



Latéralisation hémisphérique en fonction de l'opération linguistique

Il est également suggéré que ces différentes opérations linguistiques n'induisent pas la même représentation inter-hémisphérique (pour d'autres types de tâches voir par exemple, Stroobant et al., 2009 ; voir Figure 6).

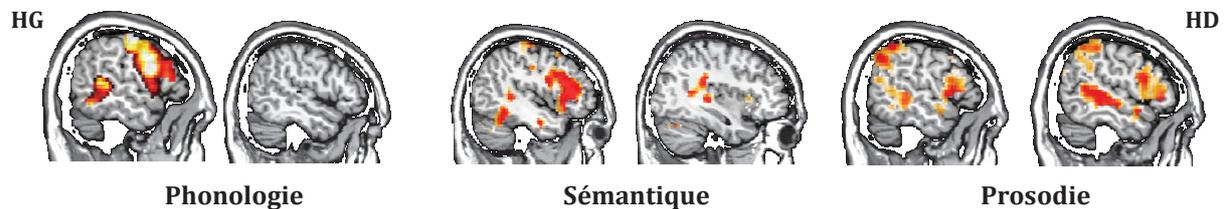


Figure 6 : Cartes fonctionnelles pour trois opérations linguistiques chez un groupe de sujets droitiers. On observe l'influence de l'opération linguistique sur la représentation inter-hémisphérique.

La figure montre que : la phonologie induit une participation de l'hémisphère gauche plus importante que la sémantique. La prosodie est une opération plus bilatéralisée que les deux autres.

Vigneau et al. (2011) ont réalisé une méta-analyse sur 128 études en IRMf chez des sujets sains droitiers (voir également Vigneau et al., 2006), portant sur trois types de traitement linguistique, à savoir phonologique, sémantique et compréhension de phrases³⁵. Leur analyse met en évidence que le traitement phonologique est soutenu essentiellement par des régions spécialisées de l'HG, en particulier lorsqu'il s'agit de la manipulation du matériel verbal en mémoire de travail. De même, ils observent que le traitement lexico-sémantique est soutenu par l'HG. Ils suggèrent que les régions de l'HD seraient des régions qui ne sont pas spécifiques au traitement du langage, mais aux demandes exécutives, attentionnelles, et motrices³⁶. Enfin, concernant le traitement des phrases, ils mettent en évidence une participation plus importante de l'HD. Selon eux, ceci est le reflet d'une contribution majeure de l'HD dans le traitement du contexte et d'intégration du matériel linguistique complexe³⁷.

D'autres études ont comparé ces processus linguistiques, uniquement dans le traitement des mots écrits et ont observé que les traitements phonologiques induisent une latéralisation gauche plus robuste que celle induite par les processus sémantiques (Angrilli et al., 2000; Kareken et al., 2000 ; voir pour revues, Annoni, 2002; Joannette et al., 1990). Par conséquent, plusieurs tâches ont été conçues pour approcher ces deux opérations séparément (Seghier et al., 2004). Il a été suggéré que l'hémisphère non spécialisé ne posséderait pas la capacité de réaliser une conversion graphème-phonème adéquate (Rayman & Zaidel, 1991). Cependant, il posséderait la capacité de traiter certains types de mots (i.e., mots fréquents, courts et concrets ; Beeman et al., 1998; Chiarello et al., 2005; Khateb et al., 2000); ce qui lui octroierait des capacités sémantiques.

³⁵Ils ont analysé les pics d'activations pour chacune de ces fonctions linguistiques à travers les hémisphères cérébraux. Ils ont ainsi distingué les activations gauche (unilatérales), celles accompagnées d'activations droite (bilatérales) et celles droite (unilatérales).

³⁶ Entre autres, l'insula antérieure droite et le gyrus frontal inférieur dans sa pars opercularis droite.

³⁷ Spécifiquement au niveau du lobe temporal.

2.3.2. Tâche linguistique

Plusieurs tâches ont été créées pour évaluer séparément les différentes fonctions linguistiques. Par exemple, les tâches typiquement utilisées pour l'évaluation de la phonologie sont les tâches de décision lexicale (Li et al., 2004; Rutherford, 2006), la détection ou jugement de rime et des phonèmes (Burton et al., 2005; Calvert et al., 2000; Cousin et al., 2007; Demonet et al., 1992; Khateb et al., 2007; Seghier et al., 2004). Les tâches typiquement utilisées pour l'évaluation de la sémantique sont les tâches de catégorisation ou jugement sémantique (Cousin et al., 2007; Khateb et al., 2000; Seghier et al., 2004) dans la modalité auditive ou visuelle³⁸.

Une étude réalisée par l'équipe de Monica Baciú (Cousin et al., 2006) a évalué l'influence de la tâche réalisée (i.e., consigne donnée aux participants) à l'intérieur d'une même opération linguistique sur du matériel verbal. Les auteurs ont évalué deux tâches à prédominance phonologique (une détection de rime vs. une détection de phonème) et deux tâches à prédominance sémantique (une catégorisation de vivant vs. une catégorisation de comestible). La méthode comportementale de champ visuel divisé³⁹ a mis en évidence une différence de l'asymétrie induite par les tâches utilisées. Concernant les tâches à prédominance phonologique, il est observé que la tâche de détection de rime (e.g le mot présenté rime avec le son /é/) induit une asymétrie hémisphérique plus importante que la tâche de détection de phonèmes (e.g le mot présenté contient le phonème /b/). Concernant les tâches à prédominance sémantique, il a été observé que la catégorisation des mots représentant des vivants induisait une latéralisation plus importante que pour la tâche dans laquelle la catégorisation se faisait sur des mots représentant des comestibles.

Cette étude suggère que la spécialisation hémisphérique pour le langage peut varier à l'intérieur d'une même opération linguistique en fonction de la tâche utilisée (Cousin et al., 2006). De plus cela montre qu'une fonction linguistique n'est pas monolithique et que plusieurs sous-composantes peuvent varier à travers différentes tâches évaluant une même fonction linguistique.

2.3.3. Variables psycholinguistiques

Chaque mot et chaque unité de la langue (parlée et écrite) possèdent des dimensions linguistiques et psycholinguistiques qui lui sont spécifiques (Bonin et al., 2003). Ces caractéristiques psycholinguistiques sont notamment, la fréquence lexicale, la catégorie

³⁸ Très peu d'études ont exploré l'impact spécifique de la modalité d'entrée (visuelle vs auditive) pour la réalisation d'une même tâche (voir par exemple, Burton et al., 2005 pour la phonologie, ainsi que Jobard et al., 2007) au niveau hémisphérique. Plusieurs études se sont focalisées sur cette différence au niveau régional, comme par exemple, dans la jonction occipito-temporale (voir par exemple Jobard et al., 2007; Price & Devlin, 2004).

³⁹ Voir Annexe I, Encart 9 pour les principes généraux de cette méthode.

grammaticale, le degré d'imagerie mentale, la valence émotionnelle, le nombre de voisins orthographiques⁴⁰. De nombreuses études montrent que la performance dans des tâches impliquant un traitement lexical peut être influencée par des caractéristiques intrinsèques aux mots (Pulvermuller, 1999 ; 2011). Ces variables psycholinguistiques sont souvent source d'effets confondus et par conséquent, source d'ambiguïté des résultats observés dans la littérature (Frishkoff, 2007).

De plus, il a été suggéré que certaines des caractéristiques des stimuli verbaux peuvent moduler le degré de participation hémisphérique. Ceci a été observé, entre autres, pour la transparence grapho-phonémique des mots (Crossman et al., 1988; Tremblay et al., 2006; Tremblay et al., 2004, 2007b, 2009; Walter et al., 2001), la valence émotionnelle (Coney & Fitzgerald, 2000; Ortigue et al., 2004), la concrétude (Binder et al., 2005b), la fréquence (Voyer, 2003; Weekes et al., 1999), l'imageabilité (Chiarello et al., 2001; Chiarello et al., 2005; Kacirik & Chiarello, 2003), la catégorie grammaticale (Pulvermüller et al., 1999) et le nombre de voisins orthographiques (Perea et al., 2008 ; Laviador & Ellis, 2002a, 2002b ; Whitney, 2011). Nous allons développer ci-dessous, plus spécifiquement, l'effet d'une variable psycholinguistique : la transparence grapho-phonémique sur l'implication hémisphérique.

Degré de transparence grapho-phonémique

Comme nous l'avons précisé plus haut, les processus phonologiques opèrent avec des représentations auditives sur du matériel visuo-verbal et correspondent à l'utilisation des règles de transformation graphème-phonème (TGP) au cours de la lecture (Alario et al., 2003). La TGP renvoie au processus de conversion d'un ou d'une suite de symboles orthographiques en une représentation appropriée de la séquence sonore correspondante.

En français, mais c'est aussi vrai en anglais, cette TGP est difficile car le système orthographique français est opaque⁴¹ (Yvon & Boula de Mareüil, 1998). Le concept de degré de TGP est classiquement défini par la régularité entre le graphème (lettre) et le phonème (son). Le mot « auto » contient deux fois le phonème /o/ correspondant soit (*i*) au graphème « o » soit (*ii*) au graphème « au »⁴². Dans le premier cas, le phonème /o/ sous sa forme graphémique « o » correspond à une TGP transparente (T) car régulière alors que dans le deuxième cas, le phonème /o/ sous sa forme graphémique « au » correspond à une TGP non-transparente (NT) car moins régulière.

Tremblay et al. (2004 ; 2006) ont réalisé une étude en champ visuel divisé sur une tâche de détection de phonèmes. Il sont mis en évidence un effet principal du degré de TGP (les items T sont traités plus rapidement que les NT, Walter et al., 2001) mais également une participation des deux hémisphères pour le traitement des T alors que seul l'HG permet le traitement des NT. Les auteurs concluent qu'un processus phonologique optimal requiert la participation des deux hémisphères.

⁴⁰ Les mots différant uniquement par le changement d'une lettre (Coltheart et al., 1977) comme par exemple « raison-saison ».

⁴¹ Signifie qu'il est complexe et comprend de nombreuses irrégularités de transformation graphème-phonème contrairement d'une langue transparente telle que l'espagnol.

⁴² Dans le cas d'une langue transparente, ce graphème se prononcerait [ay].

Cependant, ce résultat peut également être interprété en termes de complexité de la tâche. Chiarello et al. (2005) postulent que la diversification des stimuli (dans ce cas, NT et T) augmenterait la complexité et amènerait à une division du travail entre les deux hémisphères avec une adaptation de traitement de l'HG pour traiter un certain type de stimuli et une adaptation de traitement de l'HD pour traiter un autre type de stimuli. Dans ce cas, le partage du travail se ferait comme suit : l'HG optimiserait le traitement des NT (TGP plus complexe) et l'HD optimiserait le traitement des T (TGP moins complexe). En effet, les T peuvent être traités de manière efficace par l'HG mais aussi par l'HD du fait de leur forte composante visuelle. Ces résultats confortent l'hypothèse que l'HD utilise des processus visuels non latéralisés lors d'une analyse verbale (Zaidel et al., 1981) et confirment les résultats des études japonaises citées dans la section 2.3.1.a. sur le rôle de l'HD dans la lecture des idéogrammes.

Dans ce même ordre d'idée, Smolka & Eviatar, (2006) ont réalisé une expérience utilisant le champ visuel divisé en hébreu. L'hébreu est une langue qui permet de faire varier la quantité d'information phonologique explicite des voyelles diacritiques dépendant du contexte (i.e., les consonnes). En effet, ces voyelles représentent l'information phonologique dans le traitement visuel des mots ; ce qui permet, dans cette langue, de faire varier l'ambiguïté phonologique. Ainsi, ils ont créé trois conditions d'interférence de la lecture : une condition d'interférence au niveau phonologique⁴³, une condition d'interférence visuelle relevant du langage⁴⁴ et une condition de contrôle visuelle ne relevant pas du langage⁴⁵. Ils ont également une condition de lecture normale (sans interférence). Selon l'hypothèse d'un traitement visuel par l'HD, le bruit orthographique devrait être difficile à ignorer et empêcher la reconnaissance du mot dans l'hémichamp visuel gauche (CVg-HD) alors que l'effet d'interférence devrait être réduit dans l'hémichamp visuel droit (CVd-HG). A l'inverse, le bruit phonologique devrait être plus difficile à ignorer dans l'HG et interférer dans le CVd-HG alors que cet effet devrait être réduit dans le CVg-HD.

Les auteurs obtiennent en premier lieu un avantage du CVd-HG pour la lecture normale sans interférence. Ils mettent également en évidence un effet d'interférence phonologique dans le CVd-HG alors qu'ils obtiennent un effet d'interférence orthographique mais également phonologique dans le CVg-HD. Ainsi, ces résultats leur permettent de conclure que l'HG réalise un traitement phonologique (transformation graphème-phonème) sur les voyelles puisque seule une interférence phonologique est observée sans interférence orthographique (les sujets nomment correctement le mot orthographiquement incorrect) dans le CVd-HG. L'HD, quant à lui, serait capable de traiter les unités orthographiques par rapport à leur catégorie phonologique (ce qui est comparable à la capacité pour un sujet de dire que les unités orthographiques - visuellement différentes- « A » et « a » appartiennent à la même catégorie) expliquant les effets d'interférence orthographique et phonologique.

⁴³Bruit phonologique, la voyelle est visuellement correcte mais entraîne phonologiquement une distorsion du mot.

⁴⁴Bruit orthographique, la voyelle a une forme phonologiquement correcte mais une forme orthographique incorrecte.

⁴⁵Bruit visuel représenté par des signes dépourvus de sens qui ne représentent pas des voyelles ni au niveau phonologique, ni au niveau visuel.

En conclusion, les résultats de ces auteurs montrent que l'HG intègre automatiquement les graphèmes comme des informations phonologiques alors que l'HD prétraite les graphèmes comme des formes visuelles tout en ayant la capacité de catégoriser ces graphèmes selon des principes phonologiques.

Nous pouvons remarquer que le degré de transparence grapho-phonémique est une variable psycholinguistique ayant un effet sur la spécialisation hémisphérique et donc, modulant l'avantage souvent observé dans le CVd-HG pour traiter le matériel visuo-verbal. Ceci induit une asymétrie hémisphérique moins marquée, compte tenu d'une participation plus importante de l'HD. En effet, l'HD pourrait détecter les items dont la TGP est plus simple (ou transparente) compte tenu que ces derniers peuvent être détectés par un traitement visuel. Ce traitement pourrait ainsi être réalisé correctement par l'HD. A contrario, les items dont la TGP est moins simple (ou non transparente) pourraient uniquement être détectés par un traitement de conversion grapho-phonémique. Ce traitement serait possible uniquement au sein de l'hémisphère spécialisé pour le langage.

Encart 3: Autre exemple de variable psycholinguistique modulant la participation hémisphérique.

Charge et/ou valence émotionnelle : Le concept de valence émotionnelle se réfère au degré auquel le sens d'un mot est agréable ou désagréable (Bonin et al., 2003). Plusieurs études indiquent un effet de la valence émotionnelle des mots sur l'avantage du CVg-HD en rapport avec le traitement du matériel verbal. Dans une étude en CVD utilisant une tâche de décision lexicale, Ortigue et al. (2004) ont mis en évidence un avantage pour les mots "émotionnels" (ici uniquement valence négative) par rapport aux mots neutres. Cet avantage est plus important dans le CVg-HD. De la même manière, Landis, (2006) répliquant une étude de Graves et al. (1981), a mis en évidence une participation plus importante de l'HD pour le traitement des mots à valeur émotionnelle. Ces résultats montrent donc une influence de la valence émotionnelle puisque celle-ci semble moduler l'avantage du CVD-HG.

Deux hypothèses alternatives ont été proposées dans la littérature pour expliquer l'effet de la valence émotionnelle des mots et l'implication hémisphérique. La première appelée « right hemisphere predominance » (prédominance de l'HD) est issue notamment des données cliniques. En effet, les auteurs ont observé que pour les patients aphasiques, avec lésion de l'HG, la lecture d'un mot est facilitée si celui-ci présente une connotation émotionnelle (utilisation de mots tels que « amour », « viol » ou « mort » ; Borod et al., 1992 ; Landis, 2006). Ces résultats mettent en lumière, d'après les auteurs, une spécialisation hémisphérique droite pour le traitement émotionnel des mots tant au niveau de leur compréhension que de leur expression (cette hypothèse du traitement par l'HD des mots émotionnels n'est cependant pas validée par d'autres études, voir par exemple Thierry & Kotz, 2008). En revanche, la seconde hypothèse propose que la spécialisation hémisphérique pour le traitement des mots émotionnels pourrait être fonction du sens de la valence émotionnelle (valence positive ou négative ; Atchley et al., 2003; Atchley et al., 2007 ; Rodway et al., 2003). Cette hypothèse de valence spécifique postule que la valence négative serait traitée par l'HG alors que la valence positive serait traitée dans l'HD. Cependant, quelle que soit la théorie (théorie de l'HD ou théorie de valence spécifique) utilisée, il est important de noter que la valence émotionnelle peut influencer sur la spécialisation hémisphérique gauche dans des études en CVD avec les mots émotionnels. En effet, si on se place dans la théorie de la prédominance de l'HD, l'HD et l'HG pourraient avoir les mêmes capacités de traitement des mots de valence négative et positive (CVd-HG pour le traitement du matériel verbal et CVg-HD pour les mots à valence émotionnelle positive ou négative) tandis que seul l'HG pourrait traiter les mots neutres (avantage du CVD-HG pour le matériel verbal). Concernant la théorie de valence spécifique, l'HD et l'HG pourraient avoir les mêmes capacités de traitement des mots de valence positive (CVd-HG pour le traitement du matériel verbal et CVg-HD pour les mots à valence émotionnelle positive).

En résumé, ce bref aperçu de l'état des connaissances sur l'implication des hémisphères cérébraux dans le traitement des différentes fonctions linguistiques nous montre que plusieurs variables peuvent moduler le degré de spécialisation hémisphérique. Ces variables qui induisent des modulations à différents niveaux (l'opération, la consigne, l'item, par exemple) se révèlent d'une importance majeure. La compréhension de l'influence de ces facteurs et de leur interaction peut permettre la prédiction d'un pattern d'implication hémisphérique lors d'un traitement donné.

Par la suite, nous allons donc nous demander comment ces variables interagissent entre elles et quel est l'impact spécifique d'une variable psycholinguistique à travers différentes tâches évaluant une même opération linguistique. Il convient également de se demander si les effets de ces variables observables au niveau hémisphérique le sont également au niveau régional et si ces variables peuvent apporter une meilleure compréhension de l'organisation anatomo-fonctionnelle.

2.4. Modèles d'interprétation de l'asymétrie hémisphérique.

Le résultat typiquement observé pour le traitement du langage (phonologique et sémantique) avec la méthode de CVD résulte en un avantage pour l'hémichamp visuel droit -CVD- (en termes d'exactitude et/ou de temps de réponse) traduisant une asymétrie hémisphérique en faveur de l'hémisphère gauche. Cependant, l'avantage du système CVD-HG peut refléter différents mécanismes d'interaction hémisphérique.

De ce fait, différents modèles d'interprétation⁴⁶ ont été décrits dans la littérature pour rendre compte des interactions hémisphériques sous-jacentes à cet avantage. Nous allons ainsi développer tout d'abord deux modèles proposés par Eran Zaidel et ses collaborateurs (Zaidel et al., 1990, pour une revue ; voir également Eustache et al., 2001 ; Faure, 2003 et Braun et al., 1994a, pour une vision critique de ces modèles), appelés « modèles de dynamique hémisphérique ». Par la suite, nous développerons, un dernier modèle proposé par Pulvermüller et Mohr (1996) dit de « coopération hémisphérique ». Lors de la présentation de ces modèles, qui spécifient les interactions hémisphériques lors d'une tâche donnée, nous précisons les démarches expérimentales utilisées pour les différencier (Measso & Zaidel, 1990 ; Weems et al., 2004 ; Waldie & Mosley; 2000Pulvermüller & Mohr, 1996).

2.4.1. Modèles de dynamique hémisphérique

Dans une perspective structurale, l'avantage souvent constaté en faveur du CVD-HG dans une expérience en CVD utilisant des stimuli visuo-verbaux peut refléter deux réalités très différentes du point de vue de la spécialisation hémisphérique (Eustache & Faure, 2005). Les deux modèles de fonctionnement hémisphérique proposés dans ce cadre théorique sont : la situation dite de « relais calleux » et la situation dite d'« accès direct ».

⁴⁶ Avec des paradigmes expérimentaux propres à chacun des modèles.

D'après le modèle de relais calleux (Figure 7), l'avantage CVd-HG indiquerait une spécialisation absolue de l'HG pour le traitement du langage. Cela se manifesterait par un allongement du temps de réponse lorsque les stimuli sont initialement adressés à l'HD (non spécialisé) qui doit ensuite transférer l'information (via le corps calleux, 2 à 10 msec) vers l'HG (spécialisé). Dans ce modèle il existerait donc une dépendance inter-hémisphérique, l'hémisphère droit est dépendant de l'hémisphère gauche pour un traitement linguistique optimal (Braun & Daigneault, 1994b; Jäncke, 2002; Rayman et al., 1991; Reggia et al., 2002).

D'après le modèle d'accès direct (Figure 7), l'avantage CVd-HG indiquerait une différence d'efficacité du traitement effectué par chacun des hémisphères : chaque hémisphère traiterait les stimuli qui lui sont adressés initialement de manière optimale, mais en employant ses propres stratégies de traitement de l'information. Ce modèle ne correspondrait pas à une spécialisation hémisphérique absolue (Waldie & Mosley, 2000 ; Weems & Reggia, 2004).

Par conséquent, une même asymétrie de performances peut refléter différents patterns d'implication hémisphérique. Dans les deux cas, on s'attend à ce que l'information présentée directement à l'hémisphère spécialisé pour une fonction spécifique produise une meilleure performance (i.e. des réponses plus rapides et plus exactes).

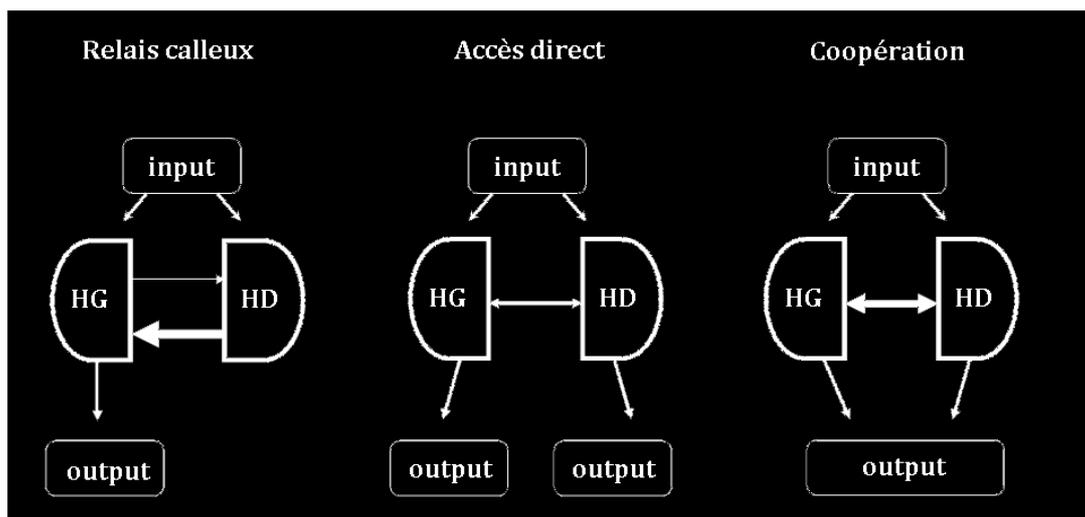


Figure 7 : Représentation schématique des modèles d'interaction inter-hémisphérique.
Tirée de Weems & Reggia (2004, Brain and Language).