

Fonction de la région occipito-temporale ventrale dans la reconnaissance des mots écrits

*dans un cerveau atypique ou sous un format
atypique*

Qing Cai

Thèse de doctorat de Sciences Cognitives
Mention Neuroscience Cognitive

Sous la direction de Dr. Tatjana A. NAZIR
Soutenance publiquement le 6 février 2009

Membres du Jury : Pr. O. Koenig, président Dr. Jean-François Démonet, rapporteur Pr. Jonathan Grainger, rapporteur Pr. Marc Brysbaert, examinateur Dr. T. A. Nazir, directrice

Table des matières

Contrat de diffusion . . .	5
Remerciements . . .	6
Résumé . . .	7
Abstract . . .	8
Chapitre I. Introduction générale . . .	9
I.1. Le langage humain . . .	9
I.2. La lecture et la reconnaissance visuelle de mots . . .	12
I.2.1. L'histoire de la lecture . . .	12
I.2.2. Apprentissage de la lecture et déficits en lecture . . .	13
I.2.3. Modèles de la lecture de mots . . .	18
I.2.4. « Région de la forme visuelle des mots » . . .	34
I.3. La latéralisation cérébrale du langage . . .	40
I.3.1. La latéralisation hémisphérique du langage et d'autres fonctions chez l'homme . . .	40
I.3.2. Latéralisation chez les animaux comme chez l'homme . . .	43
I.3.3. Le mécanisme de la latéralisation – un mystère . . .	45
I.3.4. Evaluation de la latéralisation hémisphérique chez l'homme . . .	48
I.3.5. La latéralisation hémisphérique et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture . . .	49
I.4. Synthèse et Problématique générale . . .	51
Chapitre II. La lecture de mots dans un cerveau atypique – une étude en potentiels évoqués . . .	54
II.1. Introduction . . .	54
II.2. Tâche I : génération de verbes . . .	57
II.2.1. Matériels et méthodes . . .	57
II.2.2. Résultats . . .	59
II.3. Tâche II : lecture parafovéale de mots . . .	61
II.3.1. Matériels et méthodes . . .	61
II.3.2. Résultats . . .	64
II.4. Discussion . . .	67
Chapitre III. La région occipito-temporale ventrale et l'expertise perceptuelle en lecture . . .	70
III.1. Introduction . . .	70
III.2. Matériel et méthodes . . .	72
III.2.1. Participants . . .	72
III.2.2. Stimuli et procédure . . .	72
III.2.3. Acquisition des données IRM . . .	74
III.2.4. Analyse des données . . .	75
III.3. Résultats . . .	79
III.3.1. Résultats comportementaux . . .	79
III.3.2. Résultats IRMf . . .	79
III.4. Discussion . . .	88

Chapitre IV. La latéralisation cérébrale du langage et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture . .	92
IV.1. Introduction . .	92
IV.2. Matériel et méthodes . .	94
IV.2.1. Participants . .	94
IV.2.2. Stimuli et procédure . .	94
IV.2.3. Analyses des données . .	95
IV.3. Résultats . .	96
IV.3.1. Identification des mots horizontaux . .	96
IV.3.2. Identification des mots verticaux . .	99
IV.3.3. Ajustements gaussiens : les effets de la latéralisation hémisphérique . .	100
IV.3.4. Verticale vs. Horizontale : les effets (potentielle) de la direction de lecture . .	102
IV.4. Discussion . .	103
Chapitre V. Discussion générale . .	106
V.1. La latéralisation d'activité OTv lors de la lecture et la latéralisation frontale du langage . .	106
V.2. La fonction de la région OTv dans la lecture de mots et son rapport avec l'expertise perceptuelle en lecture . .	107
V.2.1. La région OTv et l'expertise perceptuelle en lecture . .	107
V.2.2. Mots et lettres isolées . .	108
V.2.3. L'attention visuo-spatiale . .	109
V.3. Au-delà la région OTv : asymétrie comportementale et base anatomique . .	110
V.3.1. Lecture dans un système d'écriture spécifique . .	110
V.3.2. Lecture dans un certain cerveau (ou un cerveau donnés ?) . .	110
V.4. Perspectives . .	111
[Annexes] . .	113
Annexe II.1. List des stimuli . .	113
A. Liste des noms utilisés au cours de la tâche de génération des verbes . .	113
B. Liste des stimuli utilisés au cours de la tâche de lecture parafovéale de mots . .	113
Annexe III.1. List des stimuli . .	114
Liste des stimuli utilisés au cours de la tâche de décision lexicale . .	114
Annexe III.2 Résultats préliminaires sur l'asymétrie anatomique . .	115
Résultats VBM (voxel-based morphometric) préliminaires . .	115
Annexe IV.1. List des stimuli . .	117
A.1. Design du carré latin utilisé dans la tâche d'identification des mots horizontaux . .	117
A.2. Liste des stimuli utilisés au cours de la tâche d'identification de mots dans le format horizontal (288 mots) . .	117
B. Liste des stimuli utilisés au cours de la tâche d'identification de mots dans e format vertical (50 mots) . .	119
Bibliographie . .	120

Contrat de diffusion

Ce document est diffusé sous le contrat *Creative Commons* « [Paternité – pas d'utilisation commerciale - pas de modification](http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/2.0/fr/) » : vous êtes libre de le reproduire, de le distribuer et de le communiquer au public à condition d'en mentionner le nom de l'auteur et de ne pas le modifier, le transformer, l'adapter ni l'utiliser à des fins commerciales.

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord ma directrice de thèse, Tatjana Nazir, sans qui je ne serais pas ici en France défendant ma thèse. Je la remercie pour ses conseils scientifiques aussi précieux qu'indispensables, son efficacité, sa bonne humeur et son aide dans tous les aspects.

Mes remerciements vont également à Yves, qui m'a prêté sa petite touche masculine pour résoudre des problèmes au cours de ce travail de thèse (ce qui lui vaut le nom de « super Yves ») mais m'a aussi fait peur une fois par jour (!) pour ajouter de la joie à ces quatre ans de travail. Merci également à Ira Noveck pour ses efforts pour faire de notre L2C2 un labo dynamique et vivant.

Je remercie beaucoup Jean-François Démonet et Jonathan Grainger pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse et surtout pour créer un rapport dans un délai court. Merci également à Olivier Koenig pour son aide administrative et pour avoir accepté d'être président de mon jury. Mes sincères remerciements vont à Marc Brysbaert pour me faire l'honneur de participer à mon jury, pour m'avoir proposé un post-doc, mais aussi pour sa capacité incroyable d'écrire (et de réfléchir) qui me motive sur mes rêves d'écrivain.

Un immense merci à Véronique (!!) pour m'avoir soutenue et encouragée, et pour les bons moments qu'on a passés ensemble dans notre bureau avec un chocolat chaud. Je la remercie encore mille fois pour sa patience immense et sa super efficacité pour relire et corriger le français pour la majorité de ma thèse. Merci également à Agathe, Nadège et Chara pour leur aide sur mon mauvais français mais aussi pour les petites pauses qui permettent une discussion agréable et de s'aérer. Merci également à Anne Reboul, Aurore et Guillaume pour leurs conseils précis sur certains chapitres. Merci à Sabine, Alice pour la discussion scientifique et non-scientifique très agréable. Merci à Mathilde pour les bonnes discussions sur les mathématiques et modélisations. Merci à Clara de m'encourager et ses conseils sur certaines manips. Merci à Guy Tiberghien pour m'avoir offert les photos de visages comme stimuli supplémentaires. Merci aussi à Jérôme, Cristina et Maria pour m'avoir conseillée et écoutés. Merci à tous les gens du L2C2 !!

Je remercie également Guillaume Sescousse pour ses conseils détaillés sur les analyses d'IRM, Nadège Bault pour la discussion sur les analyses et scripts et Jérémie pour un travail primaire avec DCM. Merci à mes amis sur notre super forum de sciences cognitives en chinois pour les discussions qui m'ont beaucoup aidée. Merci aussi à Danielle, Fabienne et Christina de CERMEP pour la discussion et le café qui rend la manip assez agréable, et je n'ai surtout pas oublié Helen, intelligente et zen, avec qui je suis ravie de travailler!

Un grand merci à tous mes amis de France et de Chine : OO, Nadia, Muriel, Sylvain (F), Philippe, Feng, Tianlun, Kangfu, Jiajia. Merci tout particulièrement à Bei, qui m'a épaulée ces années dans les meilleurs moments comme dans les difficiles! Merci également à toute ma famille qui me soutient depuis toutes ces années. Particulièrement mon grand-père qui nous a quittés, et qui m'a proposé d'apprendre le français un jour en 2003! Je tiens enfin à remercier de tout mon cœur mes parents, pour tout ce qu'ils font pour moi depuis 26 ans!! Je ne serais pas moi aujourd'hui sans eux. Je leur dédie ma thèse.

Résumé

Ce travail de thèse a pour but de mieux comprendre la fonction de la région occipito-temporale ventrale (OTv) gauche dans le traitement visuel des mots, et particulièrement la relation entre cette région et les régions langagières antérieures, ainsi que son rôle dans l'expertise perceptuelle en lecture. Un deuxième objectif est d'examiner le lien entre la latéralisation cérébrale du langage et l'avantage du champ visuel droit (CVD) dans la lecture des mots. Dans une 1ère étude en potentiels évoqués, en comparant des participants dominants hémisphériques gauches (HG) typiques et dominants hémisphériques droits (HD) atypiques, nous avons montré que l'activité OTv lors de la lecture était latéralisée dans le même hémisphère que la production du langage pour les deux populations. L'activité OTv lors de la lecture semble donc être modulée jusqu'à un certain point par les processus langagiers antérieurs. Dans une 2^{nde} étude, nous avons manipulé le format d'affichage des mots (horizontal vs. vertical) afin d'examiner l'expertise perceptuelle en lecture. Cette étude a montré qu'il n'y avait pas d'effet de la manipulation du format sur l'activité OTv gauche mais un effet prononcé sur l'activité OTv droite. Dans l'ensemble, ces deux études suggèrent que l'activité OTv lors de la lecture résulte de l'intégration d'un mécanisme général de la reconnaissance de la forme avec les traitements langagiers antérieurs (latéralisés). L'expertise perceptuelle en lecture résulterait plutôt d'un désengagement de la région OTv droite (que d'une spécialisation de la région OTv gauche) et des ajustements d'autres régions cérébrales sous-tendant la lecture. Enfin, dans une 3^{ème} étude, en mesurant l'identification de mots avec des excentricités différentes dans les deux champs visuels, nous avons montré un pattern différent, mais pas inversé, d'asymétrie du champ visuel pour les individus ayant une dominance inversée pour le langage. L'avantage du CVD dans la lecture de mots dépendait de la latéralisation du langage et était modifié par d'autres facteurs tels qu'un biais attentionnel acquis.

Abstract

The principal aim of this work was to investigate the function of the ventral occipito-temporal (vOT) region in visual word recognition. Special emphasis was given to the relation between this region and anterior language regions and its role in perceptual expertise characteristic of reading. A second aim was to investigate the relationship between the cerebral lateralization of language and the right visual field (RVF) advantage in word reading. In the first study, by analyzing ERPs to printed words of readers with inversed cerebral lateralization for language production, we showed that reading-related vOT activation is lateralized to the same hemisphere as language production in both populations. To some extent vOT activity during reading seems therefore be modulated by processes in anterior language regions. In the second (fMRI) study, we manipulated the display format of words (horizontal vs. vertical) to test the reading related visual expertise at morpheme/bigramme level (Dehaene 2005) as well as at word level. This study showed no effects of format manipulation on left vOT activity but a strong effect on right vOT activity. All together, the results of our two studies suggest that the reading-related vOT activity results from the integration of general form recognition mechanisms with lateralized anterior language processes. Reading related visual expertise rather results from a disengagement of right vOT region than from a specialization of left vOT region, and is likely to involve adjustment of other regions in the reading network. Finally, in a third study, which measured word identification at different eccentricities in the two visual fields, we showed a different but not reversed pattern of visual field asymmetry for individuals with inversed language dominance. The RVF advantage in visual word recognition depends on language lateralization and is modulated by other factor such as learned attention bias.

Chapitre I. Introduction générale

«What if we awake one day, all of us, and find ourselves utterly unable to read? I wish you to gasp not only at what you read but at the miracle of its being readable.» Vladimir NABOKOV, *pale fire* (1962)

I.1. Le langage humain

Une langue, par définition, est un système d'expression et de communication commun à un groupe social (communauté linguistique) (Le Robert méthodique, 1982). Elle est la manifestation et la concrétisation du langage, particulière à une certaine communauté, alors que le langage est une faculté inhérente, universelle, et spécifique à l'espèce humaine. Si la communication n'est pas le propre de l'homme, le langage humain diffère cependant de la communication animale dans le sens où il permet d'exprimer un nombre infini d'idées et de produire des affirmations, des requêtes, etc. Cette spécificité du langage humain tient à sa structure, basée sur une double combinatoire : les sons sont combinés pour former des mots, les mots sont combinés pour former des phrases (Dortier, 2001). Alors, quand et comment est apparu le langage?

L'évolution des capacités mentales caractéristiques de l'espèce humaine est couramment considérée comme corrélée à la naissance de l'*Homo erectus*, il y a quelques deux millions d'années. Depuis, un accroissement rapide de la taille du cortex, surtout frontal et temporal, se serait produit (Wood and Collard, 1999). De tels changements permettraient aux individus de mettre en place des fonctions cognitives telles que la théorie de l'esprit et l'imagerie mentale, qui sont nécessaires pour la coopération sociale, la planification d'action et le langage (Dortier, 2001; Corballis, 2005). Toutefois, tandis que pour certains chercheurs la protolangue (une forme d'expression consistant à assembler quelques mots dans un énoncé court, sans support grammatical ; Bickerton, 1990) serait apparu avec l'*Homo erectus*, pour d'autres la langue n'est pas apparue avant la naissance de l'homme moderne (*Homo sapiens sapiens*) voici quelques 170 000 ans (Ingman et al., 2000; Corballis, 2005).

Si l'origine du langage est une question fondamentale posée aux sciences du langage, il n'est pas évident d'y répondre, surtout parce que le langage est un comportement, et qu'on n'en trouve donc pas de trace directe dans les vestiges du lointain passé des espèces qui ont précédé l'espèce humaine. Grossièrement, on peut diviser les théories de l'évolution du langage en deux grands courants: celles qui considèrent le langage comme le produit d'un processus propre d'adaptation, et celles qui présentent le langage comme une conséquence de l'évolution d'autres capacités. (voir Reboul, 2007)

Le premier courant est connu sous le nom de courant adaptationniste. Le terme adaptation dérive de la théorie de l'évolution proposée par Darwin. L'idée est qu'un caractère existe dans une population parce qu'il est sélectionné par l'environnement en raison de l'avantage adaptatif qu'il confère à l'individu qui le porte (Darwin, 1859). Il faut noter que cette conception ne concerne pas l'acquisition de certaines propriétés au cours de l'ontogénie (au niveau de l'individu), mais consiste seulement en un processus qui sélectionne une

variation favorable, dont l'apparition reste le fait du hasard. Pinker (eg. Pinker and Bloom, 1990), par exemple, adopte cette position et propose que le langage possède un « design » compliqué et que la seule explication pour sa complexité est la sélection naturelle. Pourtant, pour appliquer une explication adaptationniste à l'évolution du langage, il faut indiquer des raisons (environnement) pour lesquelles le langage a été sélectionné. L'hypothèse sociale en est une, proposant que le langage ait évolué pour l'avantage « social » qu'il procure (Dunbar, 1996). Selon les défenseurs de l'hypothèse sociale, le langage est sélectionné par la nécessité de résoudre les nombreux problèmes que pose une vie sociale riche et complexe. Vu que le mot « social » a été utilisé par les différents auteurs dans des sens différents, une version alternative de cette hypothèse, l'hypothèse mixte cognitivo-sociale, a été proposée (Newmeyer, 2003). Cette dernière est une hypothèse plus précise et plus couramment admise de nos jours. Elle passe du « social » comme « maintenir la cohésion du groupe » au « social » comme signifiant « communiquer des informations ». Selon cette hypothèse, le langage a évolué pour permettre la communication d'informations qui est considérée comme une fonction cognitive autant qu'une fonction sociale.

Le deuxième courant, dit aussi le courant exaptationniste, suppose que le langage n'est qu'un sous-produit d'autres évolutions. La notion d'exaptation a été introduite par Gould et al. (Gould, 1980). L'idée est que parmi les traits biologiquement déterminés, si certains sont des adaptations, une grande partie est due au hasard – ce ne sont pas les fruits d'un processus d'adaptions, mais des sous-produits : des pré-conditions d'un trait adaptatif ou des conséquences non-sélectionnées d'une authentique adaptation. Chomsky (Chomsky, 1966; Chomsky, 1986), par exemple, pense que le système biologique (i.e. inné) sous-tendant le langage n'est qu'un sous-produit d'autres adaptations. La théorie exaptationniste culturelle (Tomasello, 1999) est une autre théorie importante dans ce courant. Elle propose que le langage est le fruit d'un processus d'évolution culturelle (i.e. acquis) et non pas d'un processus d'évolution biologique, étant donné que l'évolution culturelle va plus vite au niveau de la transmission (d'un membre à d'autres membres dans un groupe) et est cumulative (on peut s'attendre à une évolution des comportements au cours du temps). Il faut noter que, selon cette théorie, la langue n'est pas elle-même une exaptation mais un produit (culturel) d'une exaptation, alors que l'évolution culturelle est une exaptation, rendue possible par l'adaptation biologique qui serait la capacité à interpréter le comportement d'autrui (cf. Reboul, 2007). Une autre hypothèse dans ce courant, l'hypothèse du protolangage proposé par Bickerton (1990) est admise plus couramment. Cette hypothèse propose que nos capacités linguistiques aient évolué en deux étapes : d'abord, l'*Homo erectus* aurait communiqué au moyen d'une protolangue voici deux millions d'années; puis le protolangage se serait enrichi d'une syntaxe plus formelle permettant d'affiner la précision et la clarté de nos échanges, voici environ 50 000 ans. Il suppose que l'apparition de cette compétence syntaxique s'est produite suite à une exaptation (cf. Calvin and Bickerton, 2000)

Par ailleurs, certains chercheurs ne font pas partie de ces deux voies – ils ne supposent pas du tout que le langage a évolué (Chomsky, 2006). Tandis que précédemment la position de Chomsky était plutôt pour la théorie exaptationniste (« sous-produit »), dans des articles récents, il fait l'hypothèse que le langage ne serait pas nécessairement indépendant des autres processus cognitifs et que sa spécificité pourrait être très réduite et être le fruit d'un processus auto-organisationnel quelconque. Ceci soulève cependant, une question cruciale : pourquoi le langage existe-t-il dans l'espèce humaine et seulement dans l'espèce humaine? (cf. Reboul, 2007).

En dépit d'une littérature florissante, les études sur l'origine du langage, reposant surtout sur les découvertes archéologiques, ne semblent donc que peu concluantes. A cet égard, les études génétiques offrent une perspective intéressante, bien que les découvertes soient encore fragmentaires.

L'homme et le chimpanzé (notre voisin le plus proche) partagent 99% de leur patrimoine génétique (Ebersberger et al., 2002). Si la culture doit jouer un certain rôle dans l'évolution du langage, elle n'explique pas l'incapacité des chimpanzés, élevés dans un environnement humain, à acquérir une réelle compétence linguistique (Terrace et al., 1979). En 2001, des chercheurs ont identifié un premier gène candidat de l'évolution du langage – FOXP2 (Lai et al., 2001). Au sein d'une famille anglaise connue sous le nom de KE, certains membres présentaient un étrange trouble: non seulement ils avaient des problèmes de grammaire, d'écriture et de compréhension, mais ils avaient aussi un déficit développemental d'acquisition de la parole, caractérisé par des troubles sévères d'articulation (i.e. dyspraxie oro-faciale, c'est-à-dire l'incapacité à coordonner les mouvements du visage, de la bouche et de la langue pour articuler correctement les mots ou les non-mots multi-syllabiques) (Gopnik and Crago, 1991; Vargha-Khadem et al., 1995, 1998). Un autre individu, hors de la famille KE, a un trouble de l'articulation similaire à celle de la famille KE. Les chercheurs ont trouvé chez ces patients une version mutée du gène FOXP2, situé sur le chromosome 7 (7q31 ; Lai et al., 2001). Ils en ont donc déduit que ce gène, dans sa version humaine, était essentiel à l'apparition d'un langage articulé.

Si des variantes de ce gène sont identifiées chez toutes les espèces de mammifères, la protéine FOXP2 chez l'homme diverge par trois acides aminés (sur 751 au total) par rapport à la version présente chez la souris, et deux par rapport à la version chez le chimpanzé. Cela indique donc une pression sélective récente et forte: l'ancêtre commun des primates et des rongeurs a vécu voici 130 millions d'années (un acide aminé modifié), alors que celui des chimpanzés et des hommes vivait il y a seulement 6 millions d'années (deux acides aminés modifiés) (Enard et al., 2002). Une étude récente (Krause et al., 2007) a identifié, chez l'homme de Néandertal (*Homo sapiens neanderthalensis*), la même version du gène FOXP2 que celui chez l'homme. Les auteurs proposent aussi que le balayage sélectif (le processus qu'une mutation avantageuse remplace toute autre variation présente à ce locus) se soit passé voici quelques 300 000 ans, avant la séparation de ces deux espèces.

L'analyse des modèles animaux suggère que le gène FoxP2¹ joue d'abord un rôle dans l'apprentissage et la coordination des mouvements complexes, d'où son influence sur le langage humain à travers l'articulation des mots (Teramitsu and White, 2008). Particulièrement, puisque la parole chez l'homme et les vocalisations acquises chez les oiseaux chanteurs présentent des parallèles comportementaux et neuraux, les oiseaux chanteurs fournissent un excellent modèle pour étudier le mécanisme sous-tendant la parole chez l'homme. Des études par le groupe de Scharff ont montré que le gène FoxP2 joue un rôle important dans l'apprentissage moteur vocal auditivement guidé (dans les ganglions de la base) chez les oiseaux chanteurs comme chez l'homme (Rocheffort et al., 2007), et le « knockdown » du gène FoxP2 (i.e. éteindre/'réduire au silence' systématiquement l'expression de ce gène en utilisant la technique d'ANR interférence) chez les oiseaux chanteurs aboutit à une imitation incomplète et inexacte des chansons du tuteur (Haesler et al., 2007). Ces résultats suggèrent par ailleurs une connexion dans le cerveau entre les régions sous-tendant la perception auditive et les régions sous-tendant le mouvement vocal chez les oiseaux chanteurs comme chez l'homme.

¹ On écrit par convention le nom des gènes humains en lettres majuscules. En revanche, chez les animaux, seule la première lettre du nom des gènes est en majuscules.

Néanmoins, le gène FOXP2 s'exprime en fait non seulement dans le cerveau (le cervelet, les ganglions de la base et les régions frontales inférieures) mais aussi dans d'autres tissus tels que les poumons, l'œsophage et le cœur. Les travaux préliminaires du groupe de Daniel H. Geschwind ont récemment montré que le gène FOXP2, comme plusieurs autres gènes, serait impliqué dans le mécanisme de la croissance des neurones et de leur connectivité dès le début du développement nerveux fœtal (Vernes et al., 2007). Ainsi, bien que le gène FOXP2 ait une fonction importante dans le langage, il ne peut pas être considéré comme le gène du langage humain : il semble être impliqué dans un mécanisme comprenant le langage mais d'une manière plus générale, tandis que d'autres gènes impliqués dans le langage resteraient encore à découvrir.

Si l'on regarde les différences au niveau du cerveau entre les espèces de primates humains et non-humains, elle ne concerne pas seulement la taille, mais aussi la structure cérébrale. Une étude très récente (Rilling et al., 2008) a montré une grande différence de faisceau arqué (un ensemble d'axones impliqué dans le langage humain) entre l'homme, le chimpanzé et le macaque. Rilling et al. (2008) ont observé, en utilisant la méthode de tractographie, une projection saillante du faisceau arqué vers le lobe temporal chez l'homme tandis que cette projection est absente ou très faible chez les primates non-humains (Figure I.1). Selon les auteurs, la spécialisation de cette projection est probablement liée à l'évolution de langage.

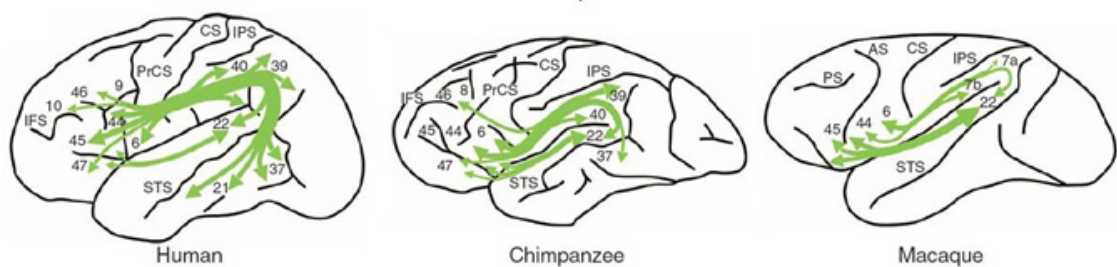


Figure I.1

Certes, ces informations disponibles restent fragmentaires, pourtant les progrès accomplis dans les différents domaines nous permettent de faire avancer la discussion et d'approcher la vérité de l'évolution de langage. Ce qui est certain est que notre capacité du langage repose sur un cerveau équipé de sa propre structure avec des régions cérébrales interconnectées ; ce cerveau rend possible notre capacité ultérieure à apprendre à écrire et à lire.

I.2. La lecture et la reconnaissance visuelle de mots

I.2.1. L'histoire de la lecture

Si toutes les communautés humaines ont leur propre langue, toutes les langues n'ont pas leur écriture. L'écriture est un mode de communication qu'utilisent les hommes pour matérialiser leurs pensées. Par l'écriture, les peuples consignent leur histoire, véhiculent leur culture, leur littérature, leur science. La lecture est l'activité cognitive de décodage des symboles écrits de l'écriture. De même que l'écriture est une invention humaine récente, la lecture est une faculté cognitive inventée par l'homme, en même temps que l'écriture.

Dans l'histoire humaine, l'écriture et la lecture sont apparues beaucoup plus tard que le langage articulé.

Le Sumérien est la première langue écrite connue. Elle est née en Mésopotamie vers la deuxième moitié du quatrième millénaire av. J.-C., donc il y a quelques 5000—5500 ans (Glassner, 2001). Son système d'écriture est le cunéiforme. Le nom cunéiforme signifie « en forme de coin ». Le sumérien est une langue agglutinante où chaque mot est formé de multiples morphèmes associés les uns aux autres, dans le sens opposé aux langues isolantes (comme le chinois) où chaque mot n'existe que sous une forme fixe.

Plus d'un millénaire plus tard est né l'alphabet, qui est utilisé largement dans les systèmes d'écriture de nos jours. Un alphabet est un ensemble ordonné de symboles destiné à représenter plus ou moins précisément une langue. Les premiers alphabets de l'histoire sont l'alphabet ougaritique (vers 1500 av. J.-C.) et l'alphabet linéaire (vers 1400-1050 av. J.-C.). C'est vers 850 avant notre ère qu'apparaît un alphabet consonantique phénicien de 24 signes qui aura une incidence capitale dans l'histoire de l'humanité, puisqu'il sera repris, avec quelques modifications, par les Arabes, les Hébreux, les Romains et les Grecs -- ces derniers inventant la notion des voyelles et à partir de là le système alphabétique est inventé.

Cela ne fait donc que quelques cinq mille ans que l'être humain écrit et lit – un instant au regard de l'évolution humaine. Notre capacité à lire pose donc une question : comment notre cerveau peut-il être adapté à la lecture, avec précision et rapidité, alors que cette activité n'est inventée que depuis quelques 5000 ans ? Si le langage est probablement le produit de la sélection naturelle, nos cerveaux n'ont pas évolué pendant ces derniers milliers d'années pour nous permettre d'apprendre à lire. Autrement dit, nous ne venons pas au monde avec un cerveau qui s'adapte automatiquement aux problèmes particuliers que pose la lecture. Pourtant, nous acquérons une capacité remarquable de lire en seulement quelques ans. Lorsque nous lisons, nous pouvons identifier plus de 10 caractères en une fraction de seconde (Erdmann and Dodge, 1898). Il semble vraisemblablement que notre cerveau puisse s'adapter à l'environnement culturel en reconvertissant nos anciens réseaux cérébraux de primates, ou une architecture de « pré-représentations » pour reprendre le terme de Changeux (Changeux, 1983) aux nouvelles fonctions uniques chez l'homme, telles que la lecture (Dehaene, 2007).

Comment cette adaptation se met-elle donc en place pour la lecture ? Puisque tout le monde doit acquérir cette capacité au cours de l'enfance, dans la section suivante nous allons voir dans un premier temps comment l'enfant apprend à lire. Un aperçu sur des déficits en lecture, développementaux ou acquis, nous donnera par ailleurs des indices sur le mécanisme de lecture.

I.2.2. Apprentissage de la lecture et déficits en lecture

I.2.2.1. Apprentissage de la lecture

Tous les enfants du monde, indépendamment de leur langue maternelle, acquièrent l'essentiel de leur langue maternelle en un temps relativement court. Les aires cérébrales sous-tendant le langage se spécialisent progressivement au cours de la première année, et le vocabulaire explose et la grammaire se met en place dès la deuxième ou troisième année. Au moment où l'enfant apprend à lire (à l'âge de 5-6 ans) il est supposé posséder un vocabulaire de plusieurs milliers de mots, une présentation détaillée de la phonologie de sa langue et une maîtrise des principales grammaires, tandis que le système visuel

ventral est probablement encore dans une période d'intense plasticité. Le système visuel se structure précocement. Dès les premiers jours de vie, le bébé apprend à faire des distinctions raffinées entre les visages de personnes qui l'entourent. Pourtant, ce processus de spécialisation semble continuer pendant au moins une dizaine d'années (Gathers et al., 2004; Brem et al., 2006).

Pour le processus d'apprentissage de la lecture, Uta Frith a proposé un modèle de la lecture à trois stades pour mettre en place, développer et automatiser les processus d'identification de mots (Frith, 1985); voir aussi (Gough and Hillinger, 1980; Gough and Walsh, 1991). Tandis que ce modèle est largement admis, la notion de « stades discrets » (i.e., chaque étape se met en place grâce aux acquis obtenus au cours des étapes précédentes) a été critiquée (Munakata et al., 1997; Rayner et al., 2001). Les contradicteurs ont proposé un processus non défini en stades d'apprentissage, en partageant les hypothèses fondamentales (Rayner et al., 2001).

Selon Frith, la première étape de l'acquisition de la lecture, qui survient vers 5-6 ans, est **logographique**. L'enfant essaie de reconnaître les mots de la même manière que des objets ou des visages. A ce stade, l'enfant ne décode pas la structure du mot. Il n'exploite que quelques indices visuels saillants et ne tient pas compte de la prononciation. C'est la raison pour laquelle à cette étape, la lecture de l'enfant est qualifiée de « pseudo-lecture » par voie brute visuo-sémantique.

Par la suite, l'enfant doit apprendre à associer des informations visuelles avec leur prononciation par le biais d'une procédure systématique de conversion des graphèmes en phonèmes (*la voie **graphème-phonème***). L'enfant s'entraîne à assembler ces phonèmes isolés ou complexes pour former des mots. Cette procédure se met en place au cours de la seconde étape de l'apprentissage de la lecture, l'étape *phonologique*, qui apparaît au cours des premiers mois d'école.

Enfin, lors de la troisième étape, l'étape *orthographique*, l'enfant acquiert une lecture experte en mettant en place un vaste répertoire d'unités visuelles. Il lit les mots en utilisant « une seconde voie » de lecture (*la voie **lexicale** ou **lexico-sémantique***), qui vient progressivement supplanter la voie de décodage graphème-phonème. Lors de cette phase, les mots seraient analysés en unités orthographiques sans recours à la conversion phonologique. Une caractéristique significative de cette étape est la reconnaissance parallèle des mots, et que l'effet de la longueur du mot disparaît.

Au niveau cérébrale, des études en neuroimagerie ont mis en évidence que le développement de la lecture est associé au moins avec deux patterns de changement dans les activités cérébrales : une activité augmentée dans les gyri temporal moyen et frontal inférieur, et une activité diminuée dans le cortex temporal inférieur droit (Turkeltaub et al., 2003). D'autres études, en potentiels évoqués, ont aussi montré que lors de l'apprentissage de lecture, pendant les deux premières années, la réponse de l'onde N1 est réglée aux mots écrits (Maurer et al., 2006). Un réseau cérébral sous-tendant la lecture est formé assez tôt chez les enfants après une période courte d'apprentissage (Gaillard et al., 2003), bien que un processus de spécialisation semble continuer encore pendant une dizaine d'années (Brem et al., 2006).

1.2.2.2. La dyslexie

Même après plusieurs années d'apprentissage de la lecture, certains enfants peuvent présenter un trouble spécifique de son acquisition, et ce indépendamment d'autres troubles d'apprentissage. La dyslexie se définit par une difficulté durable et spécifique de

l'apprentissage de la lecture, qui ne peut s'expliquer ni par une déficience intellectuelle, ni par un déficit perceptif, ni par d'autres facteurs environnementaux et/ou socioculturels. En France, on estime qu'entre 6 et 8% des enfants de CE1 souffrent de dyslexie (selon Expertise collective de l'INSERM : Dyslexie, Dysorthographe, Dyscalculie, 2007)

Au début du 20^{ème} siècle, Morgan, Hinshelwood et Orton, parmi les premiers auteurs à avoir observé et étudié la dyslexie, l'envisageaient comme une pathologie visuelle, « une cécité congénitale aux mots » (voir Anderson and Meier-Hedde, 2001 pour revue). Selon eux, le système visuel des dyslexiques mélangerait et confondrait certaines lettres et en particulier celles qui se ressemblent en miroir (« b » et « p » ou « b » et « d »). Cependant, de nombreuses études de nos jours suggèrent que la majorité des enfants dyslexiques souffrent avant tout d'une anomalie fondamentale dans le décodage phonologique (Ramus et al., 2003; Leppanen et al., 2002; Maurer et al., 2003). Lorsque ces dyslexiques déchiffrent des mots, ils tentent bien de faire correspondre lettres et sons, mais leur maîtrise défaillante de cette conversion les amène à commettre des erreurs. La plupart du temps, ils essaient de « deviner » le mot à partir des quelques indices perçus et accèdent au sens des phrases en s'appuyant sur ce décodage partiel. Bien que certains chercheurs catégorisent la dyslexie en deux types : « *dyslexie phonologique* », la forme la plus fréquente, et « *dyslexie de surface* », un type moins fréquent (Castles and Coltheart, 1993), ces deux types ne représentent que des extrêmes et dans les faits les manifestations des troubles lexiques sont souvent plus confuses et moins tranchées. Ainsi, il serait plus prudent de considérer ces variations comme des manifestations différentes des troubles sans invoquer ni de rupture qualitative dans les manifestations des troubles ni d'origine distincte pour ces "types". Il est alors évidemment intéressant de connaître les raisons sous-jacentes à la dyslexie.

Pour décoder les mots nouveaux, il faut d'abord mettre en correspondance les graphèmes avec les phonèmes et puis assembler les unités résultant du décodage pour accéder aux mots. Le premier processus nécessite des habiletés d'analyse phonémique et le second implique la mémoire phonologique à court terme. Les déficits cognitifs correspondants de nature phonologique résulteront donc en des troubles dyslexiques (Ramus et al., 2003). Par ailleurs, plusieurs études ont mis en relief des déficits de précision et de rapidité dans l'accès au lexique chez les dyslexiques (e.g. Wolf and Bowers, 2000). Tandis que certains chercheurs pensent que ces déficits s'expliquent par les compétences phonologiques (Morris et al., 1998), d'autres chercheurs suggèrent que ces déficits auraient une deuxième source, reliée à l'accès lexical (Wolf and Bowers, 2000; Allor et al., 2001). En outre, des déficits visuels/visuo-attentionnels ont aussi été observés chez les dyslexiques. Certains d'entre eux sont souvent associés avec les déficits phonologiques et donc on ne peut pas nier l'hypothèse que ces derniers soient la cause principale du trouble dyslexique. Pourtant, le déficit de l'empan visuo-attentionnel est associé à certaines dyslexies indépendamment de toute atteinte phonologique et donc favorable à l'hypothèse de l'origine multifactorielle des troubles dyslexiques (Bosse et al., 2007).

Des études récentes en neuro-imagerie nous permettent d'approfondir les études sur les mécanismes cérébraux de la dyslexie (pour revue voir Expertise collective de l'INSERM : Dyslexie, Dysorthographe, Dyscalculie, 2007). Tandis que chez l'adulte normo-lecteur les régions cérébrales impliquées dans la lecture de mots sont dominées par un réseau hémisphérique gauche avec deux circuits postérieurs (ventral et dorsal) et un circuit antérieur (Pugh et al., 2000; Demonet et al., 2004; voir Figure I.2), des études chez les dyslexiques ont mis en évidence une réduction de l'activité des circuits postérieurs. Une étude en TEP (Paulesu et al., 2000; Paulesu et al., 2001) chez des adultes dyslexiques de trois nationalités différents (anglaise, italienne et française), par exemple, a mis en

évidence une sous-activation de la région temporale moyenne et inférieure gauche chez les patients dyslexiques par rapport à des contrôles, quelle que soit la langue (Figure 1.2). Ces résultats rejoignent ceux rapportés dans des autres études chez les enfants ainsi que chez les adultes (Simos et al., 2000). Plusieurs études ont par ailleurs montré une réduction de l'activation dans les régions pariéto-temporales gauches lorsqu'un processus phonologique est impliqué dans la lecture (Shaywitz et al., 2002).

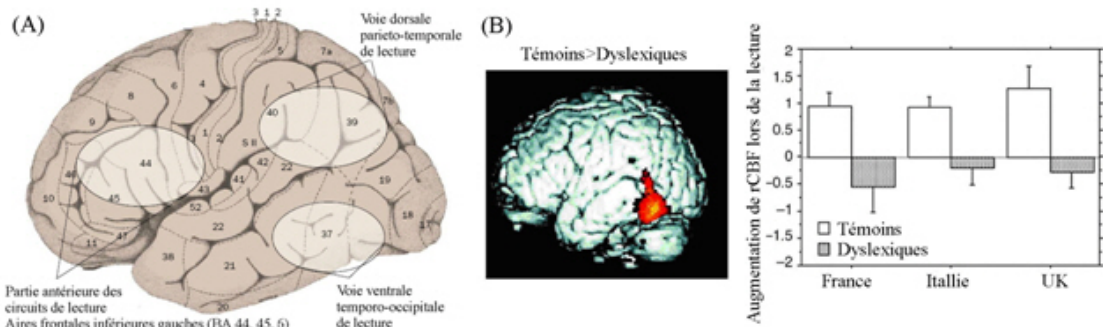


Figure 1.2

En outre, les études anatomo-pathologiques ou morphologiques ont suggéré l'existence d'anomalies structurales dans ces régions. Une augmentation de la densité de substance grise dans le cortex temporal (Silani et al., 2005) ainsi qu'une plus grande anisotropie au niveau des fibres de la substance blanche sous-jacentes à la jonction temporo-pariétale gauche ont été observées (Beaulieu et al., 2005; Klingberg et al., 2000); ces différences étaient en outre corrélées aux troubles de la lecture. Ces travaux suggèrent la possibilité d'une désorganisation précoce au cours du développement de cette région chez les dyslexiques, probablement en raison d'anomalies survenues au cours de la migration neuronale (Galaburda et al., 1985; Galaburda et al., 2006). Par ailleurs, bien qu'une sous-activation de la région frontale inférieure gauche ait été rapportée chez les dyslexiques dans certaines études (Paulesu et al., 1996), dans d'autres études une sur-activation de cette région est rapportée en réponse à des tâches de lecture, suggérant l'existence de mécanismes de compensation du cortex prémoteur visant à suppléer le dysfonctionnement des régions postérieures gauches (Shaywitz et al., 1998; Georgiewa et al., 2002).

Très récemment, Rauschecker et al. (2009) ont rapporté un cas de dyslexie (fille de 15 ans) qui avait été soignée à l'âge de 5 ans par radiothérapie pour une tumeur au cerveau. L'étude en tractographie a indiqué que chez cette fille il manquait les faisceaux arqués (AF) et les faisceaux longitudinaux supérieurs (SLF) dans les deux hémisphères, tandis qu'autres faisceaux de substance blanche (tels que le faisceau pyramidal et le faisceau occipito-frontal) restaient intacts. Malgré l'anomalie du faisceau arqué, l'enfant dyslexique gardait la capacité du langage oral avec un pattern normal d'activité dans l'hémisphère gauche. Ces auteurs proposent que l'anomalie des SLF serait la cause principale des déficits en lecture et visuo-spatiaux chez cette patiente, mais la perte du AF pourrait aussi constituer une cause du déficit en lecture.

Du point de vue de la génomique, des récentes études ont confirmé le caractère d'hérédité des déficits dyslexiques, surtout concernant les troubles du langage écrit. A ce jour, en utilisant une technique d'interférence ARN *in utero*, 4 gènes candidats (*DYX1C1*, *DCDC2* et *KIAA0319*, et *ROBO1*) ont été identifiés comme pouvant être associés à une susceptibilité génétique à la dyslexie, via leurs effets sur la migration neuronale (Meng et al.,

2005; Paracchini et al., 2006). Pourtant il faut noter que tous les cas de dyslexie ne sont pas nécessairement d'origine génétique – ils seront le résultat de la combinaison des facteurs génétiques et des facteurs non génétiques (environnementaux).

I.2.2.3. L'alexie pure

A l'inverse de la dyslexie, l'alexie pure n'est pas un trouble développemental apparaissant au cours de l'apprentissage de la lecture mais acquis à l'âge adulte, fréquemment à la suite d'un infarctus de l'artère cérébrale ou d'un accident.

En 1892, le neurologue français Joseph-Jules Déjerine observe, pour la première fois, que la lésion d'une partie des aires visuelles de l'HG entraîne une perte sélective des capacités de lecture, connue aujourd'hui sous le nom d'«alexie pure». Certes, des déficits visuels sont observés chez ce patient – il ne voit plus bien (moins net) et ne distingue plus les couleurs (hémi-achromatopsie) dans la partie droite de l'espace. Néanmoins, ces déficits ne suffisent pas à expliquer la perte sélective de la capacité à reconnaître des mots. On la qualifie de « pure » dans la mesure où le langage oral et l'écriture sont intacts; la reconnaissance visuelle des objets, des visages, des dessins et des chiffres reste largement préservée (on parle donc aussi d' « alexie sans agraphie »); de même que la reconnaissance tactile ou gestuelle des lettres. Tandis que ce patient n'a jamais pu réapprendre la signification des lettres et des mots, l'autopsie quatre ans plus tard révèle des lésions affectant la partie postérieure dans l'hémisphère gauche – le lobe occipital et plus particulièrement les circonvolutions de la pointe occipitale, de la base du cunéus, ainsi que de celle du lobule lingual et du lobule fusiforme (Bub et al., 1993 ; Damasio and Damasio, 1983 ; Dehaene, 2007).

Pour expliquer le fait que la lésion touchant les aires visuelles affecte sélectivement la lecture, Déjerine propose qu'il existe un « centre visuel des lettres » dans le cerveau localisé au niveau du gyrus angulaire (Damasio and Damasio, 1983). D'après lui, ce centre lui-même resterait intact chez son patient alexique mais la lésion perturberait la transmission des informations visuelles vers ce centre chez son patient alexique, ou autrement dit, le « centre visuel des lettres » serait déconnecté. Ainsi, ce patient est capable de voir les formes des lettres et de les traiter comme des objets visuels, mais il n'est pas capable de les reconnaître comme formant des mots. Depuis les observations de Déjerine, de nombreux cas d'alexie pure ont été étudiés. Ces patients sont similaires au cas rapporté par Déjerine, montrant le même tableau clinique caractéristique. Cependant, une source de variabilité sépare nettement deux catégories de patients (Hanley and Kay, 1996). Certains d'entre eux, comme le cas rapporté par Déjerine, ne parviennent plus à lire ni les mots ni les lettres ; d'autres, cependant, conservent la capacité à nommer les lettres et parviennent à déchiffrer les mots par le biais d'une procédure lettre-par-lettre. Pour ces derniers, le déficit se caractérise par un extrême ralentissement du temps de lecture, proportionnel au nombre de lettres que comprend le mot.

Grâce à l'IRM, il est aujourd'hui possible d'observer *in vivo* les lésions de patients alexiques. Cohen et al. (2000) ont proposé que des lésions ou dysconnexions dans une région occipito-temporale ventrale, siège de la « forme visuelle des mots » d'après eux, seraient responsables de l'alexie pure au niveau neurologique (Cohen et al., 2000, 2003 ; Epelbaum et al., 2008). Pourtant, ce rapport reste discuté (Hillis et al., 2005; Price and Devlin, 2003); voir aussi Chapitre I.2.4.2). Il faut noter que les patients alexiques ont souvent une lésion étendue, et malgré l'absence d'agraphie, d'aphasie, ou de déficit d'épellation orale, ont été souvent rapportés des difficultés dans la dénomination de couleur et dans le traitement perceptuel des images (Damasio and Damasio, 1983 ; Behrmann et

al., 1998; Warrington and Shallice, 1980; voir aussi Price and Devlin, 2003). Tout cela rend complexe l'explication de l'alexie pure.

Bien que le rôle exact de la région occipito-temporale ventrale reste discuté, de nombreuses études sur l'apprentissage de la lecture et sur les déficits en lecture s'accordent sur le fait que cette région joue un rôle critique dans la lecture de mots. Avant de discuter et de préciser la fonction de la région occipito-temporale ventrale dans la lecture, dans la section suivante nous présenterons les modèles de lecture de mots pour avoir une vue panoramique.

I.2.3. Modèles de la lecture de mots

Depuis un siècle et demi, de nombreuses études ont été réalisées pour tenter d'expliquer le mécanisme sous-tendant la lecture. Si les premières découvertes neurologiques étaient obtenues à partir d'observations cliniques, plusieurs modèles **psycholinguistiques** ont été proposés dans le dernier siècle, en se concentrant sur la complexité des fonctions langagières elles-mêmes plutôt que sur les mécanismes neurologiques sous-jacents. Plus récemment, les nouvelles techniques (notamment en neuroimagerie) nous permettent d'examiner les modèles psycholinguistiques et de les lier aux bases neurologiques correspondantes afin d'avoir une vue d'ensemble (**neuropsycholinguistique**) sur la lecture de mots.

I.2.3.1. Modèles psycholinguistiques

L'étude des processus cognitifs mis en œuvre dans le traitement du langage constitue le domaine de recherche de la psycholinguistique. La littérature psycholinguistique distingue classiquement deux grands types de modèles de lecture de mots isolés : modèles à double voie et modèles à voie unique. Le premier suppose l'existence de deux mécanismes de traitement fonctionnellement indépendants : la lecture de mots familiers d'une part, celle de mots nouveaux ou pseudomots (donc non-familiers) d'autre part (Marshall and Newcombe, 1973) ; Coltheart, 1978 ; Coltheart et al., 2001; Zorzi et al., 1998; Perry et al., 2007). Le second, au contraire, suppose qu'il n'y a qu'un système unique sous-tendant la lecture de l'ensemble des catégories d'items orthographiques (Seidenberg and McClelland, 1989; Ans et al., 1998)

I.2.3.1.1. Modèle de la lecture double-voie

Depuis les premières études sur la dyslexie, les données comportementales suggèrent qu'il y aurait plus d'une seule voie dans le traitement de mots visuels. Un type de patients dyslexiques, connus sous le nom de dyslexiques de surface, garde la capacité à lire les mots inconnus sans signification mais n'arrive pas à lire les mots irréguliers (e.g. yacht). Au contraire, un autre type de patients, connus sous le nom de dyslexiques phonologiques, montre la dissociation inverse. Une interprétation évidente pour expliquer cette dissociation est qu'il y aurait deux capacités dissociables : la capacité à générer le son d'un mot à partir de lettres composant ce mot, et la capacité à lire les mots ayant des patterns d'écriture uniques (Marshall & Newcombe, 1973).

Modèle de la lecture double-voie classique

Selon les modèles double-voie classique (Coltheart, 1978 ; Morton and Patterson, 1980 ; Figure I.3), la capacité à identifier un mot s'opère de deux manières: soit par un processus

d'accès direct à une sorte de lexique mental qui se constituerait pendant des années d'entraînement à lire les mots, soit par un processus d'accès indirect par la transformation de l'information visuelle en information phonologique. Dans un premier temps, l'analyse visuelle graphique correspond au traitement perceptif. Puis deux voies parallèles sont possibles.

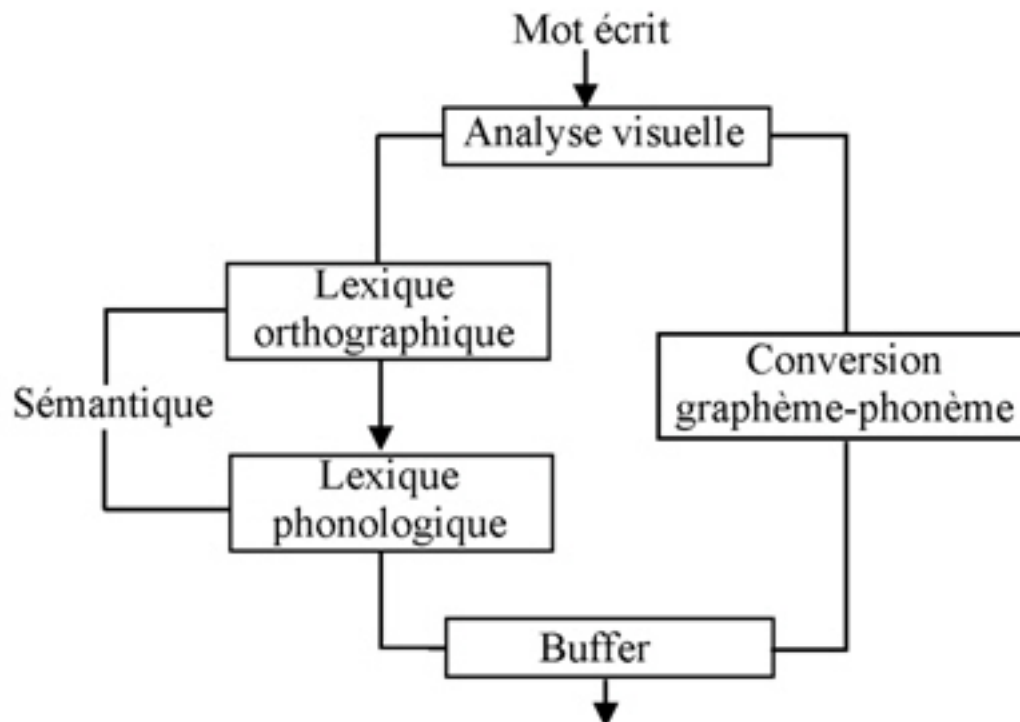


Figure I.3

La voie indirecte, autrement dit la voie d'assemblage ou non-lexicale, est le processus qui consiste à mettre en relation l'orthographe et la phonologie des mots, permettant la lecture des mots inconnus ou non-familiers. Du point de vue développemental, ce mode d'identification des mots correspond, dans les modèles à étapes de l'apprentissage, à la phase *phonologique* – l'effort attentionnel est principalement consacré à la mise en correspondance des formes visuelles et des formes sonores (Frith, 1985). L'utilisation de cette voie suppose une segmentation des mots en graphèmes, puis une mise en correspondance entre ces graphèmes et les phonèmes correspondants, et ensuite ces phonèmes sont assemblés et le mot est prononcé sur la base du code phonologique.

La voie directe, autrement dit la voie d'adressage ou lexicale, contrairement à la voie indirecte, accède directement aux informations orthographiques des mots familiers stockés au cours de l'apprentissage puis au réseau sémantique. Le lecteur doit avoir été confronté plusieurs fois au mot pour l'enregistrer en mémoire. Cette voie d'adressage ne permet que de connaître les mots visuellement familiers et elle n'arrive pas à déchiffrer des mots visuellement non-familiers (nouveaux ou écrits dans un format non familier).

Au niveau clinique, un déficit de la voie indirecte rend compte du trouble spécifique de la dyslexie phonologique, tandis que la dyslexie de surface s'explique par une perte de la voie directe de lecture. Néanmoins, de nombreuses études ont remis en cause les principes d'indépendance des voies et de traitement de type 'tout ou rien'. En réponse à ces critiques,

Coltheart et al. (2001) ont proposé plus tard une nouvelle version du modèle double-voie, dans laquelle le système impliquerait un traitement en cascade plutôt qu'un traitement de type 'tout ou rien'.

Modèle double-voie à traitement en cascade : DRC

Sur la base des modèles double-voie classique s'est développé le modèle double-voie en cascade (DRC, dual route cascaded model ; Coltheart et al., 2001). Le modèle DRC se caractérise par trois principes : (I) l'activation est graduelle, au contraire de 'tout ou rien' comme dans la version antérieure (Coltheart, 1978) ; (II) le traitement opère en cascade, autrement dit, la lecture de mots suppose la mise en jeu parallèle des deux voies, directe et indirecte; et (III) le traitement, tout au moins celui dans la voie directe, est interactif, autrement dit, chaque module et ses modules adjacents sont connectés de manière bidirectionnelle.

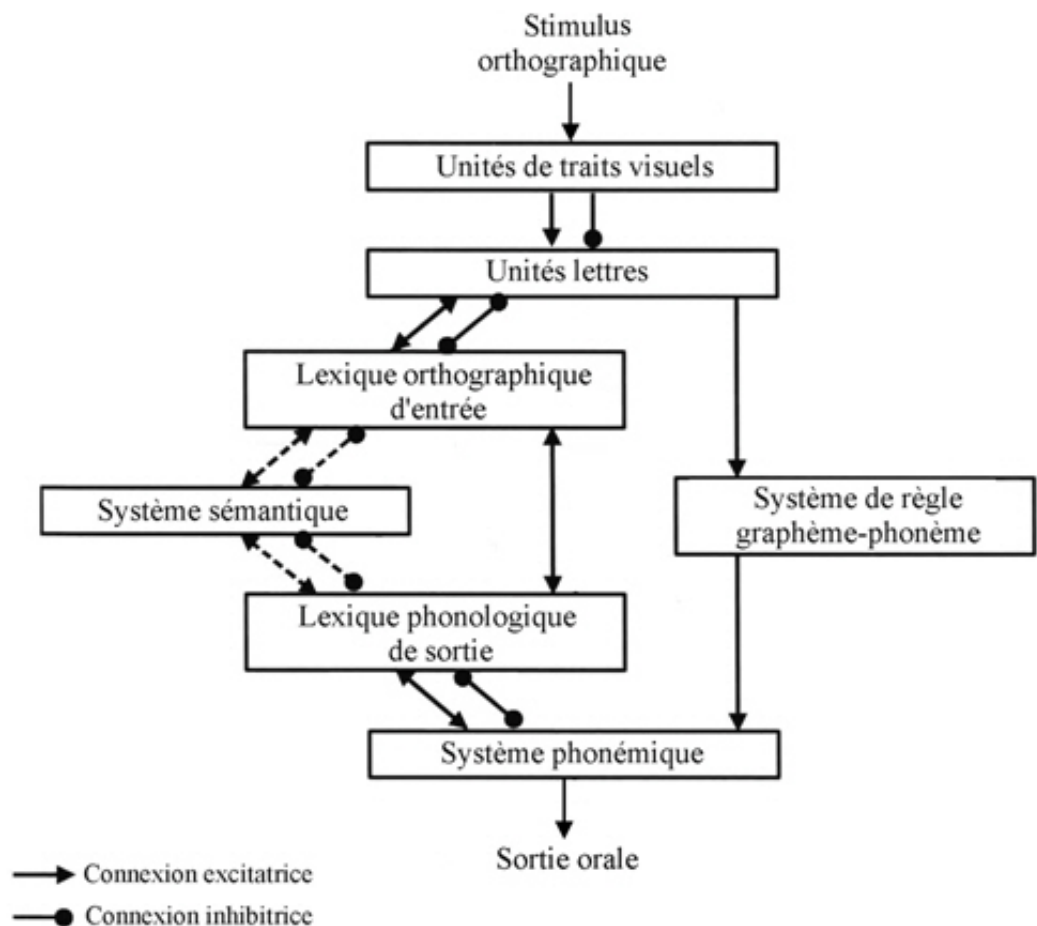


Figure 1.4

Selon le modèle DRC (Figure I.4), la voie directe est composée d'un système de reconnaissance visuelle et d'un système de production phonologique. Le système de reconnaissance visuelle comprend une couche d'entrée représentant le traitement des traits visuels, la couche suivante permettant le traitement des unités « lettres », et enfin la troisième couche du modèle représentant l'accès aux formes orthographiques des mots. Le système de production phonologique comprend quant à lui une représentation des mots sous forme phonologique, puis un transfert au niveau phonémique. La voie indirecte partage avec la voie directe les couches d'unités de traits visuels et de lettres et le système phonémique. Elle contient par ailleurs un système de conversion graphème/phonème.

Le traitement débute simultanément dans les deux voies quelle que soit la séquence de lettres présentée. La voie directe intervient de manière prépondérante pour la lecture des mots fréquents, tandis que la lecture des mots peu fréquents et des pseudomots est possible grâce à la voie indirecte. Les informations phonologiques issues de ces deux voies convergent vers le système phonémique de sortie. Ces deux voies sont indissociables puisque la voie indirecte est nécessaire à la reconnaissance de nouveaux mots, reconnus ensuite grâce à la voie lexicale.

Modèle deux-voie connexionniste : CDP & CDP+

Un autre modèle à deux-voie, le modèle deux-voie connexionniste (CDP, connectionist dual process), a été proposé par Zorzi et al. (1998). Le terme 'connexionniste' indique que les fonctions cérébrales peuvent être décrites à l'aide de réseaux d'unités simples interconnectées. Dans le modèle CDP, la voie directe et la voie indirecte se distinguent par les manières différentes de connectivité entre l'entrée orthographique et la sortie phonologique. La voie indirecte (ou d'assemblage) repose sur un réseau associatif de deux couches (sans unités cachées), tandis que la voie directe (ou d'adressage) repose sur une connectivité médiée (via des unités cachées). Ce modèle comprend par ailleurs un système de décision phonologique (autrement dit, un tampon de sortie phonologique). Il reçoit les informations sorties des deux voies en parallèles, et la décision est basée sur l'interaction compétitive des activations entre ces deux voies. Donc, ce modèle garde l'architecture connexionniste mais il fait une distinction claire entre le traitement direct et indirect.

Une nouvelle version de CDP, le CDP+, a été récemment proposé par le même groupe (Perry et al., 2007 ; Figure I.5). Pour la voie indirecte, le CDP+ a gardé le réseau de deux-couches de CDP (Réseau sus-lexique TLA) en ajoutant la décomposition graphémique sérielle (nœuds de lettre) et le 'tampon graphémique' (nœuds de graphème) pour mieux traiter les graphèmes. Pour la voie directe, il a adopté et imbriqué celle de du modèle DRC (Coltheart et al., 2001) pour mieux saisir les effets liés au traitement orthographique et à l'accès au lexique (Perry et al., 2007). Ainsi, d'une part, comparé au modèle CDP, le CDP+ a amélioré sa capacité à lire des non-mots ; d'autre part, comparé au modèle DRC, le CDP+ est capable d'apprendre et de produire les effets de consistance graphème-phonème (Perry et al., 2007).

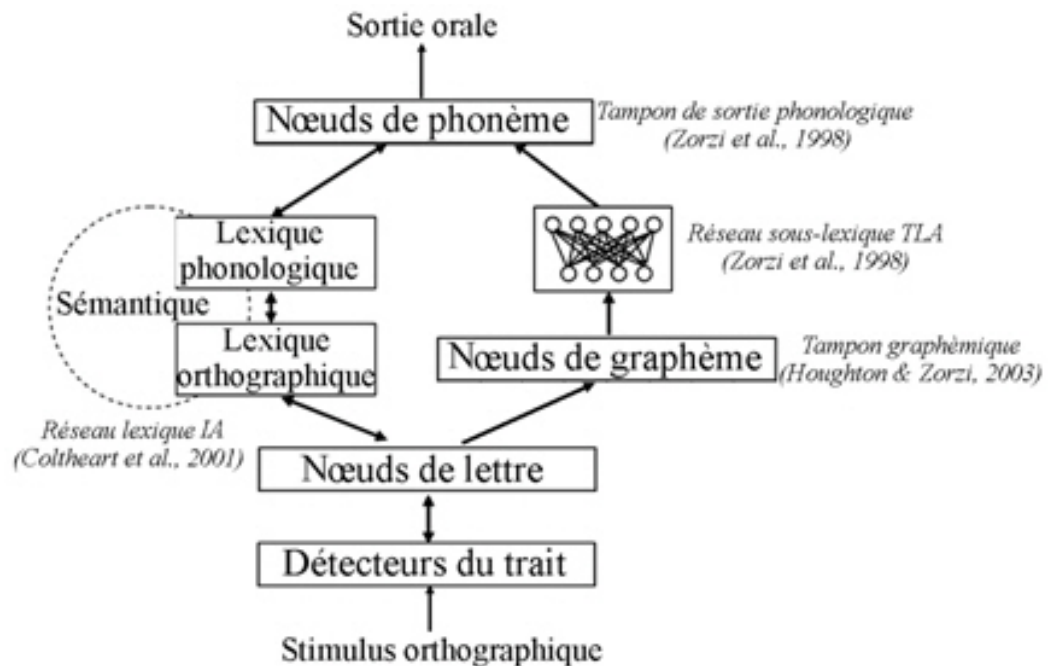


Figure 1.5

Modèle double-voie modifié

Enfin, regardons un modèle proposé par Warrington et Shallice (1980). Si ce modèle semble simple, incomplet et être en accord avec les autres modèles mentionnés précédemment dans le cadre de la lecture à deux voies, il requiert une attention particulière. Tandis que tous les modèles que nous avons déjà mentionnés comprennent un module de « lexique orthographique » (ou « système de la forme visuelle des mots » dans certaines littératures) dans la voie directe pour les mots entiers (Coltheart, 1978, 2001; Morton & Patterson, 1980), Warrington et Shallice ont proposé dans leur modèle que la forme visuelle des mots (ou d'unités de mots) est aussi atteinte avant la conversion G-P. En d'autres termes, comme montré dans la figure 1.6, ce module de la « forme visuelle des mots » est partagé par la directe et la voie indirecte. Selon les auteurs, ce système de la « forme visuelle des mots » segmente, de manière parallèle, les séquences de lettres en unités familières ordonnées et les catégorise visuellement. Les composantes peuvent varier en taille, allant des graphèmes, syllabes, morphèmes aux mots entiers.

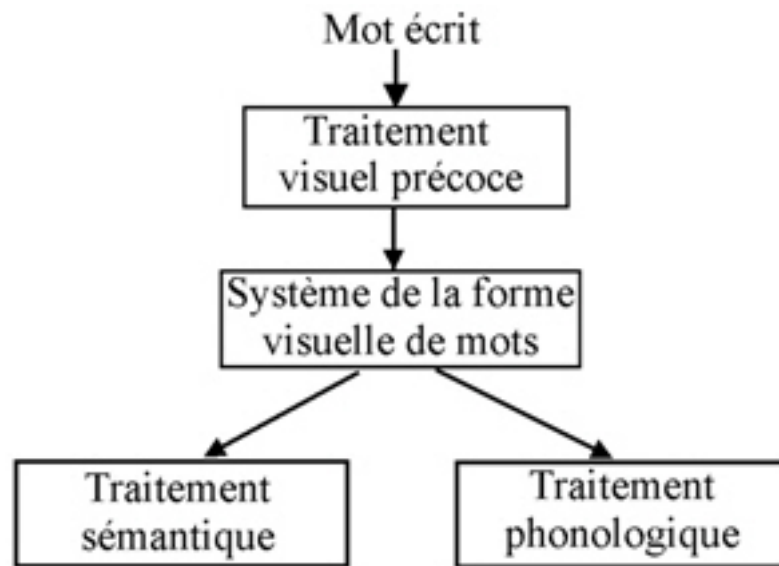


Figure I.6

Dans cette section, nous avons présenté les principaux modèles de lecture à deux voies. Bien qu'un accord général existe sur le cadre, les modèles diffèrent dans une certaine mesure au niveau des modules de traitement et de la relation entre eux. Par ailleurs, bien que le postulat de deux voies dans la lecture de mots soit largement admis, il existe aussi quelques modèles se basant sur une voie unique, que nous présentons brièvement dans la section suivante.

I.2.3.1.2. Modèle de lecture à une voie unique

Parmi les modèles de lecture à voie unique, les plus connus sont le modèle triangulaire (Seidenberg & McClelland, 1989) et le modèle multi-trace (Ans, Carbonnel & Valdois, 1998).

Modèle de lecture triangulaire

Les modèles à *traitement parallèle et distribué* (PDP) sont les modèles connexionnistes prédominants apparus dans les années quatre-vingt (Rumelhart et al., 1986). Comme indiqué par son nom, le traitement dans ces modèles se fait de manière parallèle et distribuée. Ainsi, un mot est présenté par un pattern d'activation et non par l'activation d'unités individuelles. Le modèle de lecture proposé par Seidenberg & McClelland (1989), connu sous le nom du 'modèle triangulaire', est un modèle PDP typique. Ce modèle implique l'interaction entre trois domaines de connaissance, soit l'orthographe, la phonologie et la sémantique (voir Figure I.7). Il n'y a pas de distinction de traitement entre les mots familiers et les pseudomots ou les mots non-familiers (i.e. voie directe et voie indirecte).

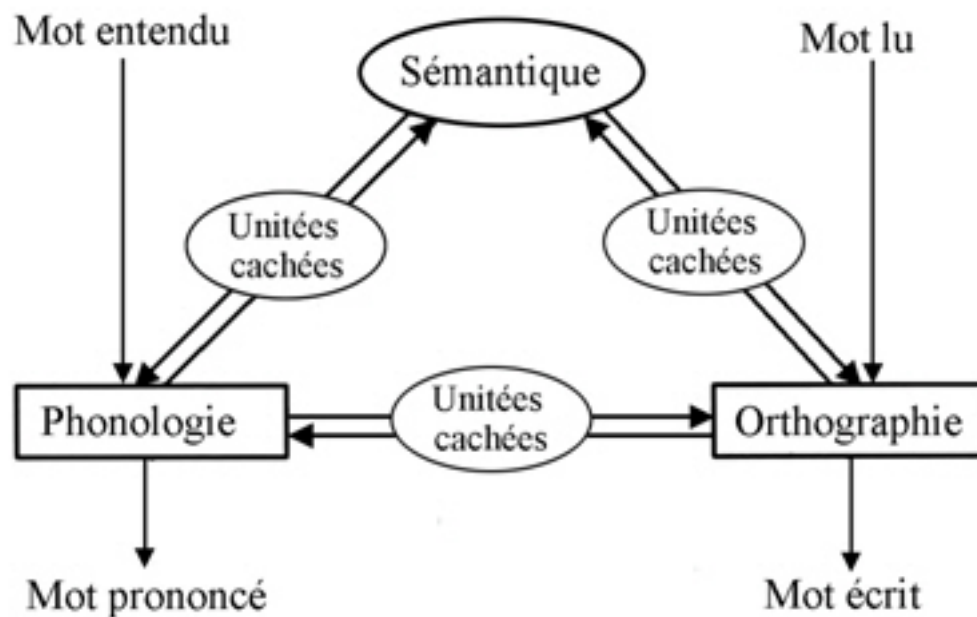


Figure 1.7

Pourtant, ce modèle postule l'existence de deux voies de traitement : la voie orthographe – phonologie et la voie orthographe – sémantique – phonologie. L'apprentissage de la lecture entraîne une adaptation des poids de connexion entre les formes orthographiques et phonologiques, et entre les formes orthographiques. Cependant, malgré les performances satisfaisantes de ce réseau en lecture de mots monosyllabiques, ce modèle est critiqué quant à ses incapacités à simuler la lecture de pseudomots et de mots polysyllabiques (Besner et al., 1990; Coltheart et al., 1993). La théorie sous-jacente à ce modèle semble difficile à imposer comme alternative satisfaisante au postulat des modèles double-voie.

Modèle de lecture multi-traces : ACV98

Un autre modèle de la lecture de mots proposé par Ans et al. (Ans, Carbonnel & Valdois, 1998) se base aussi sur une voie unique (Figure 1.8). L'information orthographique est toujours traitée par la même succession de couches neuronales, mais il intègre par ailleurs une double procédure de traitement. Contrairement aux modèles double-voie, ce modèle n'intègre pas de système de conversion graphème/phonème, mais suppose que la correspondance entre orthographe et phonographe émerge seulement lors de l'apprentissage des mots entiers et des syllabes de ces mots.

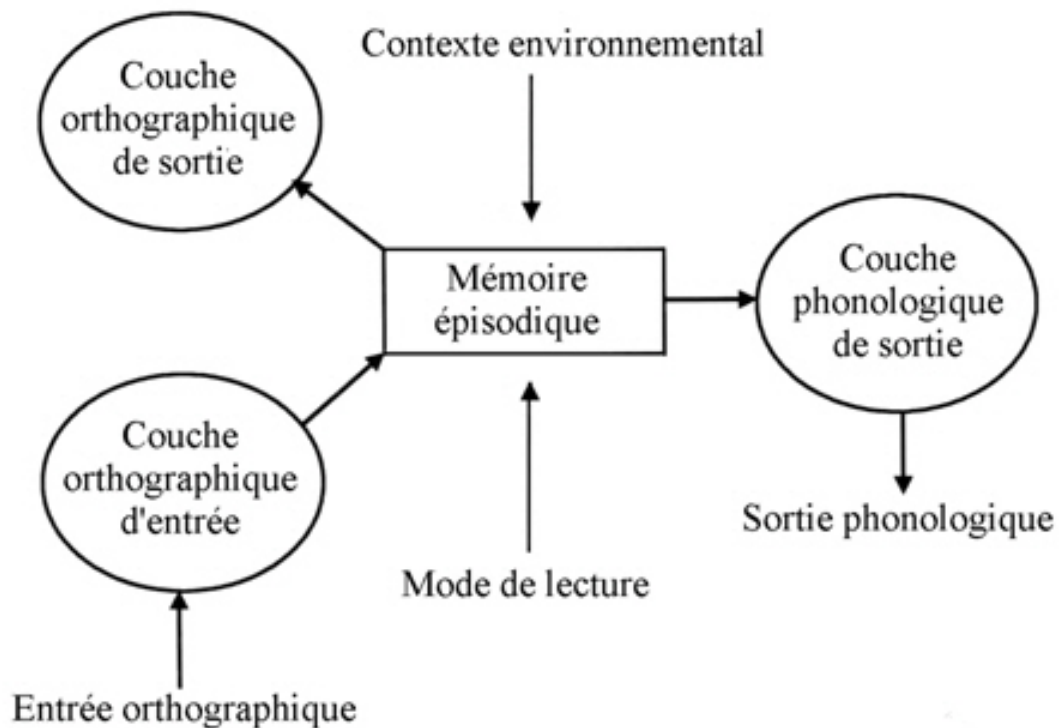


Figure 1.8

Malgré sa voie unique de traitement, ce modèle suppose deux modes de lecture pour générer la prononciation des séquences de lettres – global et analytique. Aucun de ces modes n'est spécifique au traitement d'un type d'items particulier (mots ou pseudomots), tandis que leur intervention est successive, le mode global opérant systématiquement avant une éventuelle implication du mode analytique. Le codage de l'entrée orthographique dépend à la fois du mode de lecture utilisé et du point de focalisation de la fenêtre visuo-attentionnelle. En mode global, la fenêtre visuo-attentionnelle englobe l'ensemble des unités codant pour chacune des lettres des mots ainsi que celles codant pour les espaces. En mode analytique, la fenêtre visuo-attentionnelle comprend seulement une partie réduite de la séquence de lettres, le reste servant de contexte aux lettres en cours de traitement. La présentation d'un mot ou d'une syllabe de ce mot au système engendre la création d'une trace de cette information en mémoire épisodique.

Ce modèle se caractérise par les processus attentionnels qui sont généralement écartés des modèles de lecture (Valdois et al., 2004) et il surmonte la faiblesse en lecture des mots polysyllabiques des modèles PDP (modèle triangulaire et ses variables). Bien qu'il n'explique pas parfaitement tous les déficits en lecture (Ans et al., 1998) et qu'il manque encore une implémentation détaillée (Cohen et al., 2008), ce modèle constitue probablement un modèle alternatif au postulat classique des modèles à deux voies.

Dans cette section, nous avons fait une revue sur les modèles psycholinguistiques de la lecture de mots. Le postulat des modèles de la lecture à deux voies est largement admis de nos jours, tandis que le modèle ACV98 reste un candidat alternatif. Si ces modèles psycholinguistiques nous ont apporté les connaissances solides sur le mécanisme de la lecture, il est important de savoir comment les structures cérébrales sous-tendent ces processus langagiers. D'une part, les modèles psycholinguistiques pourraient aider à comprendre le réseau cérébral sous-tendant la lecture; d'autre part, les données neurologiques pourraient servir à tester ces modèles et à lier les processus langagiers et

les activités cérébrales correspondantes pour approfondir notre connaissance sur la lecture et le langage.

I.2.3.2. Modèles neuropsycholinguistiques

L'étude sur localisation des aires cérébrales du langage a débuté au XIXe siècle grâce aux études sur la localisation des aires cérébrales du langage chez les aphasiques (Broca, 1864; Wernicke, 1874), se caractérisant par les observations cliniques des aires de Broca et de Wernicke. Paul Broca est l'un des premiers à établir un lien entre le langage et une partie postérieure de la circonvolution frontale inférieure de l'hémisphère gauche (l'aire de Broca), en autopsiant le cerveau d'un de ses patients décédés qui avait présenté une aphasie. On attribue généralement à l'aire de Broca un rôle central dans l'organisation du langage articulé. Une atteinte de cette aire peut entraîner une aphasie de Broca – le patient est incapable de formuler oralement ses idées alors que celles-ci sont intactes dans son esprit et la compréhension est peu touchée. Les symptômes de l'aphasie de Wernicke s'opposent à l'aphasie de Broca : tandis que le sujet a des problèmes de compréhension de la parole, la syntaxe et la grammaire ne sont que très peu touchées et l'articulation ne pose aucun problème (pourtant le discours est incompréhensible car dénué de sens). Le dommage fut identifié dans le cortex temporal supérieur gauche, et cette région nommée plus tard aire de Wernicke fut associée aux images auditives de la parole. Wernicke postula par ailleurs l'existence d'une connexion directe entre les aires de Broca et de Wernicke, et qu'une lésion de la matière blanche connectant ces deux aires provoquerait une incapacité à répéter un mot entendu, mais avec une capacité intacte de la compréhension et de la production. Ce type de syndrome de dysconnexion fut rapporté par (Lichtheim, 1885), et la connexion privilégiée entre le lobe frontal postérieur et le lobe temporal supérieur avait été décrite par Burdach et avait été nommée plus tard « le faisceau arqué de Burdach » (Bub et al., 1993; Springer and Deutsch, 1993).

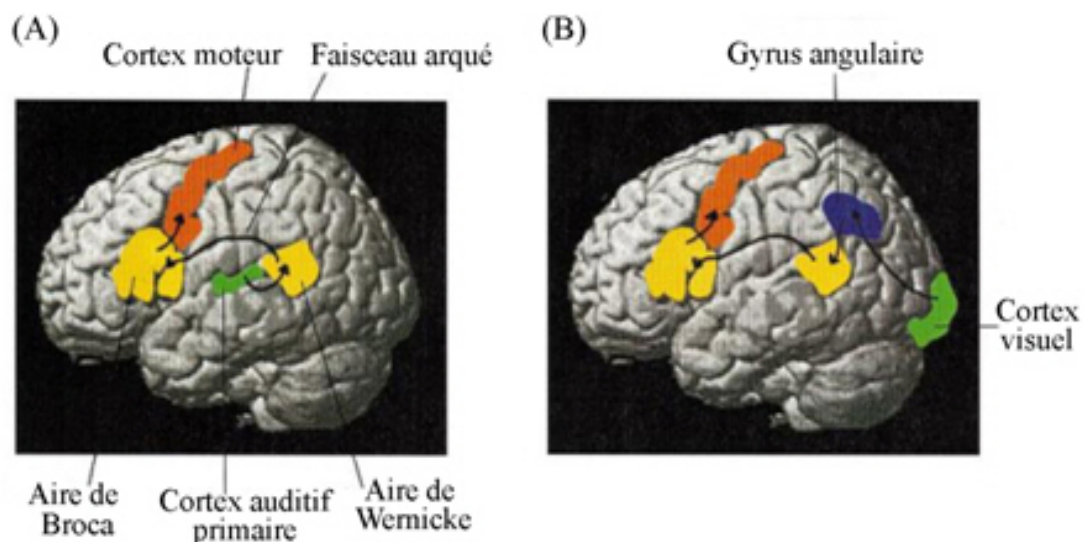


Figure 1. 9

La figure 1.9 illustre le modèle neurolinguistique primaire au XIXe siècle. Selon ce modèle, la répétition de mots entendus impliquerait le cortex auditif primaire pour traiter les informations acoustiques, la connexion à l'aire de Wernicke et puis à l'aire de Broca via le faisceau arqué, et enfin le cortex moteur pour générer de la parole ; et la lecture impliquerait le cortex visuel, le gyrus angulaire, et puis les connexions entre le gyrus angulaire et l'aire

de Wernicke et l'aire de Broca permettraient de faire le lien entre la forme visuelle d'un mot et sa forme auditive correspondante et la production de parole lors de la lecture à haute voix (Geschwind, 1965).

Dans ce modèle, donc, une région impliquée dans la lecture mais pas dans la répétition de mots entendus est le gyrus angulaire gauche, le siège du « centre visuel des lettres » d'après Déjerine (Dejerine, 1892; Bub, 1993 ; Damasio & Damasio, 1983 ; voir aussi Chapitre I.2.2.3 sur l'alexie pure). En ce qui concerne la neuropsychologie de la lecture, la conception du « centre visuel des lettres » est une contribution de Déjerine, et cette conception a été plus tard modifiée comme « région de la forme visuelle de mots », ou bien « lexique » orthographique. Son siège anatomique, pourtant, reste disputé comme décrit plus tard dans le Chapitre I.2.4.

Si les études réalisées au XIXe siècle nous ont apporté des connaissances primaires sur le langage et ses corrélats cérébraux, elles restaient dépendantes de nombreuses contraintes telles que la grande variabilité (et complexité souvent à cause d'une association avec d'autres troubles) des cas cliniques et les limites des méthodes d'investigation. De nos jours, les modèles simples du XIXe siècle ne suffisent plus à expliquer certains cas neuropsychologiques et la recherche de modèles plus convaincants s'avère primordiale.

I.2.3.2.1. Principaux modèles neurolinguistiques de la lecture

Si les données de neuroimagerie sont encore incomplètes, le modèle traditionnel du langage Broca-Wernicke du XIXe siècle est pourtant nettement amélioré aujourd'hui. Bien que ces deux régions jouent un rôle critique dans la perception et la production du langage, les études menées au cours de ces vingt dernières années ont relevé de nombreuses autres régions intervenant dans les mécanismes langagiers (Price, 2000; Bookheimer, 2002; Jobard et al., 2003). Des chercheurs ont tenté de définir les modèles de lecture, en tenant compte des connaissances neurolinguistiques et psycholinguistiques. Notons que la lecture ne se réduit pas à la lecture de mots : elle implique aussi la combinaison des mots en phrases et des phrases en discours, différents traitements étant impliqués. Notre travail de recherche portant sur la reconnaissance de mots isolés, nous nous concentrerons exclusivement sur les modèles de lecture de mots dans cette section.

Grossièrement, deux méthodes principales ont été utilisées dans ces travaux pour séparer les régions cérébrales impliquées dans les deux voies (Dehaene, 2007). La première méthode, qui est largement utilisée, consiste à comparer les activités cérébrales lors de la lecture de mots (souvent des mots fréquents) et lors de la lecture de pseudomots ; et la deuxième consiste à présenter les mêmes listes de mots mais dans des tâches différentes (e.g. tâche de rime vs. tâche d'orthographe, voir (Booth et al., 2003; Price and Friston, 1997). Par ailleurs, certaines études reposent sur les méta-analyses d'un grand nombre d'études utilisant les deux méthodes susmentionnées.

Deux principaux modèles neuropsycholinguistiques de la lecture sont présentés ci-après (Price, 2000 ; Jobard et al., 2003).

Modèle de traitement des mots isolés (Price, 2000)

Grâce à une série d'études en IRMf et sur la base du modèle neurologique du XIXe siècle et les modèles psycholinguistiques du XXe siècle, Price (2000) a proposé un modèle neuropsycholinguistique de traitement des mots lus et des mots entendus (voir Figure I.10).

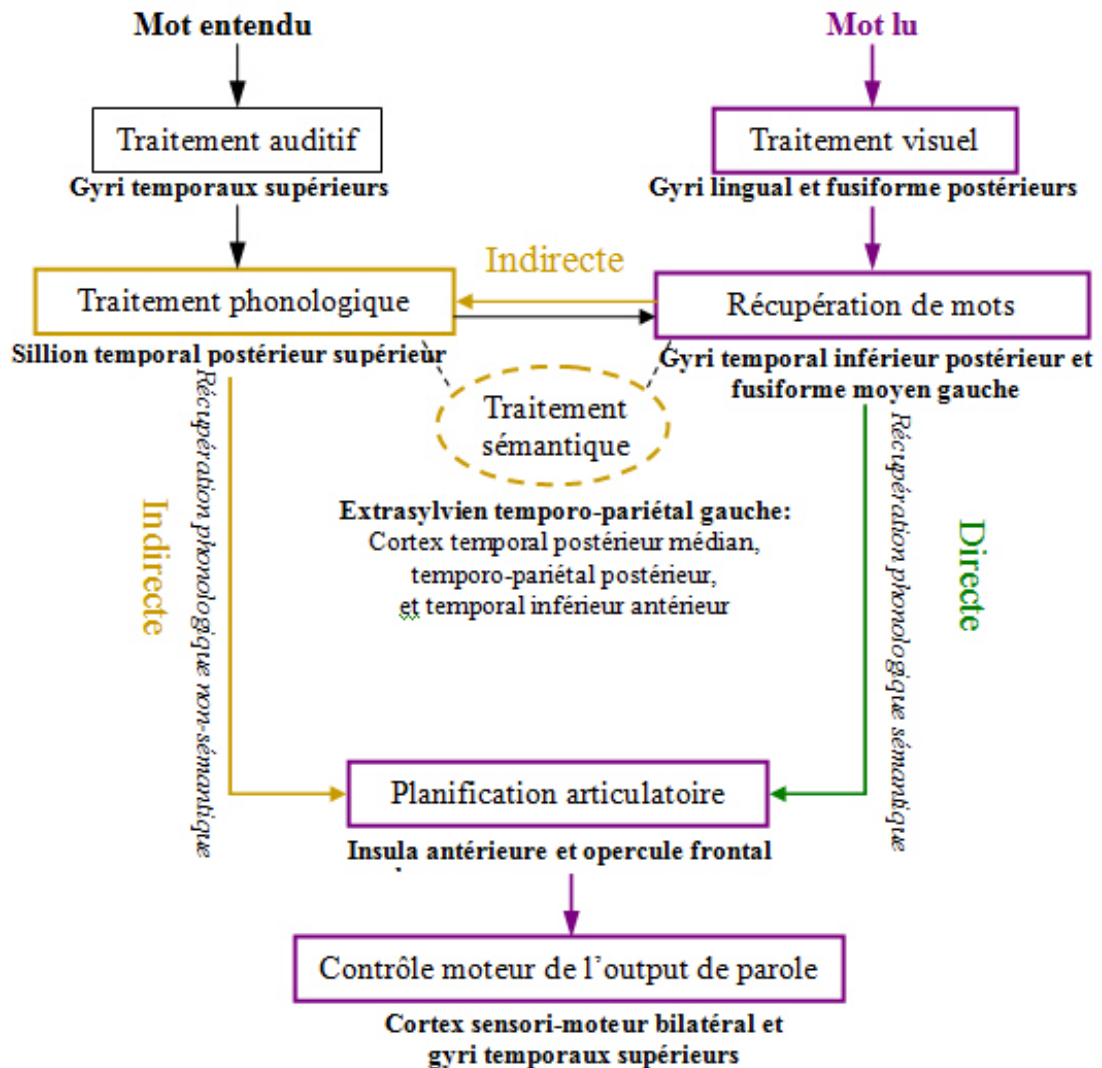


Figure 1.10

Dans ce modèle, pour les mots lus, le traitement visuel précoce active d'abord le gyrus fusiforme postérieur et le gyrus lingual. Ensuite ils activent les gyri temporal inférieur postérieur et fusiforme moyen gauches, qui sous-tendraient la récupération de mots via la « sémantique lexicale » d'après Price : en cas de besoin d'une sortie orale (output de parole), cette région active directement la région sous-tendant la planification articulo-motrice (i.e. la voie directe). (Par ailleurs, le cortex temporal inférieur postérieur / fusiforme moyen pourrait être aussi recruté dans la tâche de dénomination des images d'après Price.) Une voie indirecte implique le sillon temporal postérieur supérieur gauche, qui pourrait sous-tendre le traitement phonologique et la récupération phonologique « non-sémantique ».

Le traitement sémantique implique le cortex extrasylvien temporo-pariétal. Ce dernier comprend le cortex temporal postérieur médian gauche, temporo-pariétal postérieur et temporal inférieur antérieur. Price propose que ces régions extrasylviennes puissent être impliquées dans différents types de procédures sémantiques.

La planification articulatoire est sous-tendue par l'insula antérieure gauche ou une région adjacente dans l'opercule frontal. La procédure de récupération phonologique implique l'intégration de l'activité de l'insula antérieure/opercule frontal avec celle des sillons temporaux postérieurs ou du cortex temporal inférieur postérieur gauche. Enfin, le contrôle moteur de la sortie orale implique les cortex sensori-moteurs bilatéraux.

Ce modèle apporte donc des informations complémentaires au modèle neurologique du XIXe siècle et aux modèles psycholinguistiques. D'abord, le site critique pour la planification de l'articulation est l'insula antérieure et non l'aire de Broca d'après Price. Puis, le gyrus angulaire n'est pas spécifique à la forme visuelle des mots (Déjerine, 1892), mais est engagé dans les processus d'associations sémantiques. L'activation dans les régions extrasylviennes temporo-pariétales correspond au système sémantique dans les modèles psycholinguistiques. De plus, une seule région qui n'avait pas été remarquée dans le modèle neurologique de XIXe siècle est une région temporale inférieure postérieure gauche. Cette région, connectée probablement à l'aire de Broca selon Di Virgilio & Clarke (Di Virgilio and Clark, 1997), semble jouer un rôle critique dans la voie directe pour porter le sens. Pourtant, cette région n'est pas spécifique à la lecture puisqu'elle est aussi activée dans des tâches de dénomination (d'images, de lettres, et de couleurs) et donc il ne correspond pas à la « région de la forme visuelle de mots ».

Ce modèle n'a donc pas prouvé l'existence de sites anatomiques pour la « région de la forme visuelle de mots ». D'après Price, d'une part cela pourrait être dû à une insuffisance des données, d'autre part, cela pourrait aussi suggérer qu'il n'existe pas une région particulière pour remplir le rôle de « région de la forme visuelle de mots », ce rôle étant plutôt rempli par un réseau cérébral plus étendu.

Modèle de la lecture de mots visuels (Jobard et al., 2003)

Jobard et al. (2003) ont proposé un autre modèle de la lecture de mots visuels reliant les modèles de lecture à deux voies et les données de neuroimagerie basées sur une méta-analyse sur 35 études (en TEP ou en IRMf) concernant la lecture (Figure I.11).

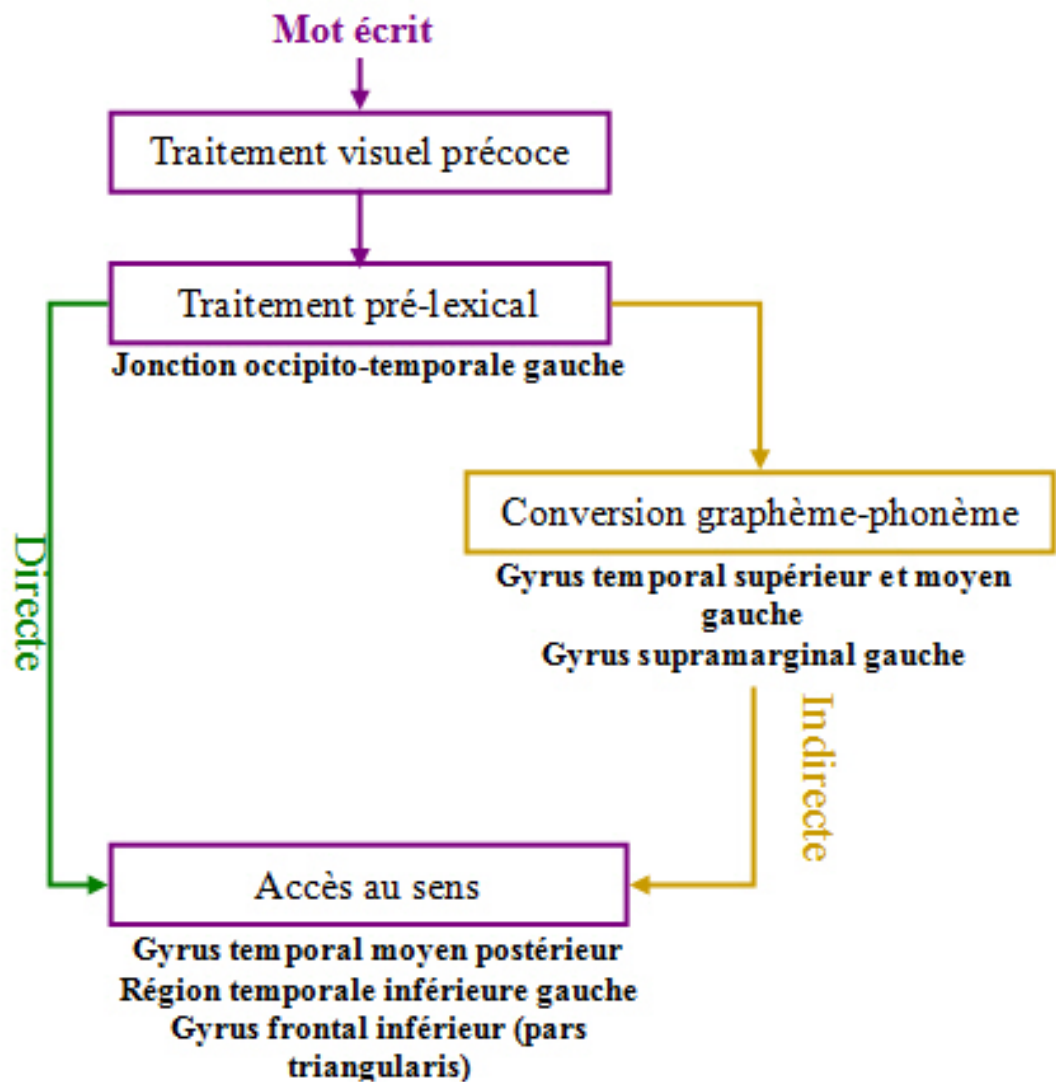


Figure I.11

Dans ce modèle, la voie directe repose sur la co-activation de la région occipito-temporale, qui sous-tend le traitement pré-lexical, et plusieurs régions cérébrales sous-jacentes à l'accès au sens : une région temporale inférieure basale, la partie postérieure du gyrus temporal moyen et le gyrus frontal inférieur (*pars triangularis*). Pourtant, ces régions étaient rarement trouvées activées ensemble dans les études considérées (i.e. une seule ou deux étaient activées), et le vrai mécanisme sous-tendant la récupération du sens des mots reste encore à découvrir.

Quant à la voie indirecte, elle comprend en plus une conversion graphème-phonème, entre le traitement pré-lexical et l'accès au sens. Cette conversion implique le cortex temporal supérieur et moyen gauche, le gyrus supramarginal et le gyrus frontal inférieur (*pars opercularis*). D'après les auteurs, ces deux dernières régions reflètent l'implication de la mémoire de travail dans la conversation.

Notons que les résultats de cette méta-analyse ont montré qu'il n'y a pas d'activations impliquées seulement dans la lecture de mots (voie directe) et pas dans la lecture de

pseudomots (voie indirecte), tandis qu'il existe plusieurs régions impliquées principalement dans la lecture de pseudomots (voie indirecte).

Tandis que les résultats de cette méta-analyse ont apporté un modèle de lecture à double-voie établi aussi sur la base neurologique d'une vision panoramique, il faut noter que les méta-analyses sont également critiquées pour (i) la possibilité d'être biaisées en raison d'une sélection biaisée d'échantillons d'études, et (ii) la faible résolution spatiale due au nombre limité d'études incluses et des différentes mesures appliquées dans ces études (cf. Vigneau et al., 2006), et elles ne peuvent pas donc remplacer les études originales.

En outre, un aspect peu convaincant dans ce modèle est l'explication proposée pour rendre compte des activités occipito-temporales. Les pics d'activité dans cette région lors de la lecture (44 pics) étaient séparés en deux clusters, mais ces deux clusters ne semblent pas vraiment isolés ni au niveau des coordonnées (par exemple, (-44, -52, -16) dans le premier groupe et (-43, -46, -12) dans le deuxième groupe), ni au niveau des tâches/contrastes utilisés (par exemple, pseudomots>mots, mots>pseudomots, et mots>fixation/clignant étaient inclus dans les deux clusters). Les auteurs n'ont pas expliqué par ailleurs pourquoi ces deux clusters étaient posés plus tard sur deux positions différentes dans leur modèle.

Tandis que ces deux principaux modèles neuropsycholinguistiques de traitement des mots sont grossièrement en accord dans le cadre de lecture à deux voies, les régions impliquées dans un même module de traitement ou la fonction d'une même région ne sont pas très cohérents entre les deux études. Dans la section suivante nous examinerons donc en détail les régions cérébrales correspondant à chaque processus impliqué dans la lecture de mots (ou stimuli orthographiques).

1.2.3.2.2. Corrélats neuroanatomiques du traitement de stimuli orthographiques

Dans cette section, nous proposons une revue sur les régions impliquées dans chaque processus dans le cadre de la lecture à deux voies. Nous voudrions d'abord faire remarquer que, malgré un accord général sur le traitement visuel de mots à deux voies, les points de vue ne sont pas complètement cohérents parmi les partisans de cette théorie. Une divergence majeure concerne le système de la « forme visuelle des mots » (ou « lexique » orthographique) : grossièrement, il existe deux types de sous-théories (Figure 1.12; cf. Chapitre 1.2.3.1; voir aussi Jobard et al., 2003). Pour certains chercheurs, tels que Morton & Patterson (1980) et Coltheart et al. (1978, 1993, 2001), ce système est exclusivement impliqué dans la voie directe pour traiter les mots (entiers) familiers ; tandis que pour d'autres tels que Warrington & Shallice (1980), un tel système sera commun aux deux voies. Pour ce dernier, si un mot est familier, il sera reconnu comme une forme de mot pré-appris, sinon, le mot sera segmenté en unités familières ordonnées tels que syllabes ou morphèmes selon l'expérience du lecteur. Autrement dit, ce système ne correspond pas au concept original de la « région de la forme visuelle des mots » (ou « lexique » orthographique), mais plutôt à une spécialisation pour les stimuli orthographiques d'unités plus petites que les mots. Par ailleurs, au-delà de ces deux sous-théories, certains chercheurs ont posé la question s'il existe des régions correspondants à ce système (Devlin et al., 2006; Price, 2000; Price & Devlin, 2003) .

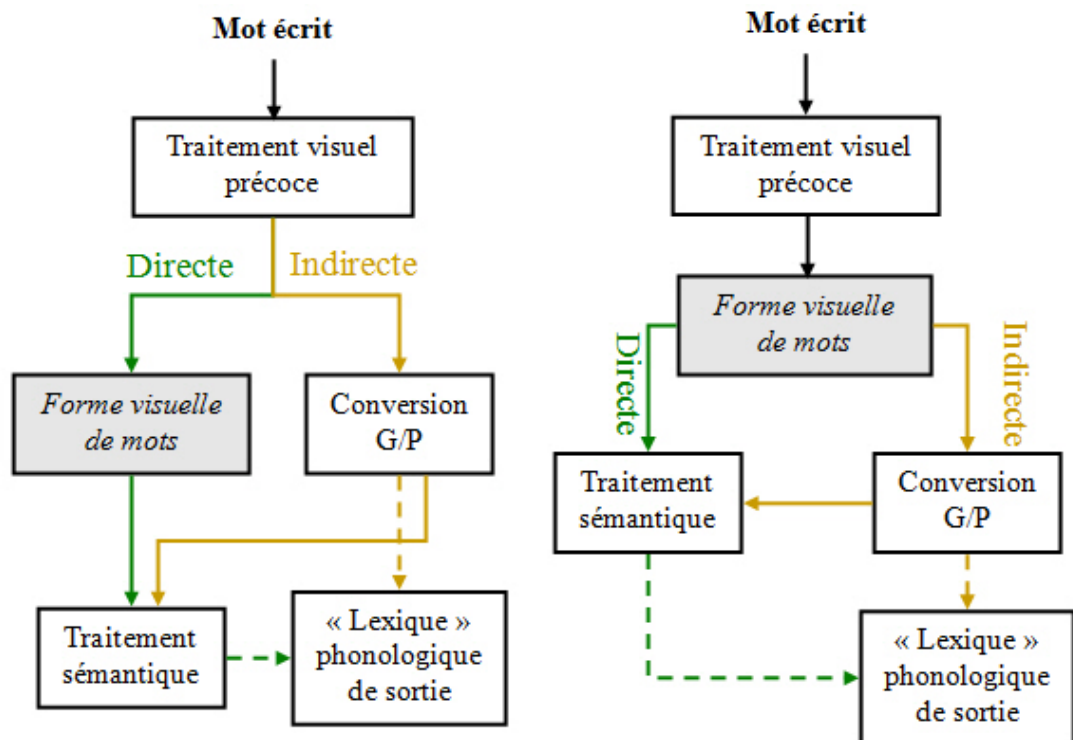


Figure I.12

Voyons maintenant un par un ces processus impliqués dans la lecture de mots, à savoir le traitement visuel précoce, la « région de la forme visuelle des mots », la conversion graphème-phonème et le traitement sémantique (pour une revue plus large voir Démonet et al., 2005).

Traitement visuel précoce

Quand nous lisons un mot, la première activation cérébrale est celle des aires visuelles primaires (Petersen et al., 1988; Cornelissen et al., 2003). Ces régions seraient mises en jeu pour les traitements perceptifs primaires lors de toute présentation de stimuli visuels, orthographiques ou non (Petersen et al., 1990; Price, 2000 ; Jobard et al., 2003). Les études précédentes sont généralement d'accord sur le fait que les régions impliquées dans ce processus sont le cortex occipital postérieur et le gyrus lingual, l'activation de ce dernier étant un peu moins fréquente selon la méta-analyse (Jobard et al., 2003).

Conversion graphème-phonème

Selon les modèles deux-voies de la lecture, les nouveaux mots et les pseudomots sont plutôt traités dans la voie indirecte, et nous devons pouvoir observer les activations correspondantes à la conversion graphème-phonème pour ces stimuli par rapport aux mots fréquents.

Fiebach et al. (2002) ont montré que les mots de basse fréquence et les pseudomots provoquent des activations plus importantes que les mots de haute fréquence dans la partie supérieure de la *pars opercularis* (BA44), l'insula antérieure, le noyau caudé et le thalamus. Les auteurs concluent donc que ces régions serviraient d'intermédiaire à l'accès lexical via la conversion graphème-phonème. Cependant, les résultats dans les différentes études ne sont pas très cohérents. Par exemple, d'après Binder et al. (2003), les régions

impliquées dans cette conversion sont le cortex prémoteur, l'aire motrice supplémentaire bilatérale, la *pars opercularis* et la *pars triangularis* gauches, le sillon frontal inférieur droit et le gyrus frontal moyen antérieur droit.

Jobard et al. (2003) proposent, d'après leur méta-analyse, que la conversion graphème-phonème repose sur les aires temporales supérieures gauches, le gyrus supramarginal gauche et la *pars opercularis* gauche. Ces deux dernières régions, d'après les auteurs, refléteraient l'implication de la mémoire de travail. Ces résultats sont grossièrement cohérents avec ceux d'une autre méta-analyse sur 45 études concernant le traitement phonologique de mots, syllabes ou lettres (Vigneau et al., 2006). Vigneau et al. ont proposé que le traitement phonologique recruterait deux réseaux : un réseau frontal-temporal, et un réseau frontal-pariétal.

Les régions impliquées dans le premier réseau, le réseau frontal-temporal, sont distribuées le long du gyrus précentral, l'opercule rolandique et le gyrus temporal supérieur. Les régions frontales et les régions temporales sont connectées par le faisceau arqué. D'après les auteurs, ce réseau frontal-temporal participe au control auditif (sensoriel) – moteur.

Le deuxième réseau implique la partie dorsale du gyrus frontal inférieur (*pars triangularis*) et le gyrus supramarginal. D'après les auteurs, ce réseau frontal-pariétal sous-tendrait la mémoire phonologique de travail, autrement dit, il concernerait la relation entre le traitement phonologique et le traitement sémantique.

Traitement sémantique

Tandis que Price (2000) propose que les régions sous-tendant le traitement sémantique soient surtout les régions temporo-pariétales, d'autres études proposent plutôt que ce rôle soit rempli par les régions frontales ainsi que les régions temporales (e.g. Jobard et al., 2003 ; Vigneau et al., 2006; Poldrack et al., 1999).

Un réseau sémantique frontal-temporal a été proposé par Vigneau et al. (2006) grâce à une méta-analyse sur 36 études d'imagerie concernant le traitement sémantique (lexicale). Dans le lobe frontal, il s'agit de la *pars opercularis* et de la jonction entre le IFG *pars opercularis* et le gyrus précentral, la partie ventrale de la *pars triangularis*, et la *pars orbitaris* dans le gyrus frontal inférieur. Dans le lobe temporal, plusieurs régions sont impliquées. D'après Vigneau et al. (2006), au moins deux régions multimodales sont recrutées : le gyrus angulaire et une région dans le gyrus fusiforme (-38, -35, -13, SD=11). Par ailleurs, une région temporale inférieure est dédiée au matériel visuel tandis qu'une région temporale supérieure est dédiée au matériel auditif.

Les connexions dans ce réseau sémantique frontal-temporal seraient établies par le faisceau longitudinal inférieur (dit aussi faisceau occipito-temporal, principal faisceau d'association temporo-occipitale) et médiées par le faisceau unciné (principal faisceau d'association reliant le gyrus frontal inférieur *pars orbitaris* et inférieur au lobe temporal antérieur (Catani et al., 2002). Les auteurs ont par ailleurs proposé un deuxième réseau frontal-pariétal impliqué dans la mémoire sémantique de travail. Il inclut en principe la connexion entre la jonction du IFG *pars opercularis* – le gyrus précentral et le gyrus angulaire, par le faisceau arqué.

Des études récentes ont montré par ailleurs qu'il y a aussi une différence entre les différentes catégories grammaticales des mots : les verbes provoquent une activation dans le cortex frontal inférieur plus que les noms (Perani et al., 1999), ce qui suggère

probablement l'implication du système « neurone miroir » dans la récupération des verbes (Boulenger et al., 2006).

Enfin, il faut noter que les modules de traitement ne sont pas toujours isolés. Par exemple, tandis que certaines régions dans le gyrus fusiforme participent au traitement sémantique, elles seraient aussi impliquées dans le traitement orthographique ; selon (Nobre et al., 1994), «... the intriguing possibility (is) that semantic or conceptual representations of words may also be accessed directly within the ventral pathway ». A cet égard, il n'est peu possible de décrire, de manière absolue, quelles régions sont dédiées à quel traitement.

La « région de la forme visuelle de mots »

Comme décrit au début de cette section, la fonction de la « région de la forme visuelle des mots » dans la lecture est discutée, ainsi que son site anatomique. Malgré de nombreuses données en neuroimagerie concernant ce dernier, les connaissances sur ce module restent moins consensuelles que pour les autres processus discutés précédemment. Certains chercheurs ont par ailleurs proposé qu'il n'existe probablement pas une telle région (Price, 2000 ; Devlin et al., 2006).

Le candidat le plus accepté pour la position de « région de la forme visuelle des mots » est la région occipito-temporale ventrale gauche, que nous allons discuter particulièrement dans la section suivante.

Dans cette partie, nous avons proposé une revue des connaissances actuelles sur les traitements langagiers principaux, et particulièrement sur ceux impliqués dans la lecture de mots visuels. Bien que certains résultats restent discutés, ces études nous ont donné une perspective de structures cérébrales sous-tendant les traitements langagiers. Au niveau des modèles psycholinguistiques, les modèles de lecture à deux voies restent dominants et constatés systématiquement par les études en neuroimagerie. Au niveau de la méthodologie, différentes méthodes (directe ou indirecte) ont été utilisées selon les questions posées, les méta-analyses nous fournissant par ailleurs une vision panoramique. Enfin, je vous rappelle que les processus ne reposent pas seulement sur les activités des régions cérébrales isolées mais aussi sur la manière dont ces régions communiquent entre elle, et que les différents processus interagissent aussi entre eux selon les tâches.

I.2.4. « Région de la forme visuelle des mots »

Avant de continuer à discuter de la « région de la forme visuelle des mots » ou autrement dit, le « lexique » orthographique, nous vous rappelons le cas d'alexie pure – la lésion visuelle affectant sélectivement la lecture. C'est à partir de ce déficit que Déjerine (1892) proposa d'abord qu'il doit exister dans le cerveau un « centre visuel des lettres », capable d'identifier visuellement les lettres et les mots.

I.2.4.1. Candidats principaux de la région de la forme visuelle des mots

Déjerine a supposé que dans le cas de l'alexie, la lésion affectait la transmission des informations visuelles vers le « centre visuel des lettres » qu'il localisait dans le gyrus angulaire, un plissement de l'écorce cérébrale situé à la base de la région pariétale gauche,. De nos jours, nous sommes capables de visualiser *in vivo* l'activité du cerveau au cours de nombreuses activités cognitives. S'il existe probablement un système de la forme visuelle des mots, de nombreuses études n'étaient pas en faveur de la proposition originale de

Déjérine sur le site anatomique de ce système (i.e. le gyrus angulaire) et différentes localisations ont été proposées pour « la région de la forme visuelle des mots ».

(1) Cortex extra-strié médial bilatéral (*lingual gyrus*)

En 1988, Petersen et ses collègues (Petersen et al., 1988; Petersen et al., 1990) ont observé les aires cérébrales du langage par la caméra à positons (TEP). C'est la première fois au monde que l'on découvrait la composition des réseaux cérébraux du langage. Petersen et al. ont observé les activations du cortex strié, du cortex extra-strié et du putamen spécifiques à la présentation de mots visuels en comparaison à la présentation d'un point de fixation (Figure I.13). Ces régions sont activées uniquement pour les mots écrits, pas pour les mots parlés, sans toutefois appartenir aux régions visuelles de bas niveau qui s'activent à la vue de stimuli simples non-linguistiques. Petersen et al. ont conclu à l'époque que la région extra-striée bilatérale jouait un rôle crucial dans l'accès au lexique visuel.

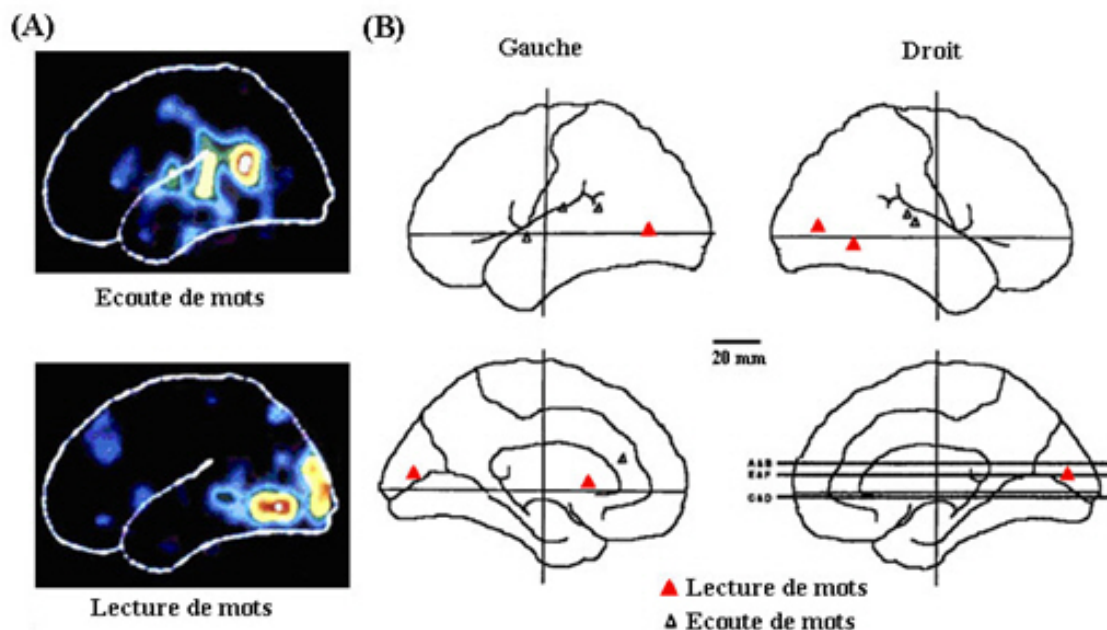


Figure I.13

Cependant, dans une étude suivante également en TEP (Howard et al., 1992) l'activation de cette région n'était pas observée pendant la lecture de mots à haute voix comparée à la vue de séquences de caractères non-alphabétiques. De plus, d'autres études ont montré que cette région était aussi activée par la présentation visuelle d'objets ou d'autres stimuli complexes (Moore & Price, 1999).

Ainsi, l'activation extra-striée bilatérale ne semble pas être spécifique aux inputs orthographiques et semble refléter un traitement visuel précoce, modulé par les demandes de la tâche (Mechelli et al., 2000).

(2) Partie postérieure du gyrus temporal moyen gauche

Un deuxième candidat pour la région de la 'forme visuelle des mots' a été proposé (Howard et al., 1992 ; Price et al., 1994). Howard et ses collègues n'ont pas observé d'activations spécifiques aux mots dans le cortex extra-strié gauche mais dans la partie postérieure du gyrus temporal moyen gauche, qu'ils interprétaient comme étant le siège du lexique visuel.

Afin de définir à quel point les différences méthodologiques pouvaient être à l'origine des différences observées entre les études de Petersen et Howard, Price et al. (Price et al., 1994) ont réalisé une étude en TEP pour déterminer l'impact sur les résultats des variations de temps de présentation et du type de tâche. D'après les auteurs, en accord avec Howard et al. (1992), les aires temporales supérieures et moyennes gauches joueraient un rôle important dans le traitement des mots visuels.

Néanmoins, cette région n'était pas significativement plus activée en lecture qu'en répétition de mots entendus. Il ne semble donc pas raisonnable de dire que cette région est plus impliquée dans le traitement de la forme visuelle des mots que dans celui de leur forme auditive.

En outre, la région temporelle moyenne gauche se situe en dehors de la zone critique des lésions responsables d'alexie pure, et les lésions dans cette région sont plutôt associées à l'aphasie de Wernicke et/ou à l'alexie avec agraphie. De plus, une étude montre aussi qu'il y a une corrélation d'activité entre cette région et le gyrus fusiforme gauche pendant la lecture (Horwitz et al., 1998). Ainsi, il est plutôt raisonnable de supposer que cette région joue un rôle dans les étapes plus tardives de la reconnaissance des mots, à savoir les processus phonologique ou sémantique.

(3) Région occipito-temporale ventrale (OTv) gauche

Plus récemment, Cohen et al. (2000) ont proposé un autre candidat pour le « système de la forme visuelle des mots » : une région OTv de la jonction entre le gyrus temporal inférieur et le gyrus fusiforme gauche (Figure I.14). Dans cette étude combinant EEG et IRMf, Cohen et al. ont demandé aux participants de lire silencieusement des mots qui sont présentés soit dans le champ visuel gauche (CVG) soit dans le champ visuel droit (CVD). Les résultats montrent que l'activité converge vers la région occipito-temporale de l'HG autour de 200 ms après l'apparition des mots, quel que soit le champ visuel dans lequel les mots sont présentés. Ils ont appelé cette région « l'aire de la forme visuelle des mots » (VWFA). Néanmoins, la fonction de cette région reste discutée (voir par exemple Price & Devlin, 2003 ; Hillis et al., 2005; Ben-Shachar et al., 2007), et dans la section suivante nous discuterons en détail des résultats concernant la fonction de cette région.

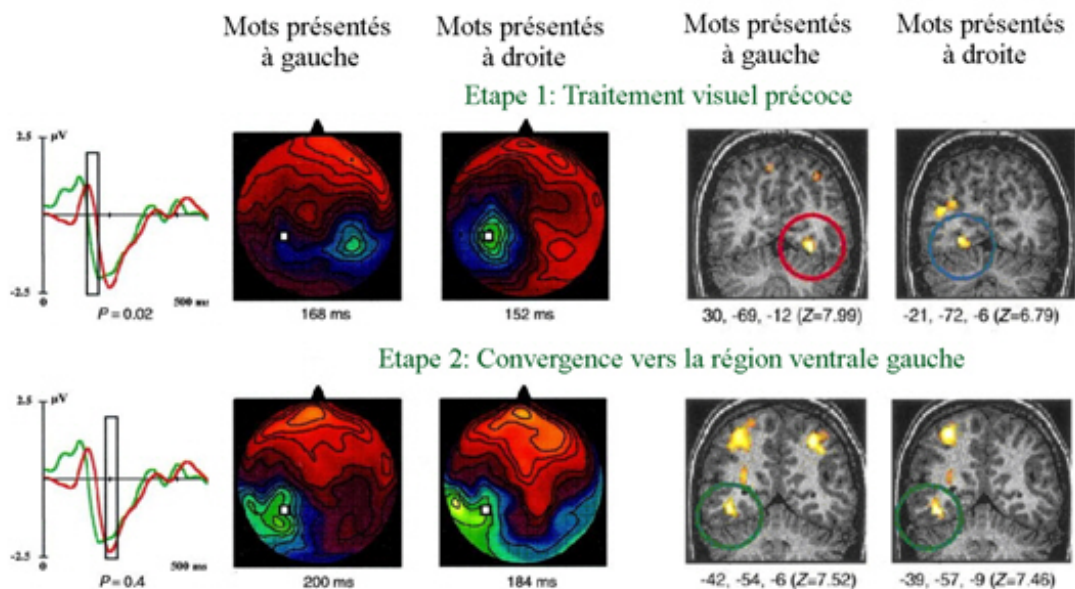


Figure I.14

I.2.4.2. La région occipito-temporale ventrale (OTv) gauche

Suite à une série d'expériences, Cohen, Dehaene et leurs collègues ont montré que la région OTv gauche (la « VWFA ») s'active pour les mots/pseudomots écrits indépendamment de l'hémichamp visuel dans lequel les mots/pseudomots sont présentés, de la casse et de la police des mots, et moins ou pas pour les séquences de consonnes; elle répond en outre aux mots/pseudomots lus mais pas aux mots entendus (Cohen et al., 2000, 2002 ; Cohen & Dehaene, 2004; Dehaene et al., 2001). D'autres études ont aussi observé l'activité de la région OTv gauche dans la lecture indépendamment de la langue utilisée. Cette région est aussi activée dans les systèmes d'écriture alphabétique où la lecture se fait de droite à gauche comme en hébreu (Hasson et al., 2002; Wright et al., 2008; Baker et al., 2007), et les systèmes logographiques tels que les caractères Kanji et le chinois (Kuo et al., 2001; Nakamura et al., 2005) .

Selon Cohen et al. (Cohen et al., 2000, 2002, 2003; Epelbaum et al., 2008), cette région est le site anatomique correspondant à la « région de la forme visuelle des mots », autrement dit, elle est la région responsable de l'expertise perceptuelle en lecture (McCandliss et al., 2003; Cohen et al., 2000, 2008 ; Dehaene et al., 2005).

Suivant cette proposition, ces auteurs proposent par ailleurs qu'une lésion ou une déconnexion de cette région soit « presque toujours » liée à l'alexie pure. Pourtant, ce rapport reste discuté (Hillis et al., 2005 ; Price & Devlin, 2003). Hillis et al. (Hillis et al., 2005), par exemple, ont montré chez 61 patients dans les 24 h suivant l'apparition d'un grave accident ischémique cérébral gauche, qu'il n'y a pas de rapport évident entre la lésion/dysfonctionnement de la région VWFA et le déficit en lecture dans une tâche de décision lexicale (Tableau I.1).

	Infarct or hypoperfusion including <i>VWFA</i>		Total
	Present	Absent	
Deficit in written lexical decision	24	12	36
No deficit in written lexical decision	15	10	25
Total	39	22	61

Tableau I.1 Le rapport entre la lésion/dysfonctionnement de la région VWFA et le déficit dans tâche de décision lexicale, d'après Hillis et al. (2005).

La fonction de cette région elle-même reste aussi discuté (Cohen & Dehaene, 2004 versus Price and Devlin, 2003). Tandis que certaines études ont proposé que cette région répond spécifiquement aux mots visuels (Hasson et al., 2002 ; Cohen and Dehaene, 2004 ; Dehaene et al., 2005), d'autres études tendent à réfuter sa spécialisation en montrant que cette région est aussi activée lors de la dénomination des objets (visuels) (Moore & Price, 1999 ; McCrory et al., 2005), ou en absence d'entrée visuelle (Booth et al., 2003 tâche de décision orthographique pour les mots entendus ; Buchel et al., 1998 lecture de braille). Cette question sur la spécification reste donc encore ouverte.

Une question cruciale concernant la fonction de la région OTv est donc de savoir si cette région sert bien de « région de la forme visuelle des mots » comme proposé par Cohen et al. (2000)? Pour répondre à cette question, il faut d'abord clarifier ce terme « région de la forme visuelle des mots ». Comme décrit dans la section I.2.3.2.2 que je résume grossièrement ici, il y a deux types de proposition sur « la région de la forme visuelle des mots ». La première proposition la considère comme étant dédiée à la voie directe pour les mots (Coltheart, 1978, 2001 ; Morton & Patterson, 1980) et la deuxième la considère comme étant commune aux deux voies pour les unités orthographiques plus petites (Warrington and Shallice, 1980). Etant donné que les études précédentes ont constaté systématiquement l'activation de la région OTv pour les pseudomots autant que pour les mots, évidemment, si cette région sert de « région de la forme visuelle des mots », elle serait du deuxième type comme proposé par Warrington & Shallice, 1980). Selon ce genre de modèles, plutôt que de traiter la forme visuelle de mots pré-appris, elle segmenterait, de manière parallèle, les séquences de lettres en unités familières ordonnées de taille variable, qui peuvent être des graphèmes, des syllabes, des morphèmes ou des mots entiers selon l'expérience perceptuelle du lecteur (Warrington et Shallice, 1980).

Une version plus élaborée a été plus tard proposée par Dehaene et al. (2005) dans un modèle de la reconnaissance de mots (Figure I.15). Selon ce modèle, les caractères alphabétiques sont d'abord analysés par une cascade d'aires visuelles successives s'étendant de V1 à V4. Les neurones des aires V1, V2, V4 (et probablement V8) possèdent un champ récepteur de plus en plus grand, et apprennent à identifier une conjonction de réponses des neurones du niveau immédiatement inférieur. Cela permet de former une représentation bilatérale de plus en plus abstraite. Par la suite, ce système converge vers la région OTv gauche qui ensuite projette vers les régions antérieures de l'HG impliquées dans les traitements phonologiques, lexicaux et sémantiques (Cohen et al., 2003 ; Dehaene et al., 2005). A mesure que l'on s'élève dans la hiérarchie des aires corticales apparaissent des neurones de plus en plus spécialisés pour la lecture.

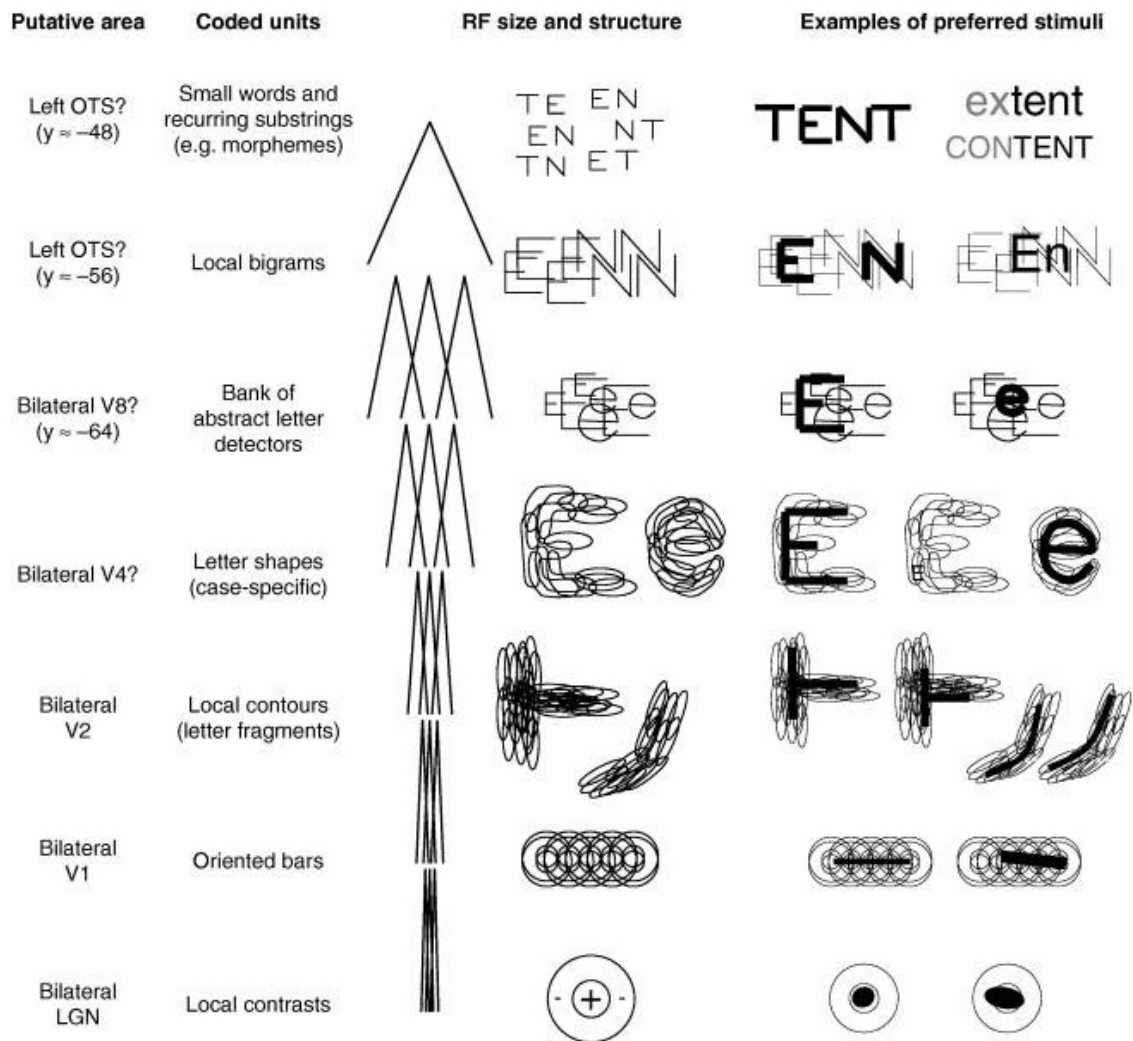


Figure I.15

Gardons à l'esprit, néanmoins, que tandis que ce modèle propose un mécanisme pour extraire les informations orthographiques invariables (de position, de casse, de taille, etc.) des mots, ce mécanisme est limité dans certaines conditions selon les auteurs (Dehaene et al., 2005 ; Cohen et al., 2008). Au niveau de la rotation, par exemple, le processus parallèle proposé par ce modèle est limité dans un degré inférieur à 40-60° (Cohen et al., 2008). Selon les auteurs, cela s'explique par la sensibilité des neurones détecteurs de la combinaison de lettres (e.g. bigrammes ou morphèmes) à l'ordre des lettres (autrement dit, leurs positions relatives).

[Exemple donné par les auteurs : les neurones détecteurs du bigramme « en » sont sensibles à la combinaison entre les neurones détecteurs de la lettre « e » et ceux de la lettre « n » mais seulement sous la condition que la lettre « e » soit située à gauche de la lettre « n », et ils tolèrent avec une limite la présence de quelques lettres quelconques entre les deux lettres qu'ils préfèrent (dont « sein » ou « cerne » pour « en ») et de petit déplacements de mots (Dehaene et al., 2005)].

Selon ce modèle, si l'on manipule complètement le format d'affichage des mots (ex. en vertical) rendant les combinaisons de lettres visuellement non-familiales, ce système ne sera pas activé au-delà des lettres (donc non la région OTv), comme nous allons le discuter plus tard dans la section I.4 et l'examiner dans le chapitre III.

Bien que ce débat sur la fonction de la région OTv dans la lecture de mots ne soit pas terminé, il est incontestable que cette région, qui se situe dans la voie visuelle ventrale, joue un rôle très important dans la lecture des mots en modalité visuelle. Un objectif majeur de ma thèse se focalisera donc sur la clarification de la fonction de cette région dans la lecture de mots. Tandis qu'une approche repose sur la manipulation du format d'affichage des mots, une autre approche majeure impliquée dans nos travaux sera d'étudier l'activité OTv lors de la lecture de mots chez les individus dominants hémisphériques gauches (HG) typiques versus chez les individus dominants hémisphériques droits (HD) atypiques pour le langage. Ce dernier paradigme permet de distinguer le traitement visuel pur de l'aspect lié au langage lors de la lecture de mots. Le chapitre suivant tend à faire une revue autour de la latéralisation cérébrale du langage sur la base de nos connaissances actuelles.

I.3. La latéralisation cérébrale du langage

I.3.1. La latéralisation hémisphérique du langage et d'autres fonctions chez l'homme

Si Paul Broca n'était d'abord pas convaincu du lien entre la perte de la parole et le côté de la lésion cérébrale avec ses deux premiers patients, vers 1864, il a bien noté l'importance de l'hémisphère gauche dans la parole (Springer and Deutsch, 1993). Il a nommé « aphémie » la perte de parole, ce que nous appelons « aphasie » de nos jours.

« J'avais été frappé de ce fait que, chez mes premiers aphémiques, la lésion occupait toujours non seulement le même point du cerveau, mais encore le même côté, le côté gauche. Depuis lors, sur un nombre d'autopsies qui s'élève maintenant à plus de vingt, on a trouvé constamment que les lésions de l'aphémie étaient situées à gauche. On a observé en outre un très grand nombre d'aphémiques vivants qui, pour la plupart, présentent une hémiparésie plus ou moins complète, et cette hémiparésie occupe les membres du côté droit. [...] Et voici un autre fait bien remarquable : on a plusieurs fois trouvé sur la troisième circonvolution frontale de l'hémisphère droit des lésions qui n'avaient pas altéré la faculté du langage. [...] Il semble résulter de là que la faculté du langage articulé est localisée dans l'hémisphère gauche du cerveau ou au moins qu'elle dépend principalement de cet hémisphère ». - P.Broca. (1864)

A partir des premières observations de Broca et d'observations ultérieures chez des patients, les chercheurs ont noté que les problèmes de compréhension de la parole ainsi que de lecture et d'écriture résultent tous de lésions de l'hémisphère gauche (HG) et non de lésions de l'hémisphère droit (HD). Le terme « dominance cérébrale » a donc émergé pour décrire l'idée qu'un hémisphère, habituellement le gauche, régit la parole et d'autres fonctions linguistiques ; l'HD, sans attribution spéciale (donc « mineur »), est subordonné

au contrôle de l'HG « dominant ». Le concept associé à ce terme, à l'origine, sous-estime le rôle de l'hémisphère droit, cependant, l'expression est encore utilisée actuellement.

I.3.1.1. Révélation du dédoublement du cerveau et des lésions latéralisées

Les spéculations sur les conséquences de l'intervention chirurgicale sur le cerveau divisé/dédouble (« split-brain ») ont explosé au XIXe siècle avec les écrits de Fechner, qui croyait que la continuité dans le cerveau est une condition essentielle à l'unité de la conscience et donc qu'un cerveau divisé devrait conduire à une sorte de dédoublement de l'être humain/la personnalité. Néanmoins, il considérait qu'il est impossible dans la réalité de séparer les deux hémisphères (Harrington, 1987).

Au début des années 1940, Erikson a figuré parmi les premiers chercheurs à observer la propagation des décharges épileptiques d'un hémisphère cérébral à l'autre chez le singe (Erikson, 1940). Il a conclu que la diffusion se produit largement par la voie du corps calleux – la plus large des commissures (faisceau de fibres nerveuses) reliant l'hémisphère gauche à l'hémisphère droit. Cela, avec d'autres observations à l'époque, a ouvert une nouvelle voie pour les traitements chez les épileptiques graves qui ne peuvent pas être soignés autrement – le dédoublement du cerveau.

Environ deux décennies plus tard, la chirurgie du dédoublement du cerveau (i.e. une commissurotomie complète sur des patients épileptiques pharmaco-résistants) réalisée par Bogen et Vogel (1962) était le premier grand succès montrant une réduction des crises des patients. Cependant, dans les études suivantes, ils ont observé que les patients n'étaient plus capables de nommer les stimuli présentés dans leur champ visuel gauche, tandis qu'ils rapportaient parfaitement tous les stimuli arrivant dans leur champ visuel droit (Gazzaniga et al., 1965). De plus, certains patients présentaient parfois des difficultés dans la vie quotidienne à contrôler le côté gauche de leur corps après la chirurgie (Gazzaniga et al., 1963) (pour une revue récente voir Gazzaniga, 2005).

Si la localisation de l'aire de Broca dans l'HG était avérée, il restait à savoir comment les autres fonctions linguistiques ou non-linguistiques sont latéralisées. Les patients au cerveau dédouble offrent à cet égard une opportunité unique de répondre à cette question. Les études sur le langage chez des patients au cerveau dédouble de différents groupes révèlent une cohérence (Baynes and Eliassen, 1997): La capacité de l'HG à contrôler la parole est la plus radicale et la plus fréquente dans les recherches sur ces patients. Certains patients sont capables de contrôler la parole avec l'HD dans la plupart des cas, mais cette capacité n'est pas présente immédiatement après l'opération, elle se développe au cours des années suivantes. De plus, le patient qui peut parler avec l'HD n'est pas capable d'identifier les mots qui riment avec ce même hémisphère. Dans l'ensemble, les patients peuvent apparier mot écrits et images avec l'HD ; l'incapacité de la plupart d'entre eux à sélectionner des mots qui riment suggère que l'HD est capable de décoder le mot au niveau visuel et d'accéder à sa signification, mais qu'il ne procède à aucun décodage phonologique, qui se produit dans l'HG. D'un autre côté, la dominance HG pour le langage chez ces patients au cerveau dédouble est réduite par rapport aux témoins, et une contribution supplémentaire de l'HD est constatée chez les patients (Springer and Deutsch, 1993).

Les études sur le cerveau dédouble, ainsi que les premières études de Hécaen et Zangwill sur les lésions latéralisées, amènent donc à deux grandes conclusions : la spécialisation hémisphérique complémentaire et l'indépendance hémisphérique relative (voir Gazzaniga, 2000). En d'autres termes, ces études ont montré que l'HG est spécialisé pour le langage et les capacités à résoudre les problèmes majeurs, tandis que l'HD est spécialisé pour l'attention visuo-spatiale, la reconnaissance des visages et d'autres

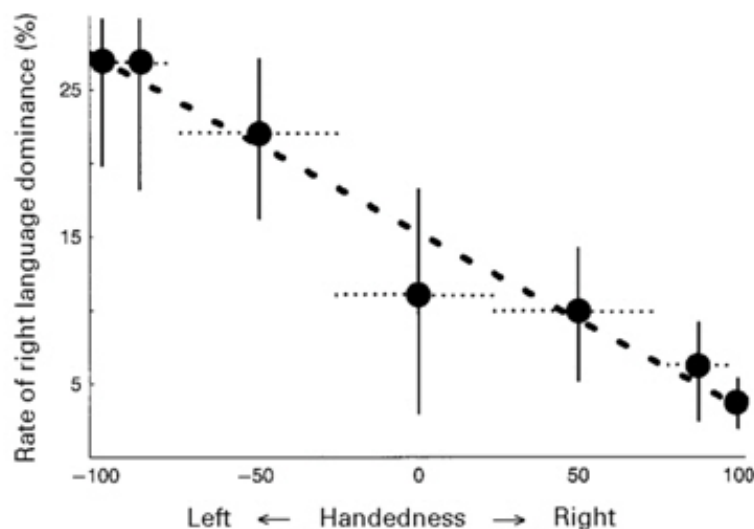
fonctions (qui sont difficiles à catégoriser). D'un autre côté, cependant, chaque hémisphère est capable d'exécuter un grand nombre des mêmes tâches, l'efficacité de chacun pour une même tâche étant toutefois différente. Cela indique que la spécialisation hémisphérique n'est pas un phénomène de tout ou rien, mais présente un continuum.

Si ces études sur les patientes au cerveau dédoublé nous avons fournis les connaissances primaires sur la latéralisation fonctionnelle cérébrale, les études en neuro-imagerie pendant ces deux dernières décennies ont confirmé ces conclusions et nous permettent d'approfondir le connaissance sur la latéralisation fonctionnelle chez les individus sains (Knecht et al., 2000 ; Jansen et al., 2005).

I.3.1.2. La latéralisation du langage chez les individus sains

La dominance HG pour le langage est acquise bien avant la maturité chez la majorité de population. Il a été proposé que la période critique de développement de la spécialisation hémisphérique pour l'acquisition primaire du langage se situe entre 2 et 12 ans (Lenneberg, 1966). Une étude récente en IRMf (Gaillard et al., 2003) a examiné le réseau cérébral sous-tendant le langage chez les enfants (entre 5,8 et 7,9 ans). Les auteurs ont montré que le réseau sous-tendant le langage est localisé et latéralisé à l'HG avant 6-7 ans. Le réseau linguistique chez ces enfants ressemble à celui des adultes, puisqu'il comprend la région temporale moyenne, la région occipito-temporale, le gyrus fusiforme, la région frontale moyenne, et l'aire motrice supplémentaire (SMA).

D'un autre côté, la mise en place de la latéralisation reste plus ou moins plastique. Chez les patients épileptiques avec le foyer dans l'HG, par exemple, le langage est plus souvent latéralisé dans l'HD, et la latéralisation typique à gauche est moins robuste dans l'ensemble (Lee et al., 2008). De plus, les études récentes sur un grand nombre de participants sains (326 personnes) ont suggéré que la latéralisation pour le langage est linéairement corrélée au degré de latéralité manuelle. En d'autres termes, la probabilité de dominance HD pour le langage augmente avec le degré de latéralité manuelle gauche (Knecht et al., 2000 ; voir Figure I.16).



Probabilité de dominance HD pour le langage = 15% - latéralité manuelle (%) / 10

Figure I.16

La latéralisation atypique est aussi observée pour d'autres fonctions que le langage. Tandis que pour la majorité de population l'HD est dominant pour l'attention visuo-spatiale, la dominance HG pour cette fonction peut être parfois observée chez les individus sains (Floel et al., 2005). Les latéralisations atypiques des différentes fonctions ne sont pas toutes combinées mais elles interfèrent probablement entre eux dans une certaine mesure (Jansen et al., 2005).

La latéralisation pour le langage ainsi que pour les autres fonctions cognitives est un sujet en plein essor aujourd'hui. La latéralisation hémisphérique pour les fonctions cognitives fait l'objet de recherches en psychiatrie, l'anomalie de latéralisation étant souvent liée à la dyslexie (Heim and Keil, 2004). Par ailleurs, déterminer la latéralisation fonctionnelle est important pour les évaluations pré-chirurgicales chez les patients atteints d'épilepsies pharmaco-résistantes, afin d'éviter le risque d'apparition de déficits linguistiques/mnémiques après l'intervention. Enfin, outre la latéralisation elle-même, l'étude sur la latéralisation nous fournit une stratégie unique pour approfondir notre connaissance sur l'évolution et les mécanismes sous-tendant les fonctions cognitives, comme nous allons le décrire plus tard.

I.3.2. Latéralisation chez les animaux comme chez l'homme

Pendant plus d'un siècle, on avait considéré la latéralisation cérébrale comme un marqueur du développement de l'être humain mais non des autres animaux. Cependant, les études chez l'animal au cours des trois dernières décennies ont mis en évidence que la latéralisation cérébrale des fonctions n'existe pas seulement chez l'homme mais aussi chez les animaux. Il est intéressant d'étudier les latéralisations chez l'animal non seulement pour leur importance dans l'étude de ces espèces elles-mêmes et à l'échelle de l'évolution, mais aussi pour élucider les mécanismes généraux sous-jacents aux dissymétries cérébrales fonctionnelles.

L'une des observations les plus frappantes est la similitude entre les dissymétries chez les oiseaux chanteurs (eg. pinsons et canaris) et chez l'homme, bien que ces deux espèces soient éloignées sur l'échelle de l'évolution. Si le chant des oiseaux est contrôlé par une série de mécanismes assez complexes, on le comprend mieux aujourd'hui grâce aux études menées dans des disciplines variées – endocrinologie, physiologie nerveuse, éthologie, évolution, génétique, etc. (Aronov et al., 2008). Le système vocal des oiseaux est constitué d'une série d'anneaux qui agissent sur la syrinx, une structure où passe l'air. La moitié gauche et la moitié droite de la syrinx sont contrôlées indépendamment par les nerfs hypoglosses gauche et droit. Nottebohm et al. (1994) ont montré que la section de l'hypoglosse gauche chez les oiseaux adultes entraînait de spectaculaires changements dans leur chant : les oiseaux peuvent encore apprendre un nouveau chant qui est contrôlé par l'hypoglosse droit, mais ce chant n'est plus parfait – la plupart des composantes du chant sont en effet remplacées soit par le silence soit par des sons modulés. Au contraire, la section de l'hypoglosse droit n'a que des effets minimes sur le chant (Nottebohm, 1994). Les dissymétries dans le contrôle du chant des oiseaux s'expriment également aux niveaux supérieurs du contrôle vocal dans le cerveau, les lésions de l'HG produisant des résultats semblables à ceux observés après lésions de l'hypoglosse gauche. Les études récentes ont identifié plus précisément que deux circuits neuronaux majeurs sont liés au contrôle du chant chez ces oiseaux: la voie prosencéphale antérieure et la voie motrice (Aronov et al., 2008). Etant donné les grandes similitudes entre le chant des oiseaux et la parole humaine, les oiseaux chanteurs sont devenus un modèle reconnu pour étudier

la spécialisation hémisphérique. On comprend ainsi l'importance de mieux comprendre le mécanisme sous-tendant le chant chez les oiseaux chanteurs, ce qui pourrait fournir des informations majeures sur la latéralisation cérébrale pour le langage chez l'homme.

Les oiseaux chanteurs ne sont pas les seules espèces qui montrent des dissymétries. Plusieurs parallèles ont aussi été observés chez différentes espèces, par exemple, les singes (Hauser and Andersson, 1994), les souris (Ehret, 1987), etc.

Plutôt que d'examiner la dissymétrie d'une seule fonction, une série d'études menée par Rogers et ses collègues (Vallortigara and Rogers, 2005; Rogers et al., 2000, 2004) a essayé d'expliquer l'avantage de la combinaison des dissymétries de différentes fonctions et d'identifier leurs mécanismes sous-jacents. Les auteurs ont examiné les latéralisations fonctionnelles chez les poussins en utilisant une « double » tâche (dual task) – l'HG était utilisé pour contrôler le picorement et simultanément, l'HD servait à surveiller le ciel pour détecter un éventuel prédateur (Figure I.17). Un groupe de poussins a été exposé à la lumière avant l'éclosion et un autre groupe a été incubé dans le noir. Parce-que l'exposition à la lumière renforce la latéralisation visuelle des poussins, les poussins exposés à la lumière étaient fortement latéralisés, alors que ceux incubés dans le noir l'étaient faiblement. Les auteurs ont montré que les poussins bien latéralisés ont détecté le (modèle) prédateur plus tôt par rapport à ceux faiblement latéralisés, au moins avec l'œil gauche (c'est-à-dire, quand les stimuli étaient projetés dans l'HD). Dans une autre expérience, les poussins bien latéralisés ont mieux appris à picorer les grains placés contre des cailloux par rapport à ceux moins latéralisés. Cela indique que la latéralisation de ces deux tâches dans des hémisphères différents améliore les performances comportementales (Vallortigara & Rogers, 2005). Cette étude suggère donc qu'un avantage crucial de la latéralisation est l'augmentation de la capacité neurale, la spécialisation d'un hémisphère pour une tâche permettant de laisser l'autre hémisphère libre pour répondre à d'autres tâches. Un autre avantage, selon les auteurs, est que vraisemblablement la dominance hémisphérique peut éviter l'activation simultanée de réponses incompatibles avec les yeux situés latéralement, les vertébrés n'ayant pas un cou mobile.

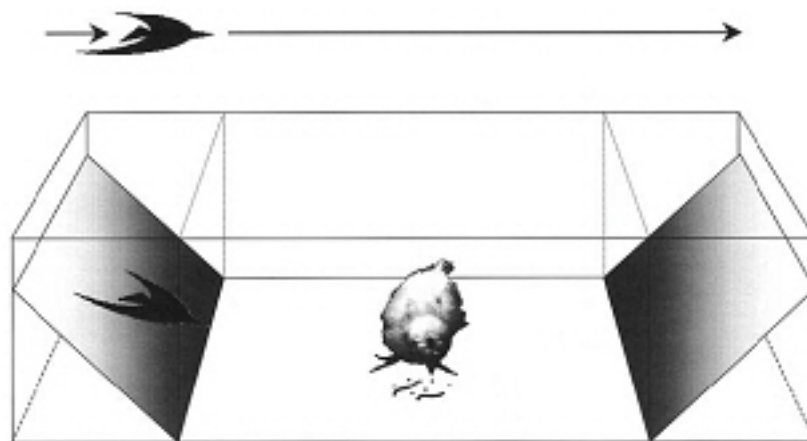


Figure I.17

Cependant, ces avantages chez les vertébrés ne peuvent pas expliquer pourquoi la latéralisation est alignée dans la même direction au niveau de la population. Chez certains vertébrés ainsi que chez l'homme, des asymétries « directionnelles » sont en effet observées au sein de la population (i.e. >50% de la population présentent des asymétries dans le même sens). De plus, les précédentes études suggèrent l'existence d'un pattern

commun de latéralisation parmi les vertébrés (voir Vallortigara & Rogers 2005 pour une revue générale). Jusqu'à présent, le mécanisme sous-jacent des asymétries au niveau de la population reste à identifier. Une hypothèse est que les contraintes sociales forceraient les individus d'un groupe à aligner leurs dissymétries (Vallortigara & Rogers 2005).

D'autre part, les avantages de la latéralisation au niveau individuel chez les poussins ne semblent pas être adaptés aux latéralisations fonctionnelles chez l'homme. Knecht et ses collègues (Knecht et al., 2001), par exemple, ont montré que les participants ne présentant pas de dominance hémisphérique pour le langage (i.e. bilatéraux) ne sont pas moins rapides lors du traitement linguistique que les participants dominants HG (typiques). De plus, la non-dominance HG (dominance HD ou bilatéralité) du langage n'est associée à aucune dépense supplémentaire (perte d'efficacité) ou singularité.

Bien que les études sur les dissymétries chez l'animal ne puissent pas répondre à toutes les questions soulevées sur la latéralisation cérébrale, ces recherches ont des implications importantes pour notre compréhension de l'origine de la dissymétrie chez l'homme. La présence des dissymétries chez des animaux réfute l'idée que la latéralisation cérébrale soit uniquement liée aux capacités linguistiques supérieures, et nous permet d'approfondir la connaissance des fondements originels de la dissymétrie cérébrale humaine.

1.3.3. Le mécanisme de la latéralisation – un mystère

Une question centrale est de savoir quel est le mécanisme sous-tendant la latéralisation cérébrale ainsi que les autres dissymétries physiologiques chez l'homme et chez les animaux.

En 1865, Broca écrit, « on conçoit qu'il puisse y avoir un certain nombre d'individus chez lesquels la prééminence native de circonvolutions de l'hémisphère droit renversera l'ordre des phénomènes que je viens d'indiquer ». Bien que Broca lui-même n'ait pas parlé des gauchers, de nombreux chercheurs après lui ont cru que les individus mentionnés étaient les gauchers, suggérant donc que l'hémisphère contrôlant la parole se situe du côté controlatéral à la main préférée : c'est la « règle de Broca ». Néanmoins, d'après les études de nombreux cas, la parole chez les gauchers ne semble pas systématiquement latéralisée dans l'hémisphère droit. Chez certains d'entre eux, la parole est en effet latéralisée dans l'hémisphère droit, d'autres ne présentent pas de latéralisation, mais pour la plupart la parole est traitée dans l'hémisphère gauche. Ainsi, la nature de la relation entre la latéralité manuelle et la latéralisation hémisphérique pour la parole n'est pas aussi claire qu'elle n'y paraît, la question restant ouverte. La question sur l'association entre les différentes dissymétries est en outre soulevée également.

Beaucoup d'études ont été réalisées pour tenter de répondre à cette question. Bien qu'il semble que les facteurs épi-génétiques (postnataux, autrement dit l'environnement) ainsi que les facteurs génétiques jouent un rôle concordant sur les dissymétries, des recherches supplémentaires permettront de mieux comprendre les dissymétries.

1.3.3.1. Modèles génétiques

Divers modèles ont tenté de rendre compte des faits de latéralisation par un mécanisme purement génétique. Les plus célèbres de ces modèles sont le modèle « Right Shift » (RS) proposé par Annett et al. (1985), le modèle proposé par McManus (1985), et plus récent, le modèle « Rétrograde aléatoire » proposé par Klar (1996). Malgré les différences parmi

eux, ces modèles ont tous proposé que la latéralisation est déterminée par un gène. Annett met l'accent par ailleurs sur le point que ce gène décide surtout la latéralisation cérébrale (à droit), et pour elle la latéralité manuelle (à gauche) est seulement une conséquence secondaire de la latéralisation cérébrale. Nous présentons brièvement le modèle « Rétrograde aléatoire » au-dessous.

Modèle « Rétrograde aléatoire ». A partir des données sur la latéralité manuelle et le sens de l'implantation des cheveux, Klar (1996) a montré que dans la population, 92% des personnes ont une implantation dans le sens des aiguilles d'une montre, or chez les gauchers cette proportion chute à 56%. D'après lui, cela signifie qu'il y a une partie de génétique à cette latéralisation. Autrement dit, il y aurait des prédispositions génétiques à être gaucher ou droitier (mais une part de hasard semble également jouer un rôle ou d'autres gènes encore inconnus). Klar avait donc proposé un modèle génétique « rétrograde aléatoire » (« random-recessive model »). Il propose qu'un seul gène avec deux allèles (qui peuvent être dominant « R » pour la latéralisation droite, ou rétrograde « r » pour une latéralisation aléatoire ou dit une perte de latéralisation directionnelle, et en conséquent donnent 3 génotypes : RR, Rr, et rr) contrôle la latéralité manuelle ainsi que le sens de l'implantation des cheveux (Klar, 1996). Une étude suivante par Weber et al. (2006) a proposé en plus que la dominance cérébrale du langage soit aussi développée sous cette origine génétique.

Une récente étude en DTcF (Jansen et al., 2007) a réexaminé l'association entre la latéralisation du langage, la latéralité manuelle et le sens de l'implantation des cheveux, sur la base d'un grand nombre de participants (1212 participants) y compris des participants avec le sens atypique de l'implantation des cheveux (donc en sens inverse des aiguilles d'une montre) ainsi que des participants avec la dominance atypique pour la langue (donc dominant HD pour le langage). Les résultats ont montré, malheureusement, qu'il n'y pas d'association évidente entre le sens de l'implantation des cheveux, la dominance du langage et la latéralité manuelle. Ainsi les auteurs concluaient qu'il n'existe pas d'origine génétique commune aux différentes asymétries.

Cependant, les vérités ne se présentent jamais clairement. Une autre étude par Geschwind et al. (2002) a examiné les volumes des lobes cérébraux d'HG et d'HD chez les 72 paires de jumeaux monozygotique (MZ) et 67 paires de dizygotique (DZ). Ils ont estimé les effets génétiques, les effets de l'environnement commun, en présentant probablement les événements *in utero*) et les effets de l'environnement non-partagé en réalisant les estimations de probabilité maximum (MLE, maximum likelihood estimation). Les résultats ont montré que les effets de l'environnement commun sont deux fois plus fort sur les volumes du lobe frontal et du lobe temporal dans l'HG que dans l'HD – en accord avec autres études, il y a moins de control génétique sur l'HG. En examinant les corrélations intra-classe de volumes cérébrales entre les paires de jumeaux RR (pour deux droitiers) et entre les paires de jumeaux non-RR (donc RL pour un droitier et un gaucher, ou LL pour deux gauchers), les auteurs ont montré que, les facteurs génétiques ont un effet sur les volumes hémisphériques cérébraux (surtout sur le lobe frontal gauche), deux fois plus fort pour les jumeaux MZ RR (deux droitiers) que les jumeaux MZ non-RR (RL ou LL). L'absence de cette différence entre les jumeaux DZ RR et les jumeaux DZ non-RR rassure que ce ne sont pas les effets des facteurs non-hérités *in utero* mais les effets génétiques. Ces résultats donc suggèrent une diminution de control génétique sur les volumes cérébraux dans les paires de jumeaux MZ non-RR, ainsi favorable au modèle génétique « rétrograde aléatoire ».

Pourtant il faut noter que dans les études mentionnées, les volumes des lobes et le sens de l'implantation des cheveux sont plutôt des asymétries anatomiques, tandis que la

latéralité manuelle et plus particulièrement, la dominance hémisphérique pour le langage, sont des latéralisations fonctionnelles.

Les récentes études sur un grand nombre des participants sains ont suggéré que le degré de latéralité manuelle est linéairement lié à la latéralisation pour le langage : la probabilité de dominance HD pour le langage augmente avec le degré de latéralité manuelle gauche (voir aussi dans I.3.1).

$$\text{Probabilité de dominance HD du langage} = 15\% - \text{latéralité manuelle}(\%)/10$$

Bien que ce rapport linéaire semble tout simple au niveau mathématique, au terme de l'origine biologique ce n'est pas autant simple : il ne peut pas être expliqué par un seul facteur causatif, et une explication vraisemblable sera que la latéralité manuelle et la dominance du langage sont tous les deux déterminés par plusieurs facteurs (génétiques ou environnementaux), dont certains jouent un rôle pour les deux (Knecht et al., 2000).

Étant donné que les conclusions de ces précédentes études ne s'accordent pas parfaitement, l'origine (génétique, environnementale/culture ou les deux) des asymétries/latéralisations reste une question ouverte. D'un autre côté, tandis que le mécanisme génétique des latéralisations fonctionnelles de cerveau reste encore peu connu, ces dernières années, les études sur la régulation moléculaire ont beaucoup progressé sur le mécanisme de l'asymétrie anatomique du corps.

I.3.3.2. Asymétrie du corps, asymétrie anatomique et latéralisations fonctionnelles de cerveau

Malgré une apparente symétrie, nous avons tous une asymétrie du corps, particulièrement au niveau des viscères. Les études récentes ont montré que trois voies de signalisation (SHH, FGF8 et NODAL) jouent un rôle crucial sur la détermination de l'asymétrie du corps (pour une revue voir Hamada et al., 2002), et NODAL semble aussi jouer un rôle essentiel pour régler l'asymétrie anatomique du cerveau selon les études chez le dard-perche (Halpern et al., 2003). Cependant, existe-t-il un tel gène (ou gènes) pour décider de la latéralisation cérébrale fonctionnelle chez l'homme? Les latéralisations cérébrales fonctionnelles sont-elles liées à l'asymétrie anatomique du cerveau ?

Si les études de Knecht et al. (2000, 2001) ont montré une probabilité de dominance HD atypique au niveau d'une grande population, il existe aussi, rarement, un situs inversus complet (une position en miroir des organes par rapport à la position habituelle) chez l'homme ainsi que chez l'animal (voir Sun and Walsh, 2006 pour une revue).

Les études précédentes convergent aussi vers l'existence d'asymétries anatomiques du cerveau. Parmi ces asymétries, la plus connue est celle des fissures Sylviennes, qui séparent les lobes frontal et temporal. La fissure Sylvienne dans l'HG est plus ventrale et se prolonge de façon plus postérieure dans l'HG que dans l'HD (Van Essen, 2005 ; Toga & Thompson, 2003). Une plus grande taille du planum temporale, une région temporale supérieure postérieure, est aussi observée chez la plupart des sujets droitiers (Hirayasu et al., 2000 ; Chi et al., 1977).

Selon certains chercheurs, cette asymétrie structurelle existerait déjà avant la naissance et bien avant toute expérience linguistique ou manifestation de préférence manuelle. Ceci suggère que le nouveau-né ait une propension préprogrammée à latéraliser son langage à gauche, même si une représentation bilatérale ou un transfert dans l'hémisphère droit reste possible (Chi et al., 1977).

Pourtant, Kennedy et al. (1999) ont examiné le rapport entre l'asymétrie du corps, l'asymétrie anatomique du cerveau et la latéralisation fonctionnelle du cerveau chez les individus qui ont un situs inversus. Tandis que ces individus ont aussi une asymétrie anatomique inversée du cerveau, ils ont par contre une dominance HG pour le langage. Ceci suggère que les latéralisations fonctionnelles et l'asymétrie du cerveau ne soient pas nécessairement reliées, bien que le rapport entre les deux reste à découvrir.

I.3.4. Evaluation de la latéralisation hémisphérique chez l'homme

Si nos premières connaissances sur la latéralisation cérébrale ont été acquises à partir d'études chez les patients ou les animaux, de nos jours, le développement de techniques sophistiquées nous fournit des mesures précises et simples pour évaluer la latéralisation hémisphérique chez l'homme sain ainsi que chez les patients.

I.3.4.1. Méthodes invasives

Le test de Wada est employé depuis un demi-siècle chez les patients épileptiques pour déterminer la dominance hémisphérique, dans le but de préparer une intervention chirurgicale. Le nom de cette procédure vient du Juhn Wada qui inventa ce procédé à la fin des années 1940. Le test de Wada consiste à injecter un anesthésique (le plus souvent de l'amobarbital sodique) dans l'une des artères carotide internes (droite ou gauche) de façon à déterminer quel est l'hémisphère cérébral dominant pour une fonction cognitive donnée, souvent le langage. Au cours de la procédure, le patient reste parfaitement conscient, mais l'hémisphère testé ne peut plus assurer ses fonctions si bien que s'il s'agit de l'hémisphère dominant pour le langage et le patient se trouve momentanément (jusqu'à disparition de l'effet anesthésique) incapable de communiquer verbalement. Par ailleurs, du fait de la décussation des voies motrices, le patient est aussi temporairement paralysé du côté opposé à l'injection. Étant donné que cette technique prend le risque d'une complication fatale, elle n'est appliquée qu'aux candidats neurochirurgiques. De plus, ce test coûte cher et est difficile à réaliser. Enfin, après 50 ans d'utilisation, les médecins et les chercheurs cherchent à remplacer le test de Wada par des méthodes non-invasives et moins délicates telles que l'imagerie cérébrale.

I.3.4.2. Méthodes non-invasives

Le récent développement des techniques d'imageries fournit des méthodes non-invasives et plus faciles qui peuvent être utilisées pour détecter la dominance hémisphérique, telles que l'IRMf (Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle ; dit aussi fMRI) (e.g. Cuenod et al., 1995; Pujol et al., 1999; Jansen et al., 2006b), le DTcf (Doppler TransCrânien fonctionnel ; dit aussi fTCD) (e.g. Knecht et al., 2000 ; Jansen et al., 2004), la MEG (Magnétoencéphalographie) (e.g. Hirata et al., 2004), l'EEG (Electroencéphalographie) (e.g. Rowan et al., 2004), et la spectroscopie infrarouge (e.g. Watson et al., 2004) (pour une revue voir Jansen et al., 2006b). Certaines de ces méthodes ont été comparées entre elles ou au test de Wada. Les résultats concordent : ces méthodes permettent de constituer une alternative non invasive au test de Wada.

Parmi ces méthodes, en raison de sa disponibilité et sa haute précision, l'IRMf devient une technique d'imagerie qui est souvent utilisée. En général, la latéralisation est exprimée par un index de latéralisation (LI), qui décrit la dominance hémisphérique ainsi que le degré de la latéralisation. Le calcul de latéralité dépend de la façon choisie pour mesurer l'activité cérébrale et la région d'intérêt (ROI). Plusieurs méthodes ont été proposées pour

calculer les LIs: certaines sont basées sur l'étendue de la région cérébrale activée (i.e. le nombre de voxels activés) et les autres sur la grandeur de changement du signal. Bien que plusieurs approches aient été établies, la méthode optimale pour évaluer la latéralisation d'une fonction cognitive reste encore controversée. Les critiques concernent souvent la robustesse et la reproductibilité de ces méthodes. LIs ne doivent pas trop varier ni en changeant paramètres extérieurs ni dans les mesures répétées (Jansen et al., 2004). Par conséquent, ni les LIs basés sur le nombre de voxels activés à un seul seuil statistique fixé, ni ceux basés sur la variation du signal sans seuil (i.e. calcul sur tous les voxels) peuvent donner les résultats robustes et reproductibles. Au lieu de cela, les LIs basés sur le changement du signal à un seuil prédéfini (ou aux plusieurs seuils) peuvent mieux décrire la latéralisation d'une fonction cognitive. Pour les ROIs qui sont plutôt étendue, une méthode alternative est d'utiliser les LIs basés sur le nombre de voxels activés dans la forme d'une série de LIs dépendants des seuils.

En résumé, ces méthodes nous fournissent des possibilités pour évaluer la latéralisation hémisphérique de manière précise et moins laborieuse. Les études sur la latéralisation hémisphérique nous permettent, d'une part, de mieux comprendre le mécanisme cérébral sous-tendant le langage, d'autre part, de réexaminer le rapport entre la dominance hémisphérique pour le langage et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel droit dans la lecture.

I.3.5. La latéralisation hémisphérique et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture

Un phénomène robuste dans un échantillon aléatoire de droitiers est un avantage du champ visuel droit (CVD) lors de la lecture de mots bilatéralement présentés : les mots présentés brièvement dans le CVD sont identifiés plus rapidement et plus exactement comparés aux mots présentés brièvement dans le champ visuel gauche (CVG) (Pour revue voir Brysbaert et al., 1996 ou Hellige, 1993). Un tel avantage du CVD a souvent été considéré comme la conséquence de la dominance hémisphérique gauche pour le langage (Bradshaw and Nettleton, 1983 ; Hellige et al., 1993).

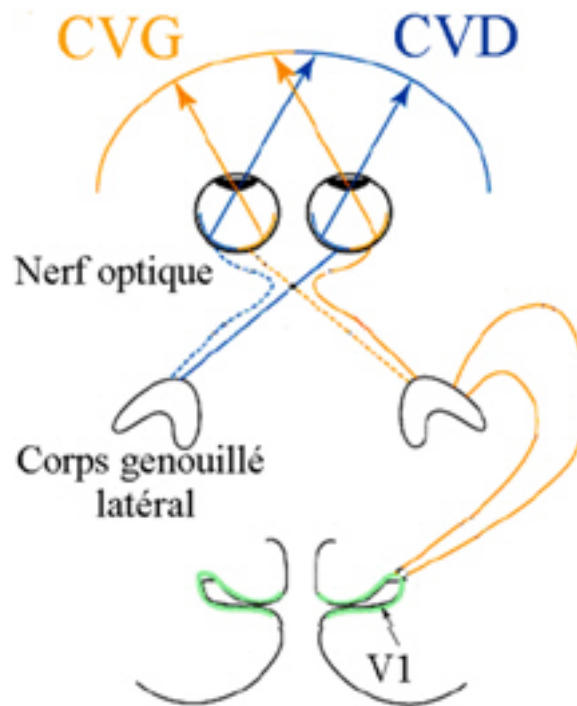


Figure I.18

Regardons d'abord le traitement des stimuli présentés latéralement dans notre système visuel. Compte tenu de la structure du système visuel, la stimulation présentée à gauche ou à droite du point de fixation au centre du champ visuel permet d'adresser l'information initialement à l'hémisphère controlatéral et donc permettre de faire des inférences sur la spécification fonctionnelle des hémisphères et de recueillir des performances latérales (Hellige 1993 ; voir Figure I.18). Sur la base de ce principe, les différents stimuli visuels sont présentés pendant une durée brève dans le CVG et le CVD (ou seulement dans le CVG ou le CVD), l'exactitude et/ou le temps de réponse sont mesurés et analysés en fonction de l'hémichamp visuel stimulé. Etant donné que l'HG est dominant pour le langage dans la majorité de la population, il devrait faciliter le traitement des mots présentés dans le CVD. Pour cette raison, l'avantage du CVD a souvent été considéré comme la conséquence de la dominance hémisphérique gauche pour le langage (Bradshaw et Nettleton, 1983; Hellige et al., 1993).

Si l'avantage du CVD dans la lecture est la conséquence de la dominance hémisphérique gauche pour le langage (Bradshaw et Nettleton, 1983; Hellige et al., 1993) évidemment, un avantage du CVG sera observé chez les individus ayant une dominance HD pour le langage.

Si les méthodes directes et non-invasives n'étaient pas disponibles dans les études précédentes pour mettre en évidence cet effet de la dominance hémisphérique pour le langage sur l'avantage du champ visuel, le développement de techniques sophistiquées en particulier en neuroimagerie nous fournit des mesures directes et non-invasives pour évaluer la latéralisation hémisphérique. Hunter and Brysbaert (2008), par exemple, ont mené récemment une étude en comparant l'effet de position optimale du regard dans un mot (OVP) dans deux populations ayant une dominance cérébrale inversée pour le langage, et ils ont montré un effet prononcé de la latéralisation hémisphérique (identifiée par l'IRMf

et/ou l'échographie Doppler transcrânienne fonctionnelle) sur l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel.

Pourtant, il faut noter que depuis longtemps, d'autres explications ont aussi été proposées, telles que les propriétés langagières (Kirsner and Schwartz, 1986; Farid and Grainger, 1996), la direction de la lecture (Orbach, 1952; Faust et al., 1993); et l'attention (Efron, 1990; Nicholls and Wood, 1998)) (pour une revue voir Brysbaert et al., 1996). Si les études précédentes ne s'accordent pas entre elles lorsque la dominance hémisphérique n'a pas été prise en compte, ces facteurs jouent-ils également un rôle conjoint avec la dominance hémisphérique? Cette question de longue date reste encore à clarifier.

Comme nous l'avons décrit dans ce chapitre, bien que la majorité de la population ait la même direction pour la latéralisation d'une fonction telle que le langage, la latéralisation atypique peut se trouver chez une minorité de la population, et au niveau de l'individu, la spécialisation hémisphérique pour les différentes fonctions n'est pas un phénomène de tout ou rien, mais présente un continuum. D'une part, on connaît encore peu le mécanisme de la latéralisation cérébrale et son origine reste à découvrir; d'autre part, l'étude sur la latéralisation fonctionnelle cérébrale pourrait nous ouvrir une nouvelle voie pour étudier le réseau fonctionnel des aires cérébrales et pour expliquer la performance (e.g. en lecture), comme nous allons le décrire dans la section suivante.

I.4. Synthèse et Problématique générale

Si le langage a évolué au cours du temps, reposant probablement sur des mutations du génome et la sélection naturelle, la lecture est une compétence humaine relativement récente qui utilise des structures occipito-temporales qui n'étaient pas conçues dans le but de lire (Dehaene et al., 2005). Pourtant, nous possédons un mécanisme efficace et parallèle d'appréhension des lettres. Un adulte bien entraîné peut identifier plus de 10 caractères en une fraction de seconde et le temps de lecture des mots dépend peu de leur longueur (Nazir et al., 2004; Young and Ellis, 1985).

De nombreuses études concernant la lecture ont été menées depuis plus d'un siècle et ce champ d'étude regroupe des travaux de recherche dans des domaines variés. A partir des données des populations saines ainsi que des personnes souffrant de déficits en lecture, le processus de traitement d'un mot écrit a été grossièrement identifié (Price et al., 2000; Jobard et al., 2003 ; Démonet et al., 2005). Les études s'accordent généralement sur le postulat de la lecture de mots à deux voies: la voie directe (ou d'adressage) et la voie indirecte (ou d'assemblage). La théorie de la lecture à deux voies a aussi été constatée dans les études sur le développement de la lecture chez les enfants et chez les dyslexiques / alexiques (Frith, 1985 ; Coltheart, 1973 ; Démonet et al., 2004 ; Vinckier et al., 2006).

Pourtant, tandis que la plupart des processus principaux et des régions cérébrales sous-tendant ces processus sont grossièrement cohérents entre les études, certains processus ainsi que certaines régions cérébrales impliquées dans la lecture restent discutés. La fonction de la région OTv gauche, qui se situe dans la voie visuelle ventrale, reste une question importante encore débattue à l'heure actuelle. Pour certains chercheurs, cette région est le site anatomique de la « région de la forme visuelle des mots » et correspond à l'expertise perceptuelle en lecture (Cohen et al., 2000, 2008; McCandliss et al., 2003; Dehaene et al., 2005). L'expertise perceptuelle en lecture est utilisée ici pour son sens plus général en indiquant un traitement rapide et parallèle pour les unités orthographiques

familiales plus petites que les mots (e.g. graphèmes, syllabes, morphèmes ou mots entiers), de taille variable selon l'expérience perceptuelle du lecteur (Dehaene et al., 2005). Selon Dehaene et al. (2005), cette expertise de la reconnaissance de mots invariables est sous-tendue par une hiérarchie de neurones détecteurs (des plus postérieurs aux plus antérieurs) qui permet d'identifier les combinaisons locales des caractéristiques visuelles ; à condition que les stimuli ne dépassent pas un certain seuil de dégradation (Dehaene et al., 2005 ; Cohen et al., 2008). Néanmoins, tandis qu'il est incontestable que cette région joue un rôle très important dans la lecture des mots en modalité visuelle, d'autres chercheurs ont proposé que la région OTv gauche serve plutôt de « carrefour » entre l'entrée visuelle et les processus langagiers (phonologique ou sémantique) (Hillis et al., 2005 ; Vigneau et al., 2005). Alors, cette région correspond-elle à l'expertise perceptuelle en lecture comme proposé par Cohen, Dehaene et leurs collègues ? Est-elle impliquée dans le traitement visuel de bas niveau ou sert-elle plutôt d'interface entre l'entrée visuelle et les processus langagiers ? Pourquoi est-elle latéralisée dans l'HG précocement lors du développement des capacités de lecture ?

Les études récentes sur la latéralisation fonctionnelle ont montré que malgré une latéralisation fonctionnelle à gauche pour le langage chez la majorité de la population, une minorité de la population a développé un langage latéralisé dans l'HD (Knecht et al., 2000). Ces études nous ouvrent une nouvelle voie pour étudier le réseau cérébral sous-tendant la lecture, comme nous le décrirons par la suite.

Ce travail de thèse a pour but de mieux comprendre la fonction de la région occipito-temporale ventrale (OTv) gauche dans la lecture des mots, et particulièrement la relation entre cette région et les régions langagières antérieures, ainsi que son rôle dans l'expertise perceptuelle en lecture. Un deuxième objectif est d'examiner le lien entre la latéralisation cérébrale du langage et l'avantage du champ visuel droit (CVD) lors de la lecture des mots.

Dans une première étude en potentiels évoqués (Chapitre II), une question sera posée sur l'origine de la latéralisation fonctionnelle de la région OTv liée à la lecture des mots. Étant donné que le rôle fonctionnel de la région OTv se développe avec l'entraînement en lecture (Maurer et al., 2005 ; Brem et al., 2006) et que la lecture de mots en modalité visuelle comprend une composante linguistique ainsi qu'une composante visuelle, la latéralisation fonctionnelle (à gauche) de cette région lors de la lecture des mots peut être de deux origines. Elle pourrait être expliquée par une spécialisation du traitement précis des informations visuelles de bas niveau dans l'HG, ou autrement, par sa communication avec des régions cérébrales antérieures dans l'HD sous-tendant la production du langage. Ces deux hypothèses seront examinées en comparant deux populations ayant une dominance hémisphérique inversée pour la production de langage, à savoir une population avec une dominance HG « typique » versus une population avec une dominance HD « atypique ». Cette comparaison nous permettra la dissociation potentielle entre la latéralisation des processus visuels et des processus langagiers, et d'apporter des indications sur la fonction de la région OTv gauche.

Une deuxième étude, réalisée en IRMf, se focalisera plus particulièrement sur la fonction de la région OTv en relation avec l'expertise perceptuelle en lecture, autrement dit, sert-elle de « région de la forme visuelle des mots » comme proposé par Cohen et al. (Cohen et al., 2000, 2008 ; McCandliss et al., 2003 ; Dehaene et al., 2005) ? L'expertise perceptuelle en lecture se caractérise par un traitement rapide et parallèle (des lettres) au niveau des mots (Aghababian and Nazir, 2000 ; Nazir et al., 2004) ou dans un sens plus général, au niveau variable d'unités orthographiques familiales plus petites que les mots, telles que des morphèmes ou bigrammes (Warrington & Shallice, 1980), ce dernier point ayant été élaboré

dans le modèle de Dehaene et al. (2005). Dans cette étude, nous manipulerons le format d'affichage des mots (horizontal versus vertical) afin d'examiner l'expertise perceptuelle en lecture. Cette manipulation devrait éliminer l'expertise perceptuelle même dans son sens plus général (pour les unités orthographiques familières plus petites que les mots) comme Dehaene et al. (2005) et Cohen et al. (2008) l'ont indiqué dans leur modèle. Manipuler le format d'affichage devrait aussi éliminer ou au moins modifier le profil d'activation de la région OTv gauche si cette activation correspond à l'expertise perceptuelle en lecture. Cette manipulation nous permettra donc d'examiner la fonction de la région OTv gauche en relation avec l'expertise perceptuelle en lecture. Dans cette étude, nous répliquerons en outre les résultats de notre 1ère étude pour avoir une image claire et précise des mécanismes de lecture au niveau individuel, particulièrement pour les individus dominants HD.

Ensuite dans la troisième étude, nous évaluerons le rapport entre la latéralisation hémisphérique pour le langage et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture de mots, en mesurant les performances d'identification de mots avec des excentricités différentes dans les deux champs visuels pour des individus ayant une dominance hémisphérique inversée pour le langage (identifiée dans la 2ème étude en IRMf). Si la dominance hémisphérique pour le langage est le seul facteur pouvant expliquer l'avantage du champ visuel, nous devrions observer un avantage inversé (i.e. l'avantage du CVG, autant latéralisé) pour les individus dominants HD ; l'inverse suggérerait que d'autres facteurs tels que les propriétés linguistiques, la direction de lecture, et/ou l'attention entrent en jeu. Une manipulation du format sera aussi réalisée pour examiner les effets liés à un certain système d'écriture. Cette étude nous permettra de mieux comprendre l'origine de l'avantage du CVD dans la lecture.

Chapitre II. La lecture de mots dans un cerveau atypique – une étude en potentiels évoqués

Cette étude a donné lieu à une publication dans la revue *Journal of Cognitive Neurosciences* (Cai, Lavidor, Brysbaert, Paulignan & Nazir, 2008).

II.1. Introduction

En dépit des considérables limites de notre système visuel, nous sommes capables d'identifier plus de 10 caractères en une fraction de seconde – au moins lorsque les mots sont présentés dans un format familier, au centre ou à droite du point de fixation du regard (Nazir et al., 2004 ; Young & Ellis, 1985). Grâce aux techniques d'imagerie, pendant la dernière décennie, de nombreuses études portant sur le mécanisme cérébral sous-jacent à l'expertise en lecture ont permis d'approfondir notre connaissance sur la lecture des mots. Un phénomène remarquable notamment est la latéralisation précoce des structures sous-tendant la lecture dans l'hémisphère gauche (HG). La région occipito-temporale ventrale (OTv) gauche est ainsi activée vers 150-200 ms après l'apparition des mots. Cohen et al. suggèrent que cette région joue un rôle crucial dans le traitement visuel des mots en extrayant la représentation orthographique invariante d'informations visuelles. Des études ultérieures ont montré que cette région répond de façon privilégiée aux stimuli orthographiques par rapport aux chiffres (Polk and Farah, 2002) ou formes géométriques (Gros et al., 2002), indépendamment de la casse ou de la fonte des lettres ou encore de la position des stimuli dans le champ visuel (Dehaene et al., 2004; Cohen et al., 2000).

Pourquoi l'activité de cette région est-elle latéralisée à l'HG pendant la lecture? La lecture et l'écriture sont des compétences humaines récentes utilisant des structures occipito-temporales qui n'étaient pas initialement dédiées à la lecture (Dehaene et al., 2005), et le rôle fonctionnel de la région OTv se développe avec l'entraînement en lecture (Brem et al., 2006; Maurer et al., 2005). Il est évident que le traitement visuel des mots comprend une composante linguistique ainsi qu'une composante visuelle. La latéralisation fonctionnelle à gauche de la région OTv pendant la lecture des mots pourrait ainsi être de deux origines.

D'une part, cette latéralisation pourrait être expliquée par une spécialisation du traitement précis des informations visuelles de bas niveau dans l'HG. Des études d'électrophysiologie et d'IRMf ont déjà suggéré que dans la région OTv émerge une expertise visuelle « domaine-spécifique » pour plusieurs catégories de stimuli visuels, à savoir les oiseaux et les chiens (Tanaka and Curran, 2001), les voitures (Gauthier et al., 2003), les bâtiments, les visages et les sculptures (Grill-Spector et al., 2006; Malach et al., 2002), et les empreintes digitales (Busey and Vanderkolk, 2005). D'après Malach et al. (2002), cette région corticale (OTv) de haut niveau formerait une extension naturelle du cortex rétinotopique précoce, les principes de l'organisation topographique du cortex visuel

précoce s'étendant à cette région qui comprend aussi un plan ordonné par excentricité. La topographie des représentations des objets dans cette région serait en gros contrainte par les demandes d'acuité lors de l'acquisition, de manière « bottom-up ». Autrement dit, les processus nécessitant une analyse fine seraient traités initialement dans la région OTv qui reçoit des afférences des représentations fovéales, tandis que les processus reposant sur l'intégration à grand échelle seraient traités dans d'autres régions corticales recevant des informations des représentations périphériques. Suivant cette logique, la région OTv traitant les mots visuels ne serait pas spécifique aux stimuli linguistiques (voir aussi Devlin et al., 2006; Xue et al., 2006; Price & Friston, 2005), et la latéralisation fonctionnelle de cette région lors de la lecture des mots résulterait du fait que le cortex visuel gauche serait plus efficace lors du traitement des informations visuelles fines.

D'autre part, la région OTv pourrait être latéralisée à gauche en raison de sa communication avec d'autres régions cérébrales antérieures sous-tendant la production du langage (en particulier le cortex frontal inférieur). D'après ce point de vue, la latéralisation fonctionnelle de la région OTv serait modulée par la latéralisation de la région sous-tendant la production du langage (Hillis et al., 2005; Kosslyn, 1987). Des études précédentes ont révélé que chez la plupart des individus, l'HG est dominant pour les fonctions concernant la parole (Szaflarski et al., 2002; Pujol et al., 1999; Knecht et al., 2000). Puisque l'élaboration de formes phonologiques et orthographiques repose essentiellement sur l'accès au système linguistique (Hillis et al., 2005), la latéralisation fonctionnelle de la région OTv lors de la reconnaissance visuelle des mots pourrait indiquer qu'elle se développe comme une partie d'un réseau langagier plus étendu. Cette hypothèse implique donc que l'implication de la région OTv dans la lecture de mots résulte d'un effet « top-down » des structures linguistiques dans le lobe frontal nécessaires au traitement des mots (voir aussi Hillis et al., 2005)

L'objectif de notre étude est d'examiner l'origine de la latéralisation fonctionnelle de la région OTv pendant le traitement visuel de mots et son rapport avec la latéralisation du cortex frontal sous-tendant la production du langage. Deux populations avec une dominance hémisphérique inversée pour le langage seront examinées et comparées, ce paradigme nous permettant de dissocier les deux hypothèses, visuelle et linguistique, quant aux origines potentielles de la latéralisation de la région OTv. Nous déterminerons d'abord la dominance hémisphérique pour la production du langage pour chaque participant, ce qui nous permettra de grouper les participants en deux types : ceux avec une dominance HG typique et ceux avec une dominance hémisphérique droite (HD) atypique. Ensuite, nous examinerons la latéralisation de la région OTv pour ces deux groupes séparément pendant la lecture de mots en utilisant le paradigme de Cohen et al. (2000) qui a conduit à évoquer l'existence de l'« aire de forme visuelle de mots (VWFA) ». La latéralisation de l'activité OTv sera ensuite comparée entre le groupe de participants typiques (dominants HG pour la production du langage) et le groupe de participants atypiques (dominants HD).

Dans le but de former deux groupes de participants avec une dominance inversée pour le langage, nous nous focaliserons sur une population de gauchers pour identifier des participants dominants HD atypiques, un paradigme en EEG permettant d'identifier la latéralisation du langage. Une récente étude sur une population de 326 personnes a montré que la probabilité d'avoir une dominance atypique pour le langage est plus forte pour les gauchers (27% des gauchers fortement latéralisés dans la population testée) que pour les droitiers (4% des droitiers fortement latéralisés) (Knecht et al., 2000 ; voir aussi Chapitre I.3.1). Ainsi, dans notre étude, nous avons recruté des individus gauchers fortement latéralisés afin d'augmenter la probabilité de trouver des individus dominants

HD atypiques. Pour évaluer la latéralité de la production du langage, nous utiliserons un paradigme en potentiels évoqués proposé par Rowan et al. (2004). Dans ce paradigme, on demande aux participants de générer un verbe en réponse à un nom présenté (e.g. balai - balayer). Cette tâche est connue pour révéler de manière robuste les effets de la latéralisation du langage dans le cortex frontal inférieur (Rowan et al., 2004; Thiel et al., 1998; Petersen et al., 1988). Rowan et al. (2004) ont mis en évidence un potentiel négatif (soutenu) lié à la génération de verbes dans la région frontale inférieure (partie dorsale), plus négatif dans l'hémisphère dominant du langage (identifié par IRMf) (voir aussi Thomas et al., 1997). Dans notre étude les individus avec une dominance HG ou HD (mais pas les individus bilatéraux, ne présentant aucun avantage d'un hémisphère sur l'autre) seront inclus dans les analyses de la deuxième expérience sur la latéralité de la région OTv pendant la lecture de mots.

Afin d'identifier la latéralité fonctionnelle de la région OTv, nous utiliserons un protocole d'expérience très proche de celui de Cohen et al. (2000) (voir aussi chapitre I.2.4 pour ses méthodes et résultats), en présentant des mots pour une durée limitée dans le champ visuel gauche (CVG) ou le champ visuel droit (CVD). Cohen et al. (2000) ont montré que, quel que soit le champ visuel dans lequel les mots sont présentés, l'activité corticale converge dans la région OTv gauche chez les participants droitiers. Nous utiliserons ce paradigme pour examiner la latéralisation de l'activité OTv pendant la lecture de mots chez les participants dominants HD atypiques pour la production du langage.

Notre hypothèse est simple. Si l'asymétrie hémisphérique pour le traitement de l'information visuelle de bas-niveau est responsable de la latéralisation de l'activité OTv pendant la lecture des mots, nous devrions observer une latéralisation toujours à gauche pour cette région, indépendamment de la latéralisation du langage définie dans la tâche de génération de verbes. Au contraire, si la latéralisation de l'activité de la région OTv dérive de la latéralisation des structures antérieures sous-tendant le langage, nous devrions observer une corrélation entre la latéralité mesurée dans la tâche de génération de verbes et la latéralité mesurée dans la tâche de lecture de mots parafovéaux (Figure II.1).

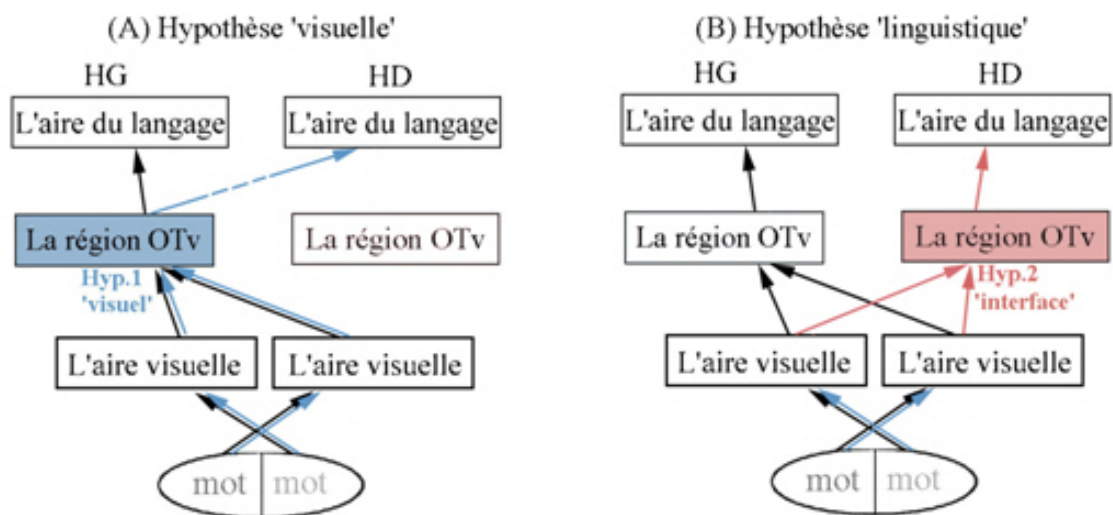


Figure II.1

II.2. Tâche I : génération de verbes

II.2.1. Matériels et méthodes

II.2.1.1. Participants

Vingt-six volontaires âgés de 19 à 38 ans, étudiants à l'université, ont participé à cette expérience. Tous étaient de langue maternelle française sans antécédent neurologique ni psychiatrique. Tous les sujets avaient une vue normale ou corrigée. Parmi les sujets, quinze étaient droitiers et onze gauchers, la latéralité manuelle ayant été mesurée grâce au test de latéralité manuelle d'Edinburgh (Oldfield, 1971). Les droitiers avaient des scores compris entre 0,5 et 1 (moyenne = 0,9); les gauchers avaient des scores entre -1 et -0,5 (avec une exception -0,1 ; moyenne = -0,6). Tous ont signé un formulaire de consentement et restaient libres d'interrompre leur participation à l'expérience à n'importe quel moment.

II.2.1.2. Stimuli

Les stimuli étaient une liste de 80 noms, ayant une fréquence moyenne de Log_{10} [fréquence/million] = 1,37 (Fréquence Frant selon la base de données lexicales française « lexique », obtenue sur le site <http://www.lexique.org> ; New et al., 2001) et une longueur moyenne de 6,11 lettres (entre 4 et 9 lettres)

II.2.1.3. Procédure

Le protocole de cette expérience était le plus proche possible celui de Rowan et al. (2004), avec toutefois pour différence que nos stimuli étaient présentés visuellement versus auditivement chez Rowan et al.. On demandait aux participants de générer un seul verbe associé à un nom présenté visuellement.

Le déroulement temporel de cette tâche est présenté sur la Figure II.2. Chaque essai commençait par la présentation d'une croix de fixation au milieu de l'écran. Le sujet devait fixer son regard sur la croix jusqu'à la fin de l'essai. Après 2500 millisecondes, la croix était remplacée par un nom affiché au centre de l'écran pendant 500 millisecondes (police 'Courier', minuscules). Puis, le nom disparaissait de l'écran et la croix de fixation réapparaissait. Le sujet devait alors générer silencieusement un verbe associé à ce nom. Deux mille cinq cents millisecondes plus tard, deux lignes verticales apparaissaient avec la croix incitant le sujet à énoncer oralement le verbe généré ; cette composante « explicite » était incluse pour s'assurer que la tâche était correctement accomplie. Un enregistrement vidéo était réalisé afin de vérifier les réponses des participants.

Tâche I: Génération du Verbes

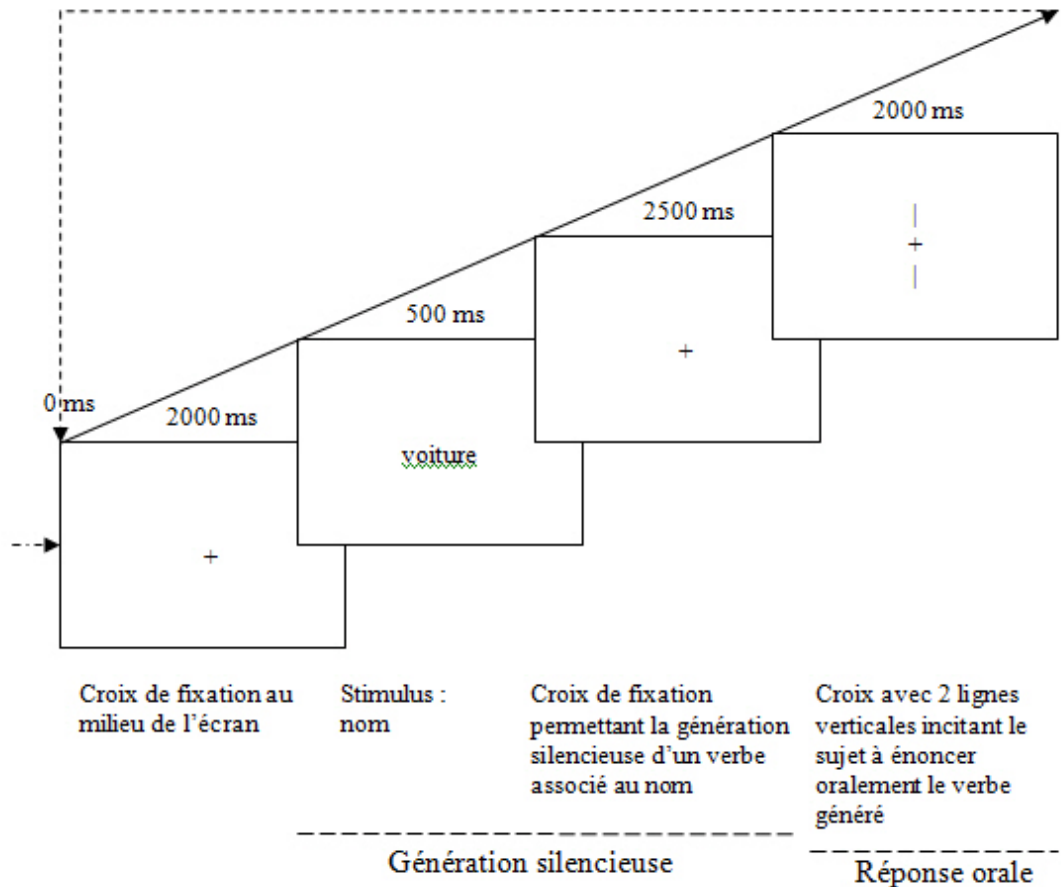


Figure II.2

II.2.1.4. Acquisition des données

Les sujets étaient confortablement assis à une distance de 60 cm de l'écran, et recevaient la consigne de ne pas bouger et de cligner des yeux le moins possible. Les données EEG ont été enregistrées de façon continue grâce à 32 électrodes Ag/AgCl reliées à des amplificateurs BrainAmp MR (Brain Products GmbH, Munich, Germany), à une fréquence d'échantillonnage de 2500 Hz et ont été référencées sur Cz. Les électrodes étaient placées sur un bonnet élastique (ECI Electro-Cap, Electro-Cap International, Inc., USA) selon le système 10-20 international (Figure II.3(A)), adapté au tour de tête de chaque sujet.

Les données de l'électro-oculogramme (EOG) ont été enregistrées simultanément, à l'aide d'une électrode placée à l'extérieur du cantus gauche (EOGh) et d'une électrode infra-orbitale (EOGv). Le signal a été filtré en ligne entre 0,016 et 1000 Hz. Les impédances étaient maintenues tout au long de l'enregistrement à des valeurs inférieures à 10 kΩ.

II.2.1.5. Analyses des données

Les données EEG ont été traitées à l'aide du logiciel Vision Analyzer (BrainAmp, Brain Products GmbH, Germany). Les enregistrements continus ont été filtrés 'off-line' avec une bande passante de [0,016-40] Hz et 48 dB/oct, et re-référencées selon une référence moyenne incluant toutes les électrodes exceptées les EOGs. Une segmentation du signal continu a été réalisée dans la fenêtre temporelle [-200 – 3000] ms autour de chaque apparition de stimulus. Un rejet d'artéfacts automatique a été réalisé en éliminant tous les essais dont le potentiel excédait $\pm 150 \mu\text{V}$ ou dont la différence entre deux échantillons excédait $\pm 50 \mu\text{V}$. Les segments où les effets du mouvement ou du clignement des yeux étaient observés de façon évidente sur les tracés ont été retirés manuellement de l'enregistrement. Une correction de la ligne de base relative à l'activité pré-stimulation a été appliquée à chaque segment restant. Ces segments ont ensuite été moyennés afin d'obtenir les moyennes individuelles.

L'analyse a été faite sur les électrodes dans la région frontale inférieure (partie dorsale, voir Rowan et al., 2004). Les potentiels enregistrés sur les électrodes F3 et FC3 dans l'HG, et sur les électrodes F4 et FC4 dans l'HD, ont été moyennés (voir Figure II.3(B) pour les positions des électrodes). Dans la fenêtre temporelle [1250 – 2800 ms], lorsque le potentiel évoqué avait une plus forte négativité sur l'HG par rapport à son homologue sur l'HD, il était considéré comme critère de sélection de la dominance HG et vice versa. Une analyse de variance a été conduite pour comparer les potentiels sur les électrodes homologues pour les deux groupes de sujets (dominants HG et dominants HD respectivement).

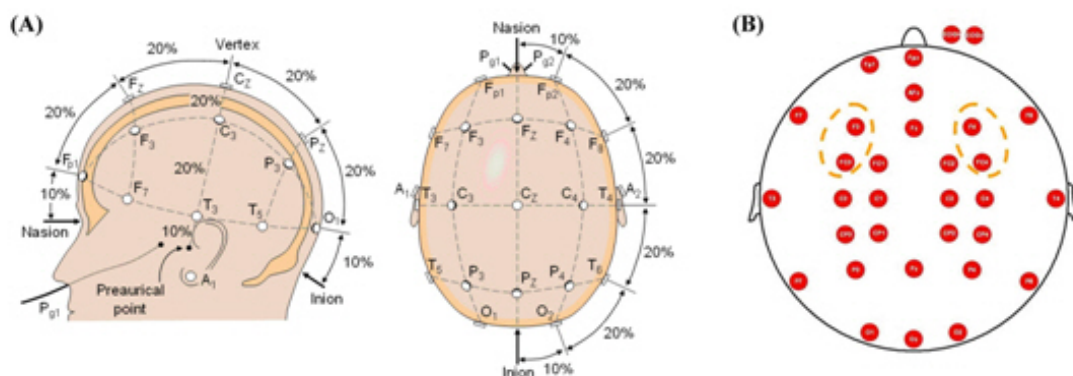


Figure II.3

II.2.2. Résultats

Les données de sept participants (cinq droitiers et deux gauchers) ont été écartées en raison d'impédances supérieures à 10 k Ω et/ou de rapports signal/bruit très faibles, ou encore à cause de mouvements horizontaux des yeux durant la deuxième tâche (lecture de mots parafovéaux, voir la partie suivante). Ce dernier critère est important car si le regard n'est pas fixé sur la croix centrale durant la lecture parafovéale, les stimuli présentés à gauche ou à droite de la croix ne sont plus projetés dans le CVG ou dans le CVD, et les données ne sont donc pas valides. Au final, dix participants droitiers et neuf participants gauchers ont été gardés pour les analyses.

Pour chaque participant, les potentiels enregistrés sur la région frontale inférieure gauche ont été soustraits de ceux enregistrés sur la région frontale inférieure droite, dans la fenêtre temporelle critique [1250 – 2800 ms] après l'apparition des mots. Les valeurs de soustraction ont été utilisées comme index de latéralité. Les valeurs négatives indiquent

une plus forte négativité sur l'HG et les valeurs positives indiquent une plus forte négativité sur l'HD. Les résultats individuels sont montrés sur la figure II.4. Huit des dix sujets droitiers avaient un index de latéralité inférieur à $-0,5 \mu\text{V}$, à partir duquel ils ont été sélectionnés comme dominants HG pour la production du langage ; quatre des neuf sujets gauchers avaient un index supérieur à $+0,5 \mu\text{V}$ et ont été retenus comme dominants HD pour la production du langage.

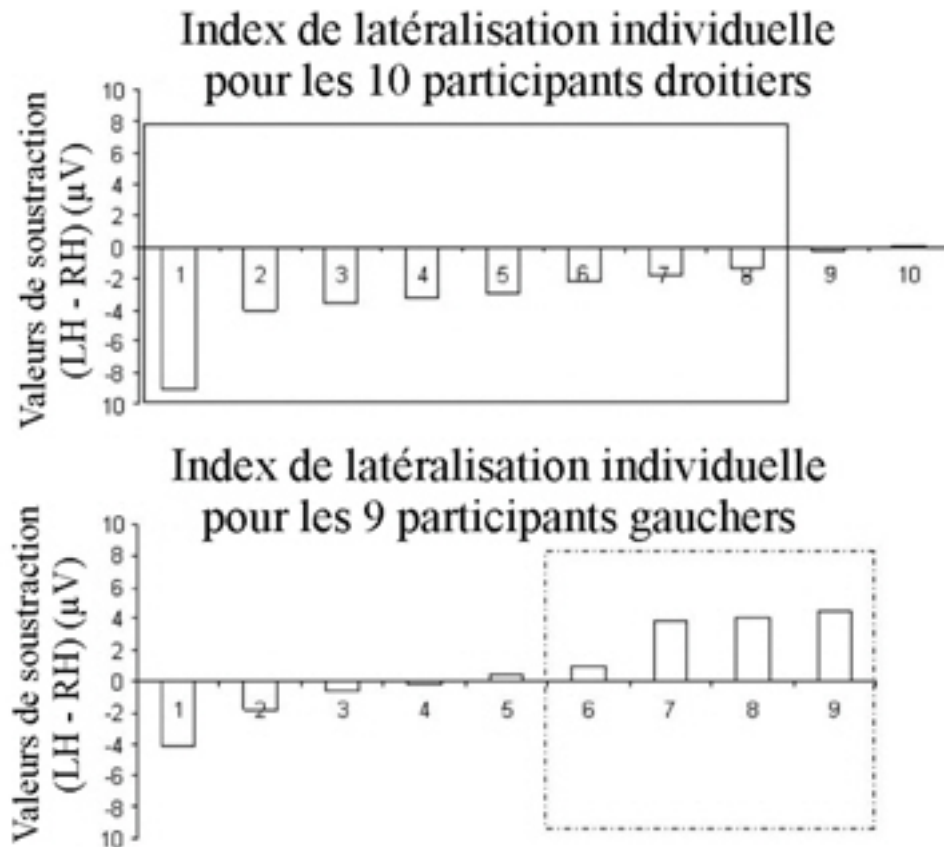


Figure II.4

Figure II.5 trace la grande moyenne des potentiels évoqués par groupe pour les 8 droitiers dominants HG et les 4 gauchers dominants HD. Nous avons réalisé une analyse de variance sur les potentiels enregistrés sur la région frontale inférieure dans l'HG et sur son homologue dans l'HD, moyennés dans la fenêtre temporelle [1250 – 2800 ms]. Les résultats montrent une différence inter-hémisphérique significative pour le groupe des 8 droitiers dominants HG ($[F(1,7)=16.81, P<0.01]$) et pour le groupe des 4 gauchers dominants HD ($[F(1,3)=17.06, P=0.03]$).

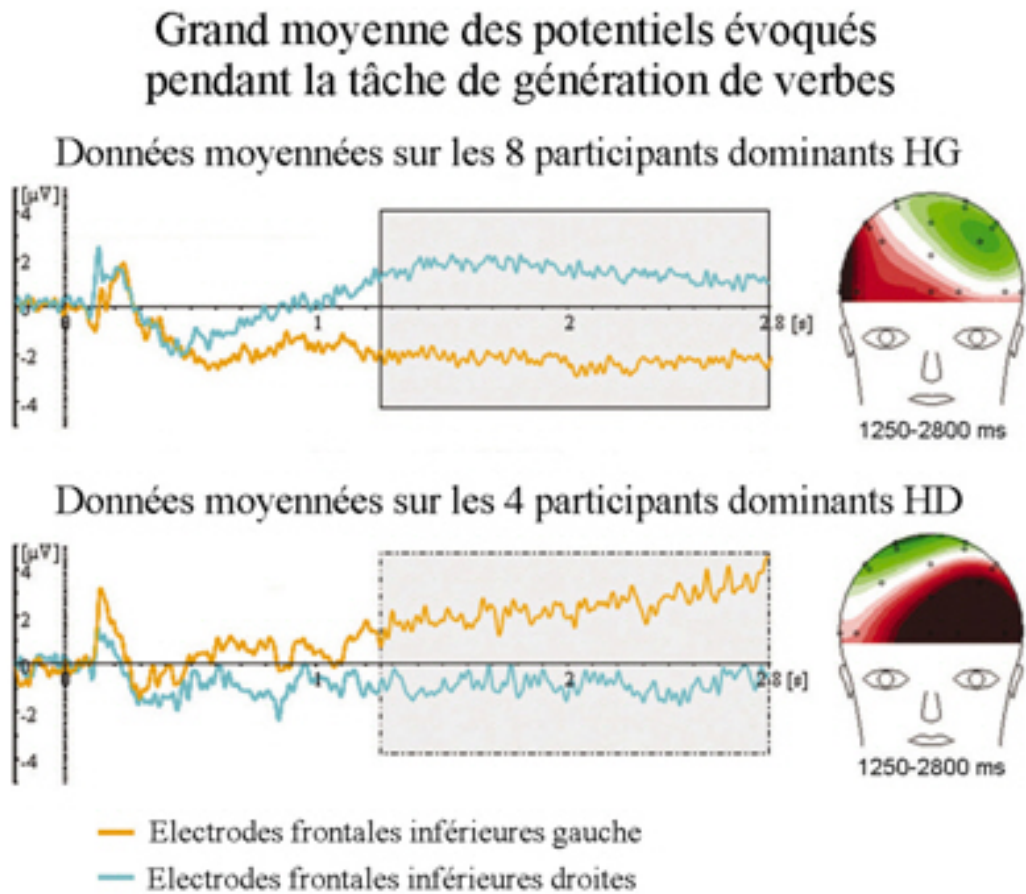


Figure II.5

II.3. Tâche II : lecture parafovéale de mots

II.3.1. Matériels et méthodes

II.3.1.1. Participants

Selon les résultats de la tâche de génération de verbes (voir II.2. Tâche I), **huit** participants avec une dominance HG pour la production du langage et **quatre** participants avec une dominance HD pour la production du langage ont été retenus pour cette expérience.

II.3.1.2. Stimuli

Les stimuli étaient composés de 50 mots et 50 non-mots, tous étant de 5 lettres. Les mots avaient une ou deux syllabes et une fréquence moyenne de $\text{Log}_{10}[\text{fréquence/million}] = 1.54$ (intervalle de 0 à 2,4; selon la fréquence Frant obtenue dans la base de données «lexique»). Les non-mots étaient des séquences de consonnes imprononçables, dont les fréquences de digraphes sont très faibles. Tous les stimuli étaient présentés une fois dans le champ visuel gauche (CVG) et une fois dans le champ visuel droit (CVD).

II.3.1.3. Procédure

Le protocole de cette expérience était le plus proche possible de celui de Cohen et al. (2000). On demandait aux sujets de fixer leur regard sur la croix de fixation tout au long d'un essai, c'est-à-dire qu'ils devaient fixer leur regard au centre de l'écran pendant qu'un stimulus (mot ou non-mot) était présenté brièvement dans leur CVG ou dans leur CVD. Le déroulement temporel de cette tâche est présenté sur la figure II.6.

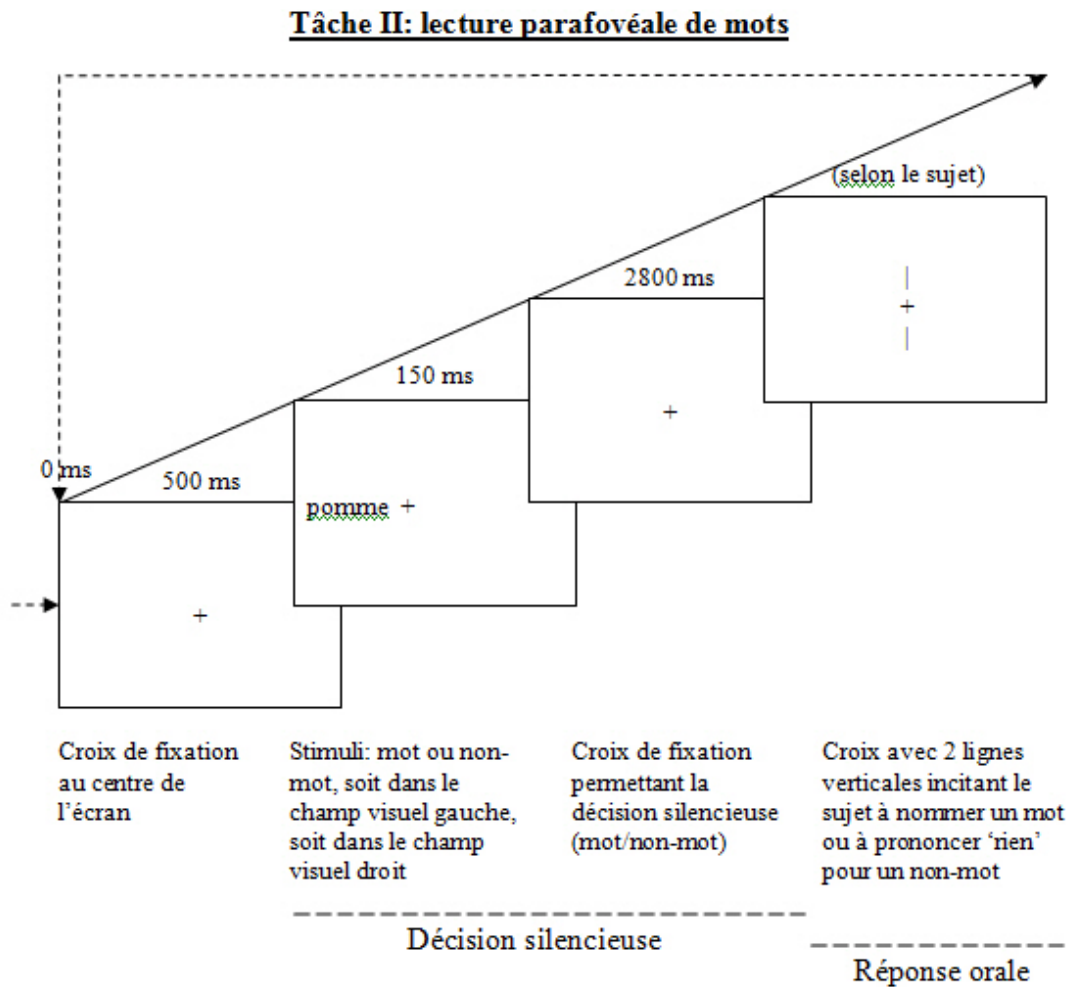


Figure II.6

Au début de chaque essai, une croix de fixation était affichée en position centrale sur l'écran. Après 500 millisecondes, un stimulus (mot ou non-mot) apparaissait pendant 150 ms en minuscules (font Courier). A une distance de 60 cm des sujets, le centre du stimulus orthographique apparaissait selon un angle de $3,6^\circ$, dans le CVG ou dans le CVD. Pour le champ visuel gauche, (la gauche de) la première lettre se trouvait à un angle visuel de $5,8^\circ$ et la dernière lettre se trouvait à un angle visuel de $1,4^\circ$; pour le champ visuel droit, il s'agissait de (la droite de) la dernière lettre. La croix de fixation restait toujours affichée au centre. Après 2800 millisecondes, deux lignes verticales apparaissaient au dessus et en

dessous de la croix incitant le sujet à nommer un mot ou à prononcer 'rien' pour un non-mot. L'essai finissait lorsque le sujet donnait sa réponse.

Il faut noter que nous avons utilisé des séquences de consonnes afin de maximiser la différence entre les stimuli mots et les stimuli non-mots. On demandait en outre aux participants de nommer un mot ou de prononcer 'rien' afin de s'assurer qu'ils avaient bien vu les stimuli, le délai (2800 ms) nous permettant d'éviter/minimiser les artefacts (e.g. des artefacts musculaires) dans les données EEG. Un enregistrement vidéo était réalisé pour déterminer le nombre d'erreurs réalisées dans le champ visuel droit et dans le champ visuel gauche, et pour vérifier que le sujet fixait la croix au centre de l'écran.

L'essai suivant était lancé lorsque le sujet avait répondu et avait cliqué sur la souris. Les stimuli étaient présentés dans un ordre aléatoire.

II.3.1.4. Acquisition des données

Les sujets étaient confortablement assis à une distance de 60 cm de l'écran, et recevaient la consigne d'éviter de bouger les yeux et de cligner des yeux le moins possible. L'acquisition des données EEG a été réalisée selon la même procédure que dans l'expérience de génération de verbes.

II.3.1.5. Analyses des données

Les enregistrements continus ont d'abord été filtrés 'off-line' avec une bande passante de [0,5-20] Hz, et re-référencées selon une référence moyenne incluant toutes les électrodes exceptées les EOGs. Le signal continu a été segmenté en fenêtre temporelle de -200 à 2000 ms autour de chaque stimulus. Tous les essais dont le potentiel excédait ± 150 μV ou dont la différence entre deux échantillons successifs excédait ± 50 μV ont été rejetés automatiquement. Les segments où les effets du mouvement ou du clignement des yeux étaient observés de façon évidente sur les tracés ont été retirés manuellement de l'enregistrement. Une correction de la ligne de base relative à l'activité pré-stimulation a enfin été appliquée à chaque segment restant.

Afin d'affiner les données et d'analyser plus précisément les activités locales, les distributions de potentiels ont été interpolées sur une sphère utilisant des « splines » sphériques (ordre de « splines » = 4, degré maximum des polynômes Legendre = 10), et les densités de sources de courant (CSD, current source density) ont été estimées pour tous les sites enregistrés.

Selon la loi d'Ohm, $\mathbf{J} = \sigma \mathbf{E}$ dont J est la densité de courant, E est le champ électrique et σ est le tenseur de conductivité. A l'aide d'une opération de divergence ($\nabla \cdot$), la CSD (I_m dans les formules, quantité scalaire) est calculée à partir du gradient négatif du potentiel de champ mesuré (ϕ), donc $\mathbf{J} = -\sigma \nabla \phi$. Ensuite, si le tissu est spatialement invariant, σ peut être remplacé par une constante (σ_s), et la formule est transformée en $\nabla^2 \phi = -CSD / \sigma_s$ où CSD est proportionnelle à la dérivée deuxième (i.e. Laplacien). Au niveau des potentiels évoqués enregistrés sur le scalp, les estimations de CSD sont indicatrices de courants radiaux provenant des neurones cérébraux sous-tendant les fonctions concernées vers le crâne (Tenke and Kayser, 2005; Oostendorp and van, 1996). Par rapport aux données brutes des potentiels évoqués, l'analyse de CSD permet de calculer les activités sur les électrodes critiques indépendamment de l'activité sur l'électrode de référence. De plus, l'analyse de CSD agit aussi comme filtre passe-haut, ce qui améliore la contribution d'activité cérébrale des sources locales tandis que la contribution des sources distantes est minimisée (Law et al., 1993; Perrin et al., 1987; Pulvermuller et al., 1999). Cette propriété peut être bénéfique

pour étudier l'asymétrie. Les activités d'un hémisphère/région transmises par le volume de conduction à l'autre hémisphère/région peuvent être réduites considérablement avec une analyse de CSD (Hagemann, 2004).

Pour chaque sujet, les données pour les mots affichés dans le CVG et celles pour les mots affichés dans le CVD ont été moyennées séparément. Les « grandes moyennes » ont été calculées séparément pour les sujets dominants HG et pour les sujets dominants HD. Des cartes de potentiels sur le scalp ont été construites pour les deux fenêtres temporelles d'intérêt et les analyses de variance ont été réalisées pour comparer les densités de courants évoquées sur les électrodes temporales inférieures homologues.

Les résultats comportementaux (taux d'erreurs) ont été comparés selon les deux conditions (CVG vs. CVD) à l'aide d'une analyse de variance à mesures répétées pour le groupe HG et le groupe HD séparément.

II.3.2. Résultats

II.3.2.1. Résultats comportementaux

Tous les participants dominants HG ont montré un fort avantage du champ visuel droit. Le pourcentage moyen de réponses correctes était de 93% et de 69,3% pour les mots présentés dans le CVD et le CVG respectivement (CVD vs. CVG : $F(1,7)=30,85$, $p=0,001$).

Les performances des participants dominants HD étaient généralement élevées. Il n'y avait pas de différence évidente entre les deux (demi)champs visuels (93,8% et 91,5% pour des mots présentés dans le CVD et dans le CVG, respectivement. $F(1,3)=0,49$, $p=ns$).

II.3.2.2. Potentiels évoqués (densités de sources de courant évoquées)

La figure II.7 montre les moyennes des CSDs évoquées, sur les électrodes temporales inférieures homologues dans l'HD et dans l'HG lors de la présentation des mots dans le champ visuel droit et gauche. Les données sont présentées séparément pour les participants dominants HG et les participants dominants HD. La topographie de l'onde N1 est montrée pour deux fenêtres temporelles correspondant à la négativité précoce autour du début de la composante N1 et à la négativité autour du pic maximum de la composante N1, respectivement.

Données de groupe pour la tâche de lecture parafovéale de mots

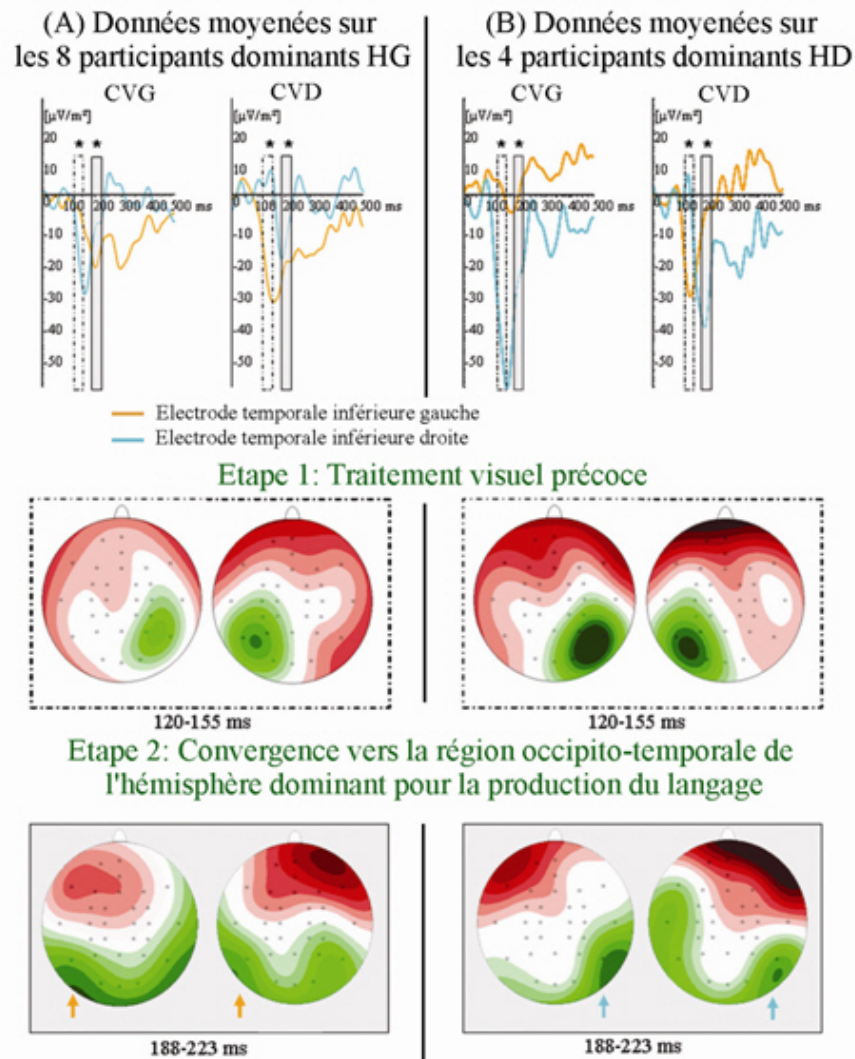


Figure II.7

Participants avec une dominance HG

Les résultats des participants avec une dominance HG ont répliqué les résultats décrits par Cohen et al. (2000) : environ 150 ms après l'apparition d'un stimulus mot, une onde négative précoce (N1) était observée dans la région OTv contra-latérale au champ visuel stimulé. Une analyse de variance à deux facteurs (champ visuel × hémisphère) à mesures répétées a été réalisée sur les CSDs évoquées (voir la partie méthodes) sur l'électrode temporelle inférieure (gauche et droite) dans une fenêtre temporelle de 35 ms autour du début de l'onde N1 (120-155 ms). Les résultats n'ont montré aucun effet principal du champ visuel [$F(1,7)=0,08$, $p=ns$], mais un effet significatif des hémisphères [$F(1,7)=9,43$, $p=0,02$] et une interaction significative entre ces deux variables [$F(1,7)=37,87$, $p<0,001$]. L'analyse post-hoc de Newman-Keuls a révélé que les potentiels sur l'électrode occipito-temporale dans l'HG étaient significativement plus négatifs que ceux dans l'HD lorsque les stimuli étaient présentés dans le champ visuel droit ($p<0,01$) et inversement lorsque les stimuli étaient présentés dans le champ visuel gauche ($p=0,04$).

En accord avec les résultats de l'étude menée par Cohen et al., environ 200 ms après l'apparition du stimulus, les formes de l'onde étaient semblables pour les mots présentés dans le CVG et pour ceux présentés dans le CVD. L'analyse de variance à deux facteurs à mesures répétées sur les mêmes électrodes avec les CSDs moyennées sur la fenêtre temporelle de 35 ms autour du pic de la composante N1 (188-223 ms) a montré qu'il n'y avait pas d'effet significatif du champ visuel [$F(1,7)=0,94$, $p=ns$], tandis que l'effet de l'hémisphère était significatif [$F(1,7)=17,28$, $p<0,01$]. Autrement dit, indépendamment du champ visuel dans lequel les mots étaient présentés, une négativité significativement plus forte était observée sur l'électrode occipito-temporale gauche par rapport à son homologue dans l'HD.

Participants avec une dominance HD

Les données des participants dominants HD ont montré un pattern d'activité initiale similaire aux résultats pour le début de la composante N1 (voir figure II.7). Une analyse de variance à deux facteurs (champ visuel \times hémisphère) sur les électrodes temporales inférieures avec CSDs moyennées sur une fenêtre temporelle de 35 ms (120-155 ms) a montré qu'il n'y avait pas d'effet global du champ visuel [$F(1,3)=0,18$, $p=ns$] ni d'effet de l'hémisphère [$F(1,3)=0,53$, $p=ns$]. Pourtant l'**interaction** entre ces deux facteurs était significative [$F(1,3)=48,08$, $p<0,01$]. L'analyse post-hoc a indiqué que les potentiels étaient significativement plus négatifs dans l'hémisphère contra-latéral indépendamment du champ visuel dans lequel des mots étaient présentés ($p=0,03$ et $p=0,03$ pour des mots présentés dans le CVG et CVD, respectivement).

Dans la fenêtre temporelle autour du pic de la composante N1 (188-223 ms), l'ANOVA sur les mêmes deux électrodes n'a révélé aucun effet du champ visuel [$F(1,3)=1,14$, $p=ns$] mais un effet significatif de l'hémisphère [$F(1,3)=50,69$, $p<0,01$]. Contrairement aux participants dominants HG, la négativité était plus forte sur l'électrode occipito-temporale **droite**. Les données individuelles des participants dominants HD étaient cohérentes avec ce résultat (Tableau II.1).

Sujet	CSDs (densités de sources de courant) évoquées			
	CVG		CVD	
	Électrode temporale inférieure droite	Électrode temporale inférieure gauche	Électrode temporale inférieure droite	Électrode temporale inférieure gauche
<i>120-155 msec</i>				
HD_01	-26.8	9.7	3.7	-28.6
HD_02	-40.7	-6.5	-13.5	-24.5
HD_03	-67.2	-3.4	1.8	-11.9
HD_04	-19.4	13.5	13.5	-48.5
Moyen	-38.5	3.3	1.3	-28.4
<i>188-223 msec</i>				
HD_01	-58.6	-16.4	-34.8	-26.7
HD_02	-31.0	-17.8	-49.4	-19.4
HD_03	-30.7	-2.6	-48.0	-5.2
HD_04	-9.0	27.7	-15.8	27.4
Moyen	-32.3	-2.3	-37.0	-6.0

Tableau II.1 Données individuelles des participants dominants HD pendant la tâche de lecture des mots parafovéaux.

II.4. Discussion

Dans cette étude, nous avons examiné la latéralisation fonctionnelle de la région OTv lors de la lecture de mots chez des lecteurs français, qui ont été classés comme dominants HG ou dominants HD pour le langage à l'aide de l'EEG. Deux hypothèses, l'une visuelle l'autre « interaction », sur l'origine de la latéralité fonctionnelle de la région OTv ont été testées. L'hypothèse visuelle suppose que la latéralisation dérive de l'asymétrie hémisphérique du traitement de l'information visuelle de bas niveau : une latéralisation de l'activité OTv devrait alors être observée à gauche chez nos deux groupes de sujets. Au contraire, l'hypothèse « interaction » prévoit que la latéralisation fonctionnelle de la région OTv dérive de la latéralité des structures sous-tendant la production du langage : nous devrions alors observer une latéralisation de l'activité OTv à droite lors de la lecture de mots chez les participants atypiques (dominants HD pour la production du langage) mais une latéralisation à gauche chez les participants typiques (dominants HG).

La région OTv gauche : région « carrefour »

Nos résultats sont clairs : nous n'avons trouvé aucun indice en faveur de l'hypothèse visuelle (traitement d'information visuelle de bas niveau), alors qu'une corrélation parfaite a émergé entre l'index de latéralisation obtenu dans la tâche de génération de verbes et l'index de latéralisation fonctionnelle de la région OTv obtenu dans la tâche de lecture de mots parafovéaux. Ce résultat suggère que la latéralisation fonctionnelle de la région OTv lors de la lecture puisse être fonction de l'interaction avec d'autres structures antérieures sous-tendant le traitement du langage, plutôt qu'une conséquence de l'asymétrie hémisphérique du traitement visuel de bas niveau. Autrement dit, le traitement visuel des mots dans la voie visuelle ventrale se réalise sous l'influence « top-down » des réseaux neuraux sous-jacents au traitement du langage, ce qui renforce l'idée que cette région sert de « carrefour » (Posner and Carr, 1992) entre traitement visuel et langagier et n'est pas elle-même le siège de la représentation abstraite de la forme visuelle de mots.

Les effets « top-down » : objets vs. mots

L'idée que les effets « top-down » des régions corticales antérieures pourraient avoir une influence décisive sur le traitement des stimuli dans la région OTv a également été récemment proposée dans le cadre de la reconnaissance d'objets. Une étude en MEG (Bar et al., 2006) a mis en évidence une facilitation « top-down » lors de la reconnaissance visuelle d'objets. Bar et al. (2006) ont ainsi montré que la reconnaissance d'objets évoquait une activité dans le cortex orbito-frontal 50 ms plus tôt que l'activité dans la région OTv. L'activité du cortex orbito-frontal était en outre modulée par l'information de basse fréquence spatiale. Sur la base de ces observations, les auteurs ont suggéré que la région préfrontale serve à la reconnaissance des objets via des connexions « top-down » en fournissant une « conjecture initiale » sur l'identité des objets. Cette « conjecture initiale » réduirait l'ensemble des interprétations probables de l'image de l'objet entrée dans la région OTv, et serait intégrée avec une analyse « bottom-up » du stimulus facilitant la reconnaissance de l'objet. Nos résultats, combinés à ceux d'autres études, ne permettent pas d'établir une comparaison directe entre la reconnaissance d'objets et de mots. Pourtant il est tentant de supposer que quelques principes communs sous-tendent le développement des représentations visuelles des objets et des mots dans la région OTv.

Origine commune de la latéralisation ?

Je voudrais recommander la prudence sur l'explication des résultats: théoriquement, une autre possibilité serait que la latéralisation des processus langagiers antérieurs et la

latéralisation des processus visuels sous-tendant la lecture pourraient reposer tous les deux sur une troisième variable, génétique ou environnementale (pour une revue voir Vallortigara and Rogers, 2005). Un cas extrême de ce scénario serait une inversion complètement en miroir de la latéralité de toutes les fonctions chez les participants dominants HD. Pourtant, au moins une étude a montré que l'asymétrie anatomique atypique du cerveau n'est liée ni à une latéralisation fonctionnelle atypique (à droite) du langage ni à une latéralité manuelle atypique (à gauche) (Kennedy et al., 1999; voir aussi Sun and Walsh, 2006 pour une revue). Cela suggère que toutes les asymétries (anatomiques et fonctionnelles) ne soient pas définies par la même origine comme proposé par certaines études (Klar, 1996; Annette, 1985). Par ailleurs, des études précédentes sur les cerveaux des grands singes ont suggéré que les structures frontales associées à la capacité langagière aient existé même avant que l'être humain ait évolué (Cantalupo and Hopkins, 2001) tandis que la lecture et l'écriture sont des compétences humaines relativement récentes utilisant des structures occipito-temporales qui n'étaient pas initialement conçues dans le but de lire (Dehaene et al., 2007). Il semble donc peu probable que la latéralisation fonctionnelle de cette région lors de la lecture soit dictée par la même variable qui guide aussi la latéralisation des processus langagiers frontaux. La corrélation entre l'index de latéralisation frontale pour la génération de verbes et l'index de latéralisation OTv pour la lecture parafovéale de mots dans notre étude suggère donc plutôt que ces deux fonctions fassent partie d'un même réseau langagier.

La dominance hémisphérique pour le langage and l'avantage du (demi-)champ visuel pendant la décision lexicale parafovéale

Par ailleurs, il est intéressant de constater que dans notre étude, les données des potentiels évoqués étaient beaucoup plus claires que les données comportementales. Pour les participants dominants HD atypiques, la dominance HD est marquée dans les signaux des potentiels évoqués, tandis qu'il n'y avait pas de différence évidente dans les performances de reconnaissance des mots selon le champ visuel stimulé. L'asymétrie fonctionnelle du champ visuel a souvent été considérée comme la conséquence de la dominance hémisphérique pour le langage (Bradshaw and Nettleton, 1983 ; Hellige et al., 1993), et les résultats différents sur l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel ont été utilisés pour arguer que les fonctions linguistiques peuvent être latéralisées différemment (Andresen and Marsolek, 2005; Boles, 1998). Cependant, est-ce que la latéralisation cérébrale fonctionnelle est la seule cause de l'avantage du (demi-)champ visuel pendant la lecture de mots? Afin d'éclaircir le rapport entre la latéralisation cérébrale du langage et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel liée à la lecture de mots, nous examinerons les deux populations (HG typique et HD atypique) dans une tâche plus appropriée dans le Chapitre IV.

Bien que le signal de potentiel évoqué que nous avons examiné lors de la lecture parafovéale de mots est le même que celui que Cohen et al. (2000) identifient comme provenant de la VWFA, et Brem et al. (2006) a aussi montré une corrélation positive entre l'activité de la VWFA (en IRMf) et l'amplitude d'un composant tardif d'onde N1 occipito-temporale pour les mots (en EEG), étant donné que l'EEG fournit des informations temporelles précises mais avec une résolution spatiale limitée, ils ne nous permettent pas de préciser les activités dans la région OTv. A cet égard, l'IRMf nous permettrait d'examiner avec une excellente résolution spatiale l'activité individuelle dans la région OTv lors de la lecture de mots et de confirmer le rapport entre la latéralisation frontale pour le langage et la latéralisation fonctionnelle de l'activité de la région OTv (voir Chapitre III).

Une question suivante se posant sur la fonction de la région OTv dans la lecture est de savoir si l'activité dans cette région lors de la lecture caractérise l'expertise en lecture,

comme proposé par McCandliss et al. (2003). Une étude en IRM fonctionnelle répondra à ces questions dans le Chapitre suivant.

Chapitre III. La région occipito-temporale ventrale et l'expertise perceptuelle en lecture

Un article concernant cette étude est en cours de révision.

III.1. Introduction

Si les études précédentes sont cohérentes sur l'importance de l'implication de la région OTv dans la lecture des mots écrits, elles ne s'accordent pas sur le rôle de cette région dans ce processus. Tandis que certains chercheurs proposent que la région OTv est dédiée à l'extraction des informations orthographiques invariantes via une hiérarchie postérieur-à-antérieur de détecteurs (neurones) de combinaisons locales (Dehaene et al., 2005; Dehaene et al., 2004), d'autres suggèrent que le rôle fonctionnel de cette région soit défini variablement dans le réseau des régions cérébrales impliqué dans une certaine tâche (Devlin et al., 2006; Nazir et al., 2004; Price & Devlin 2003; Reinke et al., 2008).

Les résultats des études en tractographie en tenseur de diffusion (DTI, « diffusion tensor imaging ») soutiennent cette dernière supposition au niveau anatomique, en montrant que la connectivité fronto-temporale est plus étendue dans l'HG que dans l'HD (Powell et al., 2006). Cette connexion entre le cortex frontal et le gyrus temporal moyen/inférieur (comprenant l'aire de Wernicke mais de manière beaucoup plus étendue) via le faisceau arqué est saillante chez l'homme mais absente ou fortement réduite chez les primates non-humains (Rilling et al., 2008 ; voir Figure I.1). Les études en connectivité fonctionnelle (Bitan et al., 2006; Mechelli et al., 2005) et les études électrophysiologiques (Pammer et al., 2004) ont aussi proposé une connectivité fonctionnelle entre les régions frontales langagières et la région OTv.

Les résultats de notre 1^{ère} étude en potentiels évoqués sont aussi en faveur de cette proposition. En analysant les potentiels évoqués des participants ayant pour langue maternelle le français avec la latéralisation HG (typique) ou avec la latéralisation HD (atypique), nous avons montré que l'activité occipito-temporale pendant la lecture est latéralisée à l'hémisphère dominant pour la production du langage, indépendamment du champ visuel dans lequel les mots sont affichés. Ainsi, bien que la région occipito-temporale appartienne à la voie visuelle ventrale, il semble que son activité soit modulée par les structures frontales impliquées dans le traitement du langage.

Bien que ces résultats convergent pour suggérer une liaison entre les régions occipito-temporales dans la voie ventrale et les régions langagières antérieures, nous ne pouvons pas exclure la possibilité que la région OTv gauche pourrait encore servir de « région de la forme visuelle des mots », ou autrement dit, qu'elle pourrait remplir un rôle dans l'expertise perceptuelle en lecture (Cohen et al., 2000, 2008 ; Cohen & Dehaene, 2004 ; Dehaene et

al., 2005 ; McCandliss et al., 2003). L'expertise en lecture, se caractérisant par un traitement rapide et parallèle (des lettres) au niveau des mots, est acquise lors de l'apprentissage de la lecture et dépend de la familiarité visuelle des mots (Nazir 2000 ; Huckauf and Nazir, 2007). Pour Dehaene et al. (2005 ; voir aussi Cohen et al., 2008), cette expertise consiste en une extraction (rapide et parallèle) des informations invariantes (de casse de lettres, de position, de taille, etc.) des unités orthographiques familières de taille variable plus petites que les mots entiers, de manière « feed-forward » et avec une tolérance pour les dégradations légères (un ou deux espaces entre les lettres ou une rotation < 40°, etc ; cf. Grainger and Whitney, 2004) (voir Chapitre I.2.4 pour détails). Cette expertise perceptuelle en lecture décrite par ces auteurs serait donc partagée par les mots et les pseudomots, au niveau des morphèmes ou bigrammes selon Dehaene et al. (2005). Cette hypothèse semble donc capable d'expliquer, dans le cadre de l'expertise perceptuelle en lecture, l'activité de cette région également pour les mots de casse « MiXtE » et pour les pseudomots. Alors, le rapport entre la région OTv et l'expertise perceptuelle en lecture est-il invulnérable ?

Bien que l'expertise perceptuelle en lecture soit élaborée dans un sens plus général dans ce modèle, elle repose toujours sur la familiarité d'unités orthographiques (les morphèmes ou les bigrammes). Tandis que ce mécanisme extrait les informations orthographiques invariantes (de position, de casse de lettres, de taille, etc.) des mots, les neurones détecteurs de la combinaison de lettres sont sensibles à l'ordre (ou la position relative) des lettres. Ainsi ce mécanisme est limité à un certain seuil (dans un degré inférieur à 40° ou moins de 2 espaces entre les lettres composant les bigrammes, comme proposé par Dehaene et al., 2005).

Par conséquent, lorsque les mots sont présentés dans un format non standard, on peut inférer que cette expertise perceptuelle s'effondre ou soit fortement réduite. En d'autres termes, selon cette hypothèse, présenter un mot dans les formats inhabituels (e.g. en vertical) n'activerait pas la région OTv ou tout au moins perturberait le profil d'activation de cette région.

Au contraire, si la région OTv sert d'interface entre le processus visuel et les processus langagiers de plus haut niveau (Hillis et al., 2005 ; Vigneau et al., 2005 ; Cai et al., 2008), cette région devrait recevoir des informations des régions langagières antérieures ou être co-activée avec ces régions (Pammer et al., 2004) quel que soit le format d'affichage des stimuli orthographiques. Ainsi, cette région devrait être activée indépendamment de la familiarité des stimuli visuels.

Notre étude en IRM fonctionnelle s'est focalisée sur la fonction de la région OTv dans la lecture des mots et particulièrement son rapport avec l'expertise en lecture. Notre 2^{ème} objectif était de répliquer les résultats en potentiels évoqués de notre 1^{ère} étude, de manière plus précise en utilisant l'IRMf qui possède une excellente résolution spatiale.

Nous identifierons d'abord la latéralisation hémisphérique du langage de chaque individu à l'aide d'une tâche de génération silencieuse de mots (voir aussi Binder, 1997 ; Petersen et al., 1988 ; Hunter and Bysbaert, 2008).

Afin d'examiner les deux hypothèses susmentionnées sur le rôle de la région OTv, nous utiliserons des stimuli présentés horizontalement ou verticalement dans une tâche de décision lexicale. Dans la condition d'affichage vertical, les lettres composantes seront présentées dans une orientation droite, ce qui minimisera les combinaisons de caractéristiques locales familières entre les lettres (même en rotation) et exclura l'interprétation du point de vue de la rotation mentale. Nous comparerons les activités

cérébrales lors de la tâche de décision lexicale dans les deux formats (horizontal vs. vertical). Si l'activité de la région OTv se caractérise par l'expertise en lecture (McCandliss et al., 2003 ; Dehaene et al., 2005 ; Cohen et Dehaene, 2004), nous devrions observer une activité OTv gauche uniquement (ou significativement plus élevée) pour les mots présentés horizontalement (bien entraînés et visuellement familiers). En revanche, s'il n'y a pas de différence d'activité OTv gauche entre les deux conditions, cela ira à l'encontre de l'hypothèse du « siège de l'expertise perceptuelle en lecture » mais suggèrera plutôt un rôle d'« interface » visuelle-linguistique de cette région.

Dans le but de répliquer les résultats de notre 1^{ère} étude, nous étudierons le rapport entre la latéralisation individuelle d'activité dans la région frontale inférieure pendant la génération de mots et la latéralisation d'activité OTv pendant la décision lexicale, ainsi que le profil d'activité OTv lors de la lecture.

III.2. Matériel et méthodes

III.2.1. Participants

Seize sujets sains âgés de 20 à 35 ans (âge moyen = 24,2 ans) ont participé à cette expérience. Parmi eux, sept étaient droitiers et neuf gauchers, la latéralité manuelle ayant été évaluée grâce au test de latéralité manuelle d'Edinburgh (Oldfield, 1971). Parmi les sujets, deux sujets gauchers ont précédemment participé à l'expérience en PE (Chapiter 2) et ont été identifié comme étant dominant HD. Tous étaient de langue maternelle française et avaient un niveau éducationnel de plus de 13 ans. Tous avaient une vision normale spontanément ou avec correction (lentilles). Aucun d'entre eux n'a présenté d'antécédent neurologique ou psychiatrique. Tous ont signé un formulaire de consentement approuvé par le CCPPRB (Comité Consultatif de Protection des Personnes dans la Recherche Biomédicale) après avoir subi une visite médicale. Ils restaient libres d'interrompre leur participation à l'expérience à n'importe quel moment. Chaque volontaire a reçu une rémunération de 50 euros pour sa participation.

III.2.2. Stimuli et procédure

Les stimuli visuels étaient générés en utilisant le logiciel Presentation (Neurobehavioral Systems, <http://www.neurobs.com>) et étaient projetés sur un écran translucide avec un projecteur (Canon Xeed SX50). Les participants voyaient l'écran grâce à un miroir installé devant leurs yeux dans le scanner. Pour s'assurer que les participants comprenaient bien les tâches, tous les participants (qui ignoraient l'objectif de la recherche) ont été entraînés à réaliser celles-ci (avec des stimuli différents de ceux utilisés pour les tâches en IRMf) devant un écran d'ordinateur en dehors du scanner et avant les sessions d'acquisition.

III.2.2.1. Tâche I : génération de mots

Cette tâche a été réalisée pour identifier la latéralisation hémisphérique pour la génération de mots.

Stimuli.

Dix lettres ont servi à l'expérience de génération de mots (*b, c, d, g, l, m, n, p, r, et t*). Toutes ces lettres ont été pré-testées avec des locuteurs natifs français pour exclure les lettres qui servent rarement en débuts de mots. Les stimuli étaient affichés en blanc sur un fond noir.

Procédure.

La tâche comprenait dix cycles. Chaque cycle consistait en un événement actif (durant 15 secondes) et un événement contrôle (durant également 15 secondes), séparés l'un de l'autre par deux périodes de repos (« rest condition ») de 15 secondes. Un cycle commençait par un événement actif – une lettre était affichée au centre de l'écran pendant 15 secondes – et le participant devait générer en silence autant de mots que possible commençant par cette lettre. Ensuite pendant une durée de 15 secondes un underscore s'affichait au centre de l'écran et le participant devait se détendre. L'évènement contrôle qui suivait dure également 15 secondes : une séquence de mots « roro » était affichée sur l'écran et le participant devait répéter mentalement ce mot (« roro ») qui est prononçable mais n'a aucun sens. Ensuite, pendant une autre période de 15 secondes on demandait au participant de se reposer. Ce cycle a été répété dix fois avec dix lettres différentes, dans un ordre aléatoire. La durée de cette tâche était 10 minutes.

III.2.2.2. Tâche II : décision lexicale

Cette tâche comprenait deux séries : dans une série, tous les stimuli étaient présentés au format horizontal, et dans l'autre série, tous les stimuli étaient présentés au format vertical.

Stimuli.

Les stimuli expérimentaux étaient composés de deux listes (A et B), chaque comprenant 24 mots en minuscule, 24 pseudomots en minuscule et 24 damiers (exemples voir Figure III.1). La longueur des mots variait entre 4 et 7 lettres (en proportions égales dans toutes les deux listes), et les mots étaient des noms pour 50% d'entre eux, des verbes pour 25%, et des adjectifs pour 25%. Les deux listes de mots étaient appariées sur plusieurs variables lexicales : la fréquence d'occurrence (entre 11,4 et 149,8 par million selon Frantext; moyenne = 44,7 vs. 44,2 par million ; $p=0,97$ ns), le nombre de syllabes (moyenne = 1,71 vs. 1,75 ; $p=0,82$ ns) et la taille du voisinage orthographique N (moyenne = 3,88 vs. 3,79 ; $p=0,94$ ns) (Lexique2; <http://www.lexique.org> ; (New et al., 2004)). Les pseudomots étaient construits à base de mots dans les deux listes en changeant une ou deux lettres d'un mot sans changer la fréquence des bigrammes et des trigrammes (réalisé par un script en utilisant la base Surface de Lexique 2 pour calculer la fréquence des bi-/tri-grammes, et tous les pseudomots respectaient les règles orthographiques légales de la langue française). Pseudomots dans la liste A étaient construits à base de mots dans la liste B et vice versa. Les damiers ont les mêmes tailles que des mots / pseudomots (donc de 4 longueurs différentes) correspondant au format (horizontal ou vertical). Les stimuli sont affichés au milieu de l'écran (Courier New, qui est un fond non-proportionnel, i.e. tous les caractères ont la même largeur). L'excentricité maximum de stimuli (entre le centre et le bord externe de mots) est $\pm 2,0^\circ$ sur l'axe horizontal (hauteur de lettre $0,75^\circ$) et $\pm 3,0^\circ$ sur l'axe vertical (largeur de lettre $0,6^\circ$).

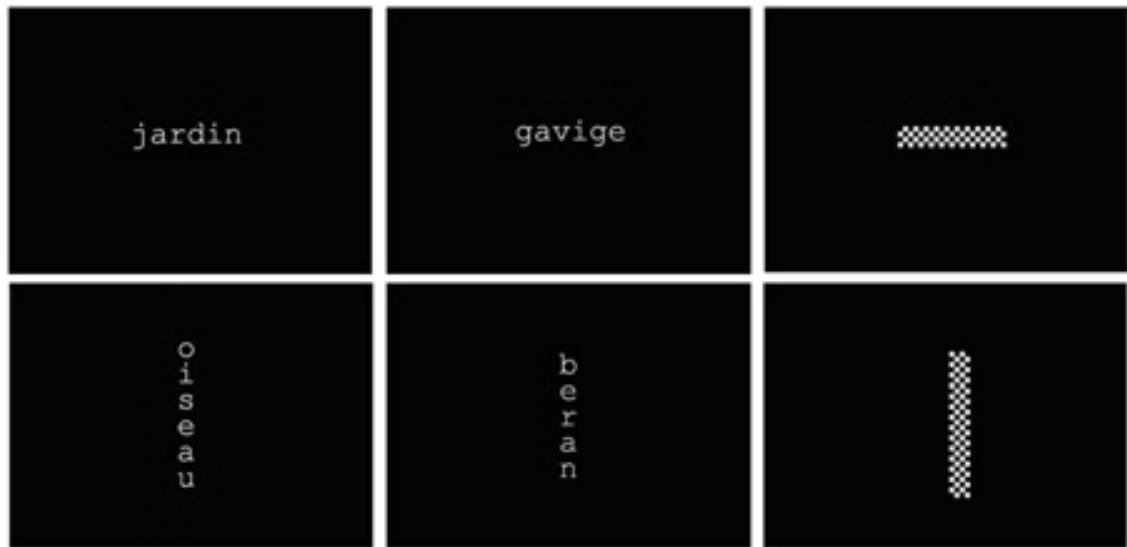


Figure III.1

Procédure.

Les participants ont réalisé deux séries expérimentales : une série « au format horizontal » et une série « au format vertical ». Chaque essai commence par la présentation d'une croix de fixation au milieu de l'écran. Le sujet doit fixer son regard sur la croix. Après un intervalle de temps variable entre 2000 et 3000 millisecondes, la croix est remplacée par un mot, un pseudomot ou un damier affiché au centre pour un délai de 800 millisecondes. Puis, le stimulus disparaît de l'écran et un tiret apparaît indiquant au participant qu'il doit répondre. Si c'est un mot, le participant doit appuyer sur le bouton « oui » avec l'index de la main droite, et si c'est un pseudomot ou un damier il doit appuyer sur le bouton « non » avec le majeur. Le prochain essai est lancé automatiquement deux secondes après la disparition du stimulus. Chaque stimulus est présenté deux fois au cours de l'expérience et la présentation des stimuli est randomisée. La durée est d'environ 12 minutes pour chaque série.

III.2.3. Acquisition des données IRM

L'acquisition des images a été réalisée par un Scanner 1,5 Tesla (Siemens Sonata Maestro Class) au Centre d'Exploration et de Recherche Médicale par Emission de Positrons (CERMEP) de Lyon. Le protocole mis en place comportait l'acquisition d'images fonctionnelles et anatomiques.

Données fonctionnelles

Le signal IRMf dépendant du niveau d'oxygénation du sang (BOLD, « Blood Oxygenation Level-Dependent ») a été mesuré en utilisant une séquence en écho de gradient EPI (« Echo Planar Imaging ») pondérée en T2* (temps pour acquérir un volume « temps de répétition » [TR] = 2500 ms, angle auquel sont envoyées les impulsions [flip angle] = 90°, temps relié à l'acquisition d'une tranche « temps écho » [TE] = 60 ms). Pour chaque participant, 26 coupes axiales parallèles à l'axe CA-CP (Commissure Antérieure – Commissure Postérieure) ont été acquises, couvrant presque entièrement le volume cérébral (l'épaisseur de coupe = 4,40 mm). La taille de la matrice était de 64 × 64 voxels et le champ de vue [FOV, « field of view » ; i.e. dimensions couvertes dans le plan d'acquisition] est de 23 cm. Un voxel correspondait donc à une région de 3,59 × 3,59 × 4,40 mm.

Données anatomiques

Afin d'obtenir les données nécessaires pour une reconstruction et un dépliage virtuel de la surface corticale, des séquences anatomiques ont été également réalisées pour chaque participant. Une image anatomique de haute-résolution 3D (TR = 1880 ms, TE = 3,93 ms, flip angle = 15°, épaisseur de coupe = 1mm, FOV = 256 mm, taille de la matrice = 256 × 256) pondérée en T1 et couvrant tout le cerveau été acquise sur le même imageur pour chaque participant.

III.2.4. Analyse des données

Les données ont été analysées en utilisant le logiciel SPM5 (Wellcome Department of Cognitive Neurology, Londres, Royaume-Uni; <http://www.fil.ion.ac.uk>) fonctionnant sous Matlab7 (Mathworks Inc., Natick, MA, Etats-Unis ; <http://www.mathworks.com>). Un logiciel tiers, MRIConvert, a été utilisé pour la conversion des données avant les analyses.

III.2.4.1. Conversion des données

Les images acquises dans cette étude ont été sauvegardées au format DICOM (d'une version Siemens), tandis que le logiciel SPM5 ne fonctionne qu'avec des données au format NIFTI². Bien que le SPM5 puisse traiter la plupart des images DICOM (version standard), il y a certains versions des images Siemens que SPM n'est pas capable de convertir, car pour ces données SPM n'arrive pas à obtenir suffisamment d'informations sur la façon dont les données sont stockées. Dans notre cas, nous avons transformé les images au format DICOM (acquises sur l'imageur) en images au format NIFTI (utilisables par SPM) à l'aide d'un logiciel tiers – MRIConvert (<http://lcn.uoregon.edu>).

III.2.4.2. Prétraitements

Avant de commencer les analyses statistiques, des prétraitements des images fonctionnelles ont été réalisés pour corriger les artefacts de signal et de mouvements.

Les quatre premiers volumes (images) fonctionnels de chaque session ont été éliminés parce qu'avant la stabilisation du signal IRM les premières images enregistrées sont toujours artéfactées : elles présentent un niveau de signal plus élevé que les images enregistrées par la suite. Les images restantes (fonctionnelles et anatomique) pour chaque sujet ont été réorientés, en remettant l'origine (dont les coordonnées sont 0, 0, 0) à la CA selon l'image anatomique de ce sujet. L'origine de chaque image est un point de référence dont les coordonnées sont codées dans le fichier en-tête (.hdr), et elle est placée au même emplacement physique sur les images anatomiques et fonctionnelles d'un même sujet. L'origine du « template » de SPM est placée sur la CA et puis la ligne CA-CP définit le plan z=0. Nous avons placé l'origine à la CA pour chaque sujet, ce qui permettait à SPM5 de mieux réaliser la segmentation / normalisation spatiale, surtout dans le cas où l'origine des images anatomiques individuelles est éloignée de celle du « template » de SPM que certains processus de traitement ultérieur peuvent risquer de déformer les images acquises.

Correction du décalage d'acquisition entre coupes

« **Slice timing** ». Lors de l'acquisition fonctionnelle, les différentes coupes d'un même volume ne sont pas acquises simultanément, mais successivement pendant une durée

² NIFTI: Neuroimaging Informatics Technology Initiative

égale au temps de répétition TR = 2,5 sec. Il y avait donc un décalage de 2,5 secondes entre la première image et la dernière. Ce décalage était corrigé par l'étape de «slice-timing» qui consiste simplement à ramener, par interpolation temporelle, l'instant d'acquisition de toutes les coupes à un instant commun dit de référence. Les coupes ont été acquises en mode entrelacé (i.e. dans l'ordre : 2, 4, 6, ..., 26, 1, 3, ..., 25) et l'instant de référence dans notre cas correspond au moment d'acquisition de la coupe 26. Par la suite, lors des analyses statistiques, toutes les coupes du volume sont considérées comme ayant été acquises simultanément.

Recalage : Correction du mouvement

« **Realign : estimate and reslice** ». Pour corriger les artefacts dus aux mouvements de la tête du sujet, inévitables pendant l'acquisition qui durait environ 45 minutes, on choisit une image de référence (1^{ère} image de la 1^{ère} session) et on corrige le déplacement des autres images de cette série par rapport à cette image de référence. On recalcule les images fonctionnelles de chaque sujet à deux niveaux : à l'intérieur de chaque série acquise (par rapport à la première image de cette session) et entre les différentes séries acquises pour ce sujet (en recalant la 1^{ère} image de chaque session sur la 1^{ère} image de la 1^{ère} session). Une image fonctionnelle moyenne des images recalées par rapport à l'image de référence a été calculée pendant ce processus dans l'étape « reslice ».

Recalage : recalage inter-modalités

« **Coregister** ». « Coregister » nous permet de mettre en correspondance des images issues de modalités différentes. Cette étape a été réalisée pour recalculer l'image anatomique d'un sujet et l'image fonctionnelle moyenne du même sujet.

Segmentation et normalisation spatiale

« **Segment** » et « **Normalize : write** ». Afin de pouvoir effectuer une analyse multi-sujets, les images fonctionnelles et l'image anatomique de chaque sujet ont été normalisées dans un espace stéréotaxique standard. A partir de l'image anatomique de chaque sujet, « segment » nous permet de créer une image de la substance blanche et une image de la substance grise en utilisant la carte de probabilités des tissus a priori. Un fichier comprenant les paramètres nécessaires à la normalisation spatiale a été créé et puis dans l'étape « normalize » il a été utilisé pour normaliser toutes les images anatomiques

et fonctionnelles de ce sujet dans un «template» commun (T1), repère du MNI³, proche de celui de l'atlas de Talairach (Talairach et Tournoux, 1988). La taille de voxel est 1×1×1 mm pour le volume anatomique normalisé et 2×2×2 mm pour les volumes fonctionnels normalisés. A la fin de cette étape, nous avons vérifié qu'aucune image n'était déformée.

Lissage spatiale

« **Smoothing** ». La dernière étape de prétraitement consistait à lisser spatialement les données pour contourner des problèmes de corrélation spatiale, notamment au moment de l'étape de seuillage des cartes d'activations. Toutes les images EPI ont été lissées spatialement par un filtre Gaussien isotopique de 8 mm.

III.2.4.3. Analyses statistiques – Tâche I : génération de mots

³ Montreal Neurological Institute

Les analyses statistique événementielle ont été menées en accord avec le modèle linéaire général (GLM, «General Linear Model», Josephs, Turner & Friston, 1997) et en utilisant la fonction de réponse hémodynamique (HRF, « Hemodynamic Response Function ») fournie par SPM5.

A un premier niveau de l'analyse statistique, les données individuelles ont été modélisées par un modèle à effet fixe. Nous avons défini deux types d'événement –⁴ *génération de mots et répétition de « roro »*. Une fonction « box-car »⁴ correspondant à l'instant et la durée d'apparition des stimuli est convolué avec la HRF pour estimer le signal BOLD. Dans le domaine temporel, un filtre passe-haut fourni par défaut par SPM (1/128 Hz) a été appliqué pour éliminer les artéfacts dus aux variations lentes d'origine physiologique (e.g. battements cardiaques et respiration) ainsi qu'un filtre passe-bas (la fonction de HRF) pour contrôler l'auto-corrélation temporelle du signal.

Pour chaque sujet, l'index de latéralisation (LI, « lateralization index ») de l'activité dans le gyrus frontal inférieur (pars triangularis et pars opercularis ; selon « automated anatomical labeling (AAL) », (Tzourio-Mazoyer et al., 2002)) est calculé pour le contraste *génération de mot vs. répétition de « roro »*.

Tenant compte de la variance entre les sujets, les LIs étaient calculés sur les valeurs des voxels activés à une série de seuils de significativité variables dans les cartes SPM-T du contraste (i.e. la combinaison linéaire) en question intéressé (Wilke and Schmithorst, 2006 ; Jansen et al., 2006b ; Deblaere et al., 2004). Une carte T est calculée en divisant une carte « con » (« con » pour contraste) par sa erreur standard, et une carte « con » est calculée en appliquant une combinaison linéaire (dit un contraste) sur une carte β . Une carte β comporte l'estimation des paramètres qui indiquent dans quelle mesure les formes d'onde s'adaptent aux données d'IRMf obtenues à chaque voxel. Les valeurs T (dans une carte T) ainsi que les valeurs β pondérés (dans une carte « con ») sont souvent utilisés pour décrire l'ampleur du changement du signal. Si sur le plan de la robustesse et de la reproductibilité les deux approches donnent les résultats similaires, les valeurs T comportent de plus les effets de la variance du signal (Jansen et al., 2006b).

La méthode Bootstrap est répétitivement appliquée (100 fois à gauche et 100 fois à droite, taux de réchantillonnage = 25%) à la carte T pour chaque seuil, dans les régions frontales inférieures. Le terme « Bootstrap » décrit, en statistique, une technique d'inférence statistique basée sur une succession de rééchantillonnages. En d'autres termes, plusieurs rééchantillonnages sont générés à partir d'un échantillon original dans le but d'estimer une distribution Bootstrap qui permet d'approcher la vraie distribution de l'échantillon original. Pour chaque combinaison de rééchantillonnages (donc 100 fois 100 combinaisons), un LI est calculé à partir des valeurs de voxels en utilisant le formulaire:

$$LI = \frac{\sum activation_{left} - \sum activation_{right}}{\sum activation_{left} + \sum activation_{right}}$$

⁴ Selon le paradigme de cette expérience, les participants doivent générer autant de mots que possible pendant 15 secondes. La génération de chaque mot est considéré comme étant un événement et est modélisée par une HRF. Les variations de signal dues à ces essais successifs (qui ont chacune la forme de HRF) s'additionnent, et le signal résultant a une forme de créneau (« box-car »), lissé et décalé dans le temps par rapport au premier instant de présentation de la condition. La fonction de base permettant de modéliser ce signal est un « box-car » (dont la largeur est la durée du « mini-bloc ») convolué avec la HRF.

Une moyenne tronquée⁽²⁵⁾ est ensuite calculée à partir de ces LIs. La moyenne tronquée est une moyenne arithmétique calculée après élimination des valeurs extrêmes, e.g. une moyenne tronquée⁽²⁵⁾ utilise la moyenne de 50% des données sans prendre en compte les valeurs au dessus des 75% et les valeurs en dessous des 25%.

Ensuite, pour chaque participant, un LI moyenné pondéré est calculé sur la base de tous les LIs (LI moyenné tronqué à chaque seuil), chaque LI étant pondéré par son seuil respectif.

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n W_i * X_i}{\sum_{i=1}^n W_i}$$

Cette méthode, en combinant la méthode Bootstrap et moyenne tronquée, permet d'améliorer la stabilité de résultats en détectant et limitant les influences des données extrêmes au niveau statistique ou artefact qui peuvent biaiser le résultat (Wilke and Schmithorst, 2006). Le calcul a été réalisé par LI Toolbox 1.02 (Wilke and Lidzba, 2007 ; et voir Wilke and Schmithorst pour tous les détails de cette méthode étant appliquée à notre étude, 2006).

Les participants présentant un LI>0.5 ont été définis comme « typique » (latéralisé à gauche pour générer les mots), et ceux avec un LI<-0.5 ont été définis comme « atypiques ». Les participants avec un LI entre -0.5 et 0.5 ont été considérés comme « bilatéraux » pour générer les mots.

III.2.4.4. Analyses statistiques – Tâche II : décision lexicale

Pour la tâche de décision lexicale, les réponses BOLD aux différents types d'événements ont été modélisées dans le contexte du GLM pour chaque participant, en utilisant la HRF canonique convolué avec une fonction delta événementielle. Une région occipito-temporale bilatérale a été prédéfinie selon les résultats obtenus dans les études précédentes (voir Jobard et al., 2003 pour une liste de 35 études sur la lecture de mots): les gyri fusiforme et les gyri temporaux inférieurs bilatéraux limités dans une boîte [X= -34 to -55, Y= -34 to -68, Z= -4 to -26] et le miroir de cette boîte dans l'HD. Pour chaque participant, « typique » ou « atypique », les pics individuels d'activité pour le contraste *mots horizontaux vs. damiers horizontaux* et pour le contraste *mots verticaux vs. damiers verticaux* ont été identifiés dans cette région. Les LIs pondérés pour cette région ont été calculés pour ces deux contrastes en utilisant la même approche décrite pour la tâche de génération de mots. Avec tous les participants, l'analyse de corrélation entre les LIs frontales pendant la génération des mots et les LIs pour la région OTv pendant la lecture de mots aux formats différents ont été menées afin d'examiner les relations entre les deux régions et l'influence du format.

Pour les participants « typiques », l'analyse à effets aléatoires a été réalisée afin d'examiner les activités du cerveau entier correspondant aux mots dans les différents formats différents. Cette analyse n'a été menée que pour les participants « typiques » étant donné le nombre limité des participants « atypiques ». Nous avons examiné les régions cérébrales activées pendant la lecture des mots indépendamment du format des mots, et les régions spécifiques au format horizontal ou au format vertical.

Afin d'examiner les effets de familiarité visuelle ainsi que les effets lexicaux sur la région OTv gauche, les pourcentages de changement du signal BOLD dans chaque condition (i.e. mots, pseudomots et damiers affichés au format horizontal et au format vertical) ont été calculés pour une ROI (région d'intérêts) autour du pic d'activité dans la région OTv gauche et une ROI homologue à l'HD. Une ANOVA à mesures répétées a été menée sur ces données. Pour les résultats en groupe, les analyses avec des ROIs ont été aussi menées sur les régions occipitales inférieures qui sont aussi activées indépendamment du format des mots et sur une région frontale qui est activée spécifiquement par les mots verticaux.

III.3. Résultats

III.3.1. Résultats comportementaux

Tous les participants ont accompli la tâche de génération de mots. Pour la tâche de décision lexicale, le comportement d'un participant n'a pas pu être analysé parce qu'il a répondu avant la disparition des stimuli et donc toutes les réponses n'ayant donc pas pu être enregistrées. Avec les quinze participants restants, nous avons donc le pourcentage d'erreur moyenné de 2,9% pour les stimuli présentés horizontalement et 8,1% pour les stimuli présentés verticalement. L'effet du format est significatif ($p < 0,001$). Les temps de réponses n'ont pas été analysés parce que les participants ont été instruits à ne pas répondre avant la disparition du stimulus, qui donne un « effet égalisation ».

III.3.2. Résultats IRMf

III.3.2.1. Latéralisation de l'activité frontale lors de la génération de mots

Pour chaque participant, le LI moyenné pondéré individuel de l'activité de IFG pendant la tâche de génération de mots est reporté dans le Tableau III.1. Onze participants (cinq gauchers et six droitiers) étaient considérés comme « typiques » et cinq participants (quatre gauchers et un droitier) étaient considérés comme « atypiques ». Les courbes de LIs d'un participant « typique » et d'un participant « atypique » sont illustrées sur la Figure III.2.

Sj.	Génération de mots		Décision lexicale (format : horizontal) (mots > damiers)								Décision lexicale (format : vertical) (mots > damiers)											
	Frontale Inférieure	LI	OTv gauche				OTv droit				Occipital	LI	OTv gauche				OTv droit					
			X	y	z	Z	x	y	z	Z			x	y	z	Z						
a1	-0,94	-0,69	#					36	-50	-20	2,13	-0,46	-0,18	#					34	-48	-16	2,16
a2	-0,89	-0,58						44	-64	-10	4,4	-0,39	0,02						38	-36	-20	2,92
a3	-0,86	0,59		-48	-52	-14	3,85	54	-56	-14	2,67	-0,58	-0,31		-44	-66	-10	4,74	48	-58	-8	4,60
a4	-0,8	-0,40						40	-38	-24	3,92	0,19	-0,56						36	-38	-18	3,74
a5	-0,75	-0,80						44	-62	-18	3,12	0,05	-0,56						44	-62	-18	4,15
t0	0,66	-0,97						44	-62	-22	3,07	0,56	0,94		-48	-68	-10	3,58				
t1	0,72	0,16		-40	-54	-14	5,57	34	-44	-22	3,72	-0,28	0,75		-38	-54	-12	7,05				
t2	0,75	0,81		# pas d'activation significative								0,31	0,43		-46	-48	-10	3,49				
t3	0,81	0,51		-46	-54	-6	4,40					-0,39	0,59		-46	-68	-10	5,22	54	-60	-6	4,51
t4	0,83	0,11		-46	-48	-14	2,61					-0,04	-0,08		-42	-54	-16	4,18	42	-56	-14	4,66
t5	0,88	0,57		-46	-50	-12	3,01					-0,53	0,45		-42	-58	-14	6,06	40	-62	-10	5,51
t6	0,89	0,36		-36	-48	-24	3,29					0,08	0,36		# pas d'activation significative							
t7	0,92	0,88		-42	-44	-16	2,71					-0,24	0,75		-42	-62	-14	3,58				
t8	0,95	0,65		-40	-46	-16	3,54					0,79	0,89		-44	-52	-10	3,02				
t9	0,97	0,66		-48	-40	-16	2,55					-0,74	0,62		-38	-68	-14	5,61				
t10	0,97	0,71		-36	-48	-12	2,62					0,57	0,76		-46	-58	-14	5,44				
Groupe "typique"				-46	-46	-16	4,70								-44	-50	-14	4,00				

Tableau III. 1 Données individuelles et données de groupe des participants typiques pour la tâche de génération de mots et la tâche de décision lexicale. De gauche à droite : LIs pour l'activité frontale inférieure lors de la génération de mots (génération de mots>répétition de « roro »), LIs et pics d'activation⁵ pour l'activité OTv et LIs pour l'activité occipitale inférieure lors de la décision lexicale dans un format horizontal (mots>damiers), LIs et pics d'activation pour l'activité OTv lors de la décision lexicale dans un format vertical (mots>damiers).

⁵ Les pics d'activation individuels étaient identifiés au seuil $p < 10^{-2}$. (#) indique qu'il n'y a pas d'activité significative au seuil $p < 10^{-2}$ et $p < 0,05$ était appliqué dans ce cas.

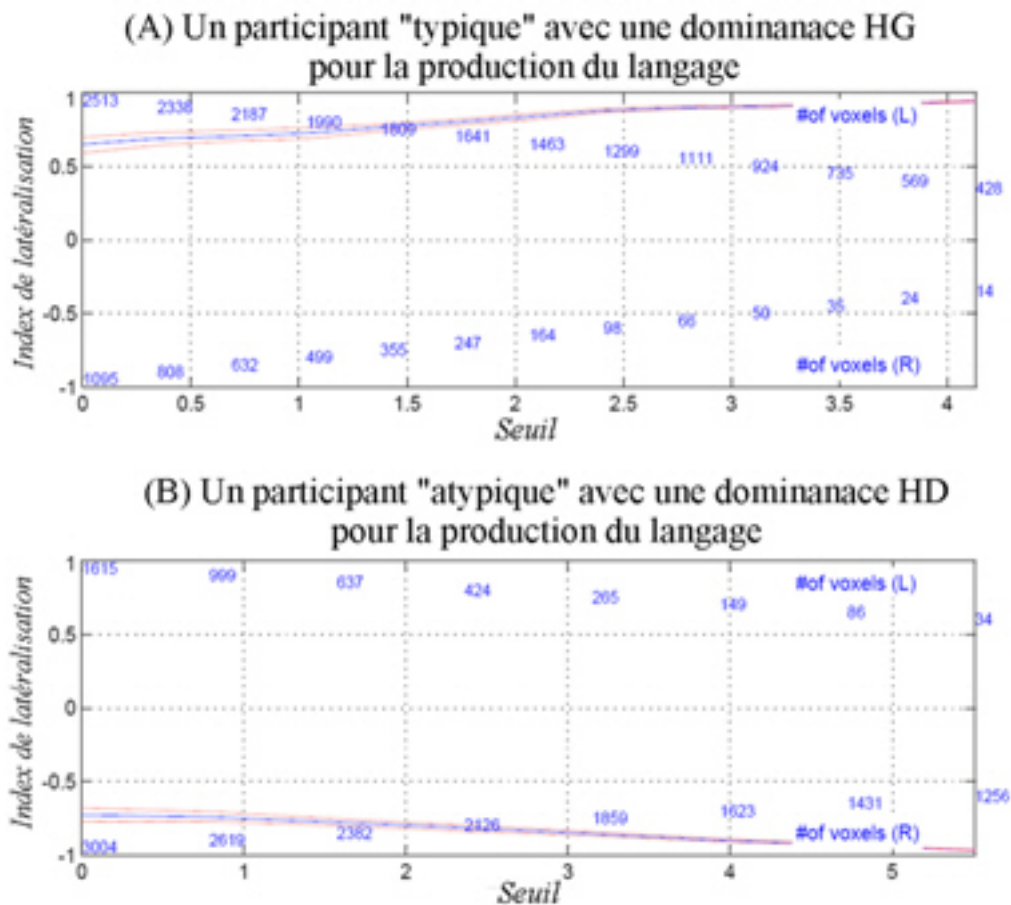


Figure III. 2

Une analyse à effets aléatoires a été menée sur les onze participants « typiques ». Les résultats ont montré des activations dans le gyrus frontal inférieur gauche s'étendant au cortex préfrontal dorsolatéral et au cortex prémoteur gauche (BA 6, 9, 44, 45, 46, et 47 de l'HG ; insula et cortex cingulaire antérieur bilatéraux), l'aire motrice supplémentaire (SMA), le thalamus et les noyaux gris centraux bilatéraux, le mésencéphale et le cervelet droit (au seuil p non corrigé $< 0,001$, et p corrigé $< 0,05$ au niveau cluster). Ces résultats sont en accord avec de précédentes études portant sur des participants droitiers (Yetkin 1998; Binder et al., 1996).

La même analyse a ensuite été menée sur les cinq participants « atypiques ». Au même seuil, les activations ont été observées dans le gyrus frontal inférieur droit s'étendant au cortex préfrontal dorsolatéral et au cortex prémoteur (BA 6, 9, 44 et insula de l'HD ; BA47 et cortex cingulaire antérieur bilatéral), le SMA, les noyaux gris centraux bilatéraux et le mésencéphale.

Les activités distribuées dans le lobe frontal sont donc clairement latéralisées dans deux hémisphères opposés chez les participants « typiques » et les participants « atypiques » (Figure III.3).

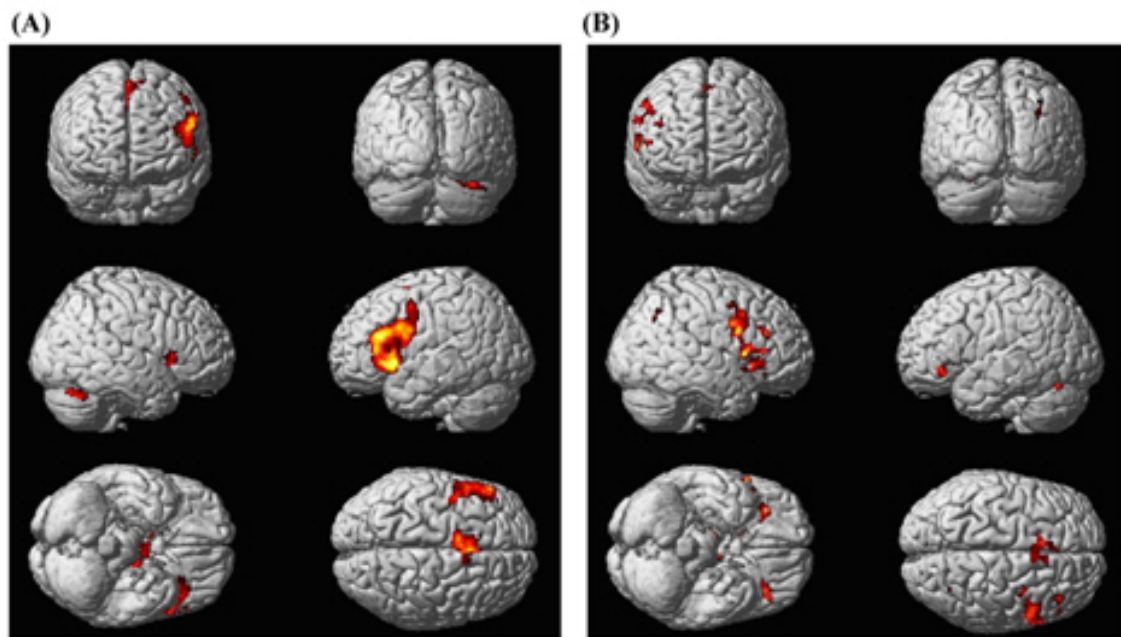


Figure III.3

III.3.2.2. Activités OTv individuelles lors de la lecture de mots et sa latéralisation en relation avec la latéralisation frontale lors de la génération de mots

Pour chaque sujet, les pics individuels d'activation lors de la lecture de mots ont été identifiés (au seuil $p < 0,01$ non corrigé) dans la région OTv prédéfinie (voir méthodes 3.2.5), séparément pour le contraste *mots présentés horizontalement > damiers présentés horizontalement* et le contraste *mots présentés verticalement > damiers présentés verticalement*. Par la suite, pour chaque individu, le LI moyenné pondéré dans cette région a été calculé pour ces deux contrastes. Les coordonnées des pics individuels d'activation dans OTv et les LIs sont présentés dans le Tableau III.1.

Format horizontal.

Les résultats indiquent que dix des onze participants « typiques » ont montré une activité OTv latéralisée à l'HG, et un participant a montré une activité latéralisée à l'HD. L'activité OTv d'un participant était faible et non significative ; le LI pour ce participant a toutefois indiqué une dominance HG. Quatre participants « atypiques » sur cinq ont montré une activité latéralisée à l'HD et un a montré une activité latéralisée à l'HG (voir Tableau III.1 et Figure III.4).

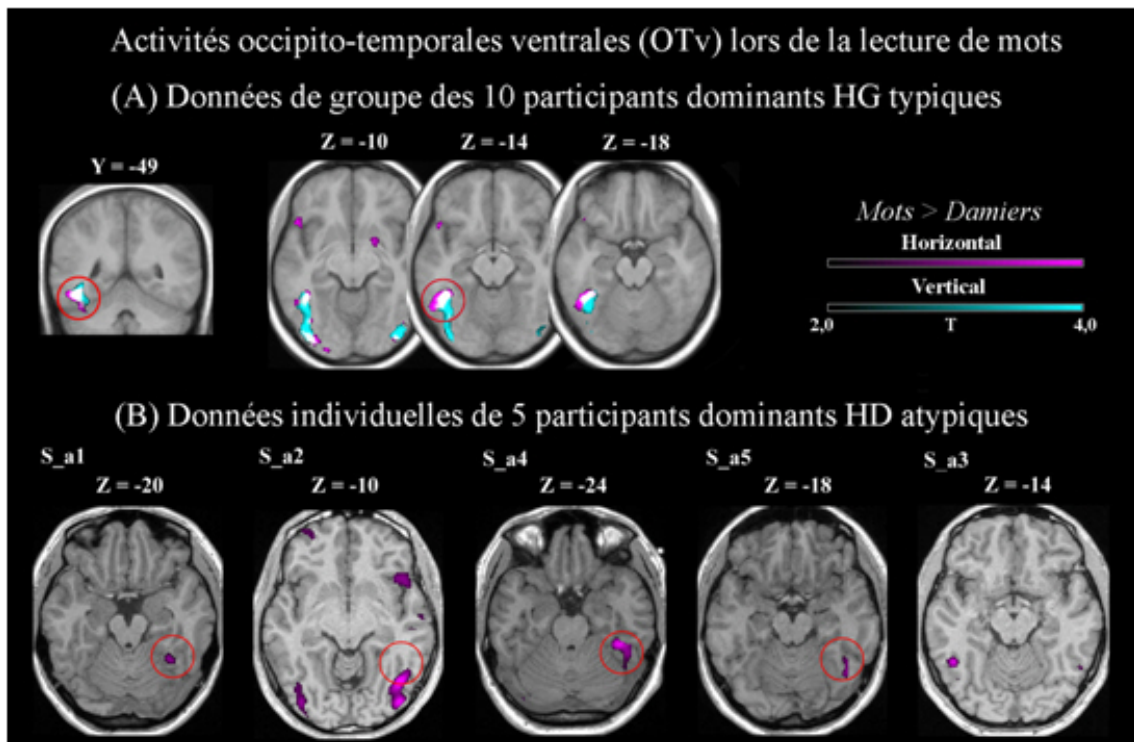


Figure III.4

Format vertical.

Comme indiqué dans le Tableau III.1, quinze des seize participants (« typiques » et « atypiques ») ont aussi montré une activité OTv significative lorsque les mots étaient présentés verticalement. Les LIs pour dix des onze participants « typiques » ont montré une activité OTv latéralisée à l'HD, et pour quatre des cinq participants « atypiques » une activité OTv latéralisée à l'HD. L'activité OTv est généralement plus forte et plus étendue pour les stimuli présentés verticalement que les stimuli présentés horizontalement.

Corrélation entre la latéralisation d'activité frontale lors de la génération de mots et la latéralisation d'activité OTv lors de la lecture de mots. En prenant en compte tous les participants, nous avons trouvé une corrélation positive significative entre les LIs frontaux pendant la génération de mots et les LIs d'activité OTv pendant la lecture, pour les mots présentés horizontalement ($r = 0.63$; $p = 0.009$) et verticalement ($r = 0.82$; $p < 0.001$; voir Figure III.5). Il faut noter la présence de deux « outliers » dans les données (chez un participant « typique » et un participant « atypique ») pour la condition horizontale, les données de mêmes participants s'approchant de la norme dans la condition verticale. Les « outliers » dans la condition horizontale résultent probablement d'une activité faible de la région OTv dans cette condition.

Nous voudrions recommander la prudence ici : étant donné que les LIs d'activité frontale convergent vers deux extrêmes (autrement dit, les latéralisations étaient fortes, soit à gauche soit à droite), il manque une vraie distribution étendue sur cet axe et la corrélation reflète donc plutôt une différence entre groupes qu'une différence intra-groupe.

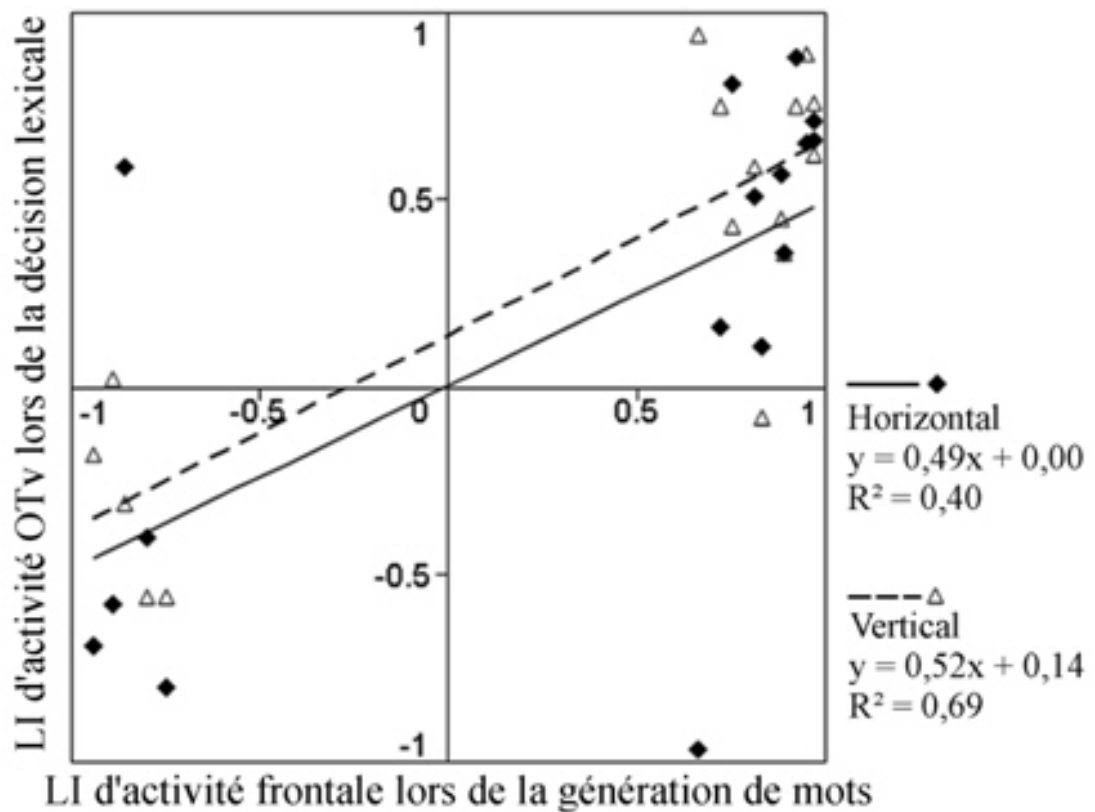


Figure III.5

Toutes les analyses de groupe ci-dessous ont été réalisées seulement pour les participants dominants HG typiques, étant donné le nombre limité de participants atypiques.

III.3.2.3. Analyses du cerveau complet comme fonction de format d'affichage pour la décision lexicale

III.3.2.3.1. Format horizontal

L'analyse à effets aléatoires réalisée sur les 10 participants « typiques » pour le contraste *mots présentés horizontalement* > *damiers présentés horizontalement* a révélé des activités significatives dans la région OTv gauche (culminant à -46, -46, -16 ; $Z = 4,70$, voir Figure III.4A), le cortex occipital gauche, le gyrus frontal inférieur gauche (BA 45/47), les gyri précentral et postcentral gauches, et le thalamus et putamen droits ($p < 0,001$ au niveau des voxels et $p < 0,05$ au niveau du cluster ; le même seuil est appliqué sur les analyses suivantes, sauf spécifiquement indiqué). A un seuil plus bas ($p < 0,01$ et mesure de cluster > 200 voxels), nous avons en outre observé des activités dans le cortex occipital bilatéral, le thalamus et le putamen bilatéraux, et le cortex précentral bilatéral ; aucune activité OTv significative n'a en revanche été observée dans l'HD.

III.3.2.3.2. Format vertical

La même analyse réalisée sur le contraste *mots présentés verticalement* > *damiers présentés verticalement* pour les 10 participants « typiques » a montré des activations significatives dans la région OTv gauche (culminant à -44, -50, -16 ; $Z = 4,00$; voir Figure

III.4A), le cortex occipital bilatéral, le gyrus frontal inférieur gauche / insula (culminant à -58, 10, 22 ; Z = 4,35 dans la pars opercularis, s'étendant à la pars triangularis). A un seuil plus bas ($p < 0.01$ et mesure de cluster > 200 voxels), nous avons en plus observé des activations dans la région pariétale postérieure gauche (culminant à -30, -74, 26 ; Z = 3,34 et -26, -66, 40 ; Z = 3,15), la région frontale pars opercularis droite (48, 12, 26 ; Z = 3,19) et l'aire motrice supplémentaire (SMA).

III.3.2.3.3. Comparaison des deux conditions d'affichages

La Figure III.4A montre les pics d'activation (*mots vs. damiers*) du groupe de participants « typiques » dans le format horizontal (en violet) et dans le format vertical (en cyan). On voit dans cette comparaison que les activités dans les deux formats d'affichage sont largement superposées (comme indiqué par la couleur blanche). Pour illustration, la Figure III.4B reporte les pics d'activations pour chaque participant « atypique » dans le format horizontal. Quatre des cinq participants ont montré une réponse OTv latéralisée à droite.

Activations communes.

Les régions activées indépendamment du format visuel pour les mots versus damiers ont été identifiées par la conjonction du contraste *mots présentés horizontalement > damiers présentés horizontalement* et du contraste *mots présentés verticalement > damiers présentés verticalement*. Les résultats ont révélé l'activation de deux régions : un cluster dans la région OTv gauche (culminant à -46, -48, -14 ; Z = 4,50 dans la condition horizontale et -44, -50, -14 ; Z = 4,00 dans la condition verticale) et un cluster dans le cortex occipital inférieur gauche (culminant à -40, -82, -6 ; Z = 3,83 dans le format horizontal et -44, -84, -8 ; Z = 3,60 dans le format vertical). L'activité dans ces deux régions sera examinée plus précisément dans les analyses suivantes.

Activations spécifiques au format horizontal (rien).

Les régions activées spécifiquement pour les mots présentés horizontalement ont été identifiées par la conjonction du contraste *mots présentés horizontalement > mots présentés verticalement* et du contraste *mots présentés horizontalement > damiers présentés horizontalement* (les deux aux seuils $p < 0.001$ et $p < 0.05$ au niveau du cluster). Aucune activité spécifique aux mots présentés horizontalement n'a été révélée.

Activations spécifiques au format vertical.

Les régions activées spécifiquement pour les mots présentés verticalement ont été identifiées par la conjonction du contraste *mots présentés verticalement > mots présentés horizontalement* et du contraste *mots présentés verticalement > damiers présentés verticalement*. Nous avons observé une activité dans la région frontale inférieure postérieure (culminant à -54, 10, 28 ; Z = 3,94 ; pars opercularis). Cette activité a été examinée grâce une analyse par ROI, présentée dans les parties suivantes.

III.3.2.4. Analyses par ROI pour la région OTv (gauche et droit)

Pour examiner de manière plus approfondie l'activité OTv commune aux deux formats, une ROI OTv gauche a été définie comme sphère de 6 mm autour de la moyenne des deux pics d'activations identifiés dans la partie précédente (qui donne les coordonnées -45, -49, -14). Les variations en pourcentage des signaux BOLD ont été calculées pour cette ROI. Afin de mieux examiner les effets de lexicalité, la condition pseudomots a été incluse dans

cette analyse. Une ANOVA à deux facteurs en mesures répétées (format affichage × type de stimuli) a été conduite. Les résultats (Figure III.6) n'ont montré aucun effet significatif du format [$F(1,9) = 0,00$; $p = 0,98$] mais un effet significatif du type de stimuli [$F(2,18) = 55,8$; $p < 0,001$]. Un test post-hoc de Bonferroni a montré que l'activité était plus élevée pour les pseudomots que pour les mots, et encore plus faible pour les damiers. La différence d'activité entre toutes les comparaisons était significative (mots vs. damiers: $p < 0,001$; pseudomots vs. damiers: $p < 0,001$; et pseudomots vs. mots: $p = 0,022$).

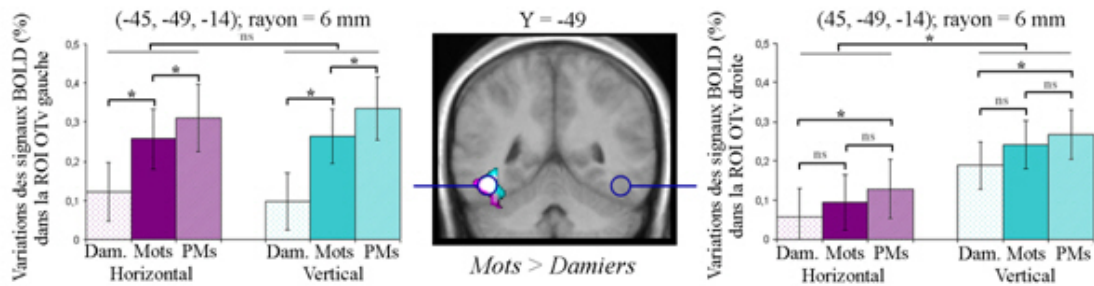


Figure III.6

La même analyse a été réalisée sur une ROI en miroir dans l'HD. Contrairement à ce qui a été observé pour la région OTv de l'HG, cette analyse a révélé un effet significatif du format visuel avec une activité plus prononcée dans le format vertical que dans le format horizontal [$F(1,9) = 6,8$; $p = 0,028$]. Un effet significatif du type de stimuli a également été observé. [$F(2,18) = 4,4$, $p = 0,029$]. Pour ce dernier, le test post-hoc a montré que la seule différence significative de l'activité OTv droite est apparue entre les damiers et les pseudomots ($p = 0,027$). Aucune différence n'a émergé entre les mots et les damiers ou entre les pseudomots et les mots, indiquant l'absence d'effet de lexicalité ($p = 0,793$). Il faut toutefois noter que la réponse OTv droite très marquée pour les damiers verticaux aurait pu dissimuler un tel effet pour le contraste entre les mots et les damiers (comme celui utilisé pour calculer les LIs) dans la condition verticale.

Une ANOVA à trois facteurs en mesures répétées (hémisphère × format × type de stimuli) a confirmé l'effet significatif du type de stimuli [$F(2,18) = 28,1$; $p = 0,000$] et a montré une interaction significative entre hémisphère et type de stimuli [$F(2,18) = 15,9$; $p = 0,000$] ainsi qu'entre hémisphère et format [$F(1,9) = 13,5$; $p = 0,005$]. Un test post-hoc de Bonferroni n'a montré aucun effet de format dans l'HG ($p = 1,000$) mais un effet significatif du format dans l'HD ($p = 0,003$). L'activité OTv pour les stimuli présentés horizontalement était généralement moins forte dans l'HD que dans l'HG ($p = 0,003$), tandis que pour les stimuli présentés horizontalement, nous n'avons pas observé cette différence ($p = 1,000$).

III.3.2.5. Analyses par ROI pour les régions occipitales inférieures et la latéralisation fonctionnelle de cette région

Pour examiner l'activité occipitale inférieure commune aux deux formats, deux ROIs ont été définies comme sphère de 6 mm autour de la moyenne des deux pics d'activations identifiés dans la partie précédente (qui donne les coordonnées -40, -83, -7) et la région homologue dans l'HD. Les variations en pourcentage des signaux BOLD ont été calculées pour ces deux ROIs dans toutes les conditions (Figure III.7). Une ANOVA à trois facteurs en mesures répétées (hémisphère × format × type de stimuli) n'ont montré aucun effet significatif de l'hémisphère ($p = 0,34$) ou du format d'affichage ($p = 0,70$) mais un effet significatif du type de stimuli ($F(2,18) = 21,9$, $p = 0,000$). L'interaction entre format et type de stimuli

($F(2,18)=3,78$, $p=0,042$) et entre hémisphère et type de stimuli ($F(2,18)=3,56$, $p=0,0497$) étaient aussi significatifs. Un test post-hoc de Bonferroni n'a montré aucune différence entre l'activité pour les mots et pour les pseudomots quelque soit le format d'affichage (tous $p=1,00$). Cependant, indépendamment du format d'affichage l'activité pour les mots et les pseudomots était significativement plus forte que l'activité pour les damiers dans les deux hémisphères (tous $p<0,001$). Finalement, l'activité était significativement plus forte pour les mots affichés verticalement par rapport aux mots affichés horizontalement dans l'HG ($p=0,002$) mais pas dans l'HD ($p=1,000$).

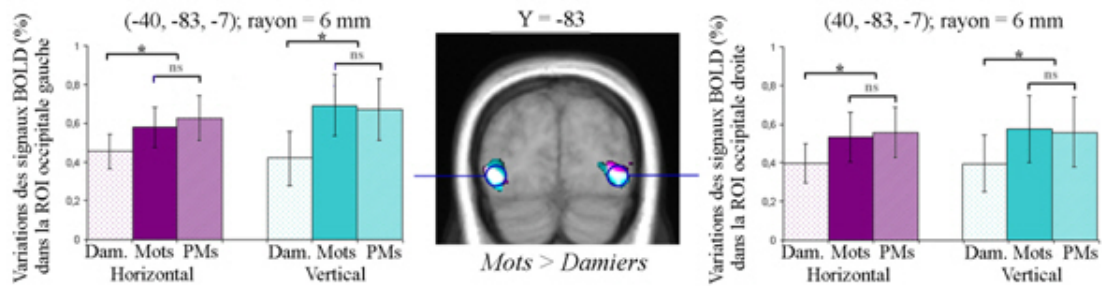


Figure III.7

Afin d'identifier la relation potentiel entre la latéralité de l'activité OTv et l'activité occipitale inférieure lors de la lecture de mots, LIs individuels ont été calculés pour cette dernière région (mots présentés horizontalement vs. damiers). Une ROI a été définie comme les gyri occipitaux bilatérales dans une boîte de $[X= -30$ to -50 , $Y= -72$ to -92 , $Z= 2$ to -18] et sa boîte en miroir dans l'HD. Les résultats ont montré une activité bilatérale chez les participants 'typiques' ($-0,05 \pm 0,49$) ainsi que chez les participants 'atypiques' ($-0,24 \pm 0,34$). Nous n'avons pas trouvé de corrélation entre LIs de l'activité occipitale inférieure et LIs de l'activité OTv ($r=0,076$; $p=0,78$) (Tableau III.1).

III.3.2.6. Analyses par ROI pour la région frontale inférieure

Pour mieux comprendre l'activité de IFG spécifique aux mots présentés verticalement, une ROI a été définie comme sphère de 6 mm autour du pic d'activation (-54 , 10 , 28) identifié dans la partie précédente. Les variations en pourcentage des signaux BOLD ont été calculées pour la ROI dans toutes les conditions, et une ANOVA à deux facteurs en mesures répétées (format \times type de stimuli) a été conduite (Figure III.8). Les résultats ont montré un effet significatif du type de stimuli ($p<0,001$) et une interaction significative entre format et type de stimuli ($p=0,04$). Un test post-hoc de Bonferroni a montré que dans le format horizontal l'activité pour les mots ne différait pas de l'activité pour les damiers ($p=1,00$), tandis que l'activité était significativement plus forte pour les pseudomots que pour les mots et pour les damiers ($p<0,001$ et $p<0,003$). Dans le format vertical, l'activité était plus forte pour les mots et pour les pseudomots que pour les damiers ($p=0,002$ et $p<0,001$), et l'activité pour les pseudomots était aussi plus forte que pour les mots ($p<0,05$).

La même analyse a été aussi conduite sur une ROI en miroir dans la région frontale froite. Les résultats n'ont montré qu'un effet significatif du type de stimuli ($p<0,001$) mais pas d'effet du format ($p=0,96$). Un test post-hoc de Bonferroni ont montré que l'activité était le plus forte pour les pseudomots, intermédiaire pour les mots et plus faible pour les damiers (mots vs. damiers : $p=0,020$; pseudomots vs. damiers : $p<0,001$; pseudomots vs. mots : $p=0,032$).

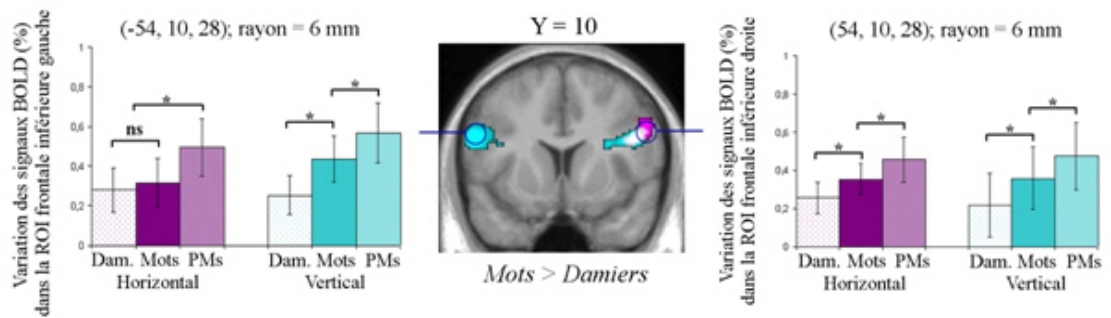


Figure III.8

III.4. Discussion

L'objectif de cette étude était (i) d'examiner la fonction de la région OTv gauche dans la lecture de mots et surtout son rapport avec l'expertise perceptuelle en lecture, et (ii) d'examiner la corrélation entre la latéralité des structures corticales antérieures sous-tendant la génération du langage et la latéralisation fonctionnelle de la région OTv lors de la lecture, et le profil d'activité OTv surtout pour les individus dominants HD atypiques.

Nos résultats ont montré que (i) il y a une corrélation positive entre la latéralisation de l'activité frontale inférieure pour la génération du langage et la latéralisation de l'activité OTv liée à la lecture de mots. (ii) L'activité OTv dans l'hémisphère dominant (pour le langage) lors de la lecture ne diffère pas lorsque les mots sont présentés horizontalement ou verticalement, mais il y a un effet de format (vertical vs. horizontal) sur l'activité OTv dans l'hémisphère non-dominant. Les activités OTv sont similaires dans les deux hémisphères pour les mots présentés verticalement, tandis que pour les mots présentés horizontalement, l'activité OTv est considérablement faible dans l'hémisphère non-dominant. Par ailleurs, une activité, dans la région frontale inférieure gauche pars opercularis, était observée uniquement pour les mots présentés verticalement, tandis qu'aucune activité significative n'était observée pour les mots présentés horizontalement.

Latéralisation de l'activité OTv lors de la lecture de mots en relation avec la latéralisation fonctionnelle frontale du langage

Nos résultats ont répliqué ceux sur les potentiels évoqués de notre 1^{ère} étude, en montrant une corrélation positive entre la latéralisation fonctionnelle frontale lors de la génération du langage et la latéralisation d'activité OTv lors de la lecture de mots. Les réponses OTv (mots > damiers) observées étaient latéralisées à gauche pour les participants typiques et à droite pour quatre des cinq participants atypiques. Tandis qu'une activité plutôt bilatérale était observée dans la région occipitale inférieure, la latéralisation fonctionnelle de cette région n'était pas corrélée à celle de la région OTv. Cela est en faveur du postulat qu'une connexion « top-down », des régions langagières, règle le traitement de mots visuels au niveau de la région OTv dans l'hémisphère dominant pour le langage (Ben-Shachar et al., 2007; Cai et al., 2008; Hillis et al., 2005; Reinke et al., 2008).

Format d'affichage et l'activité OTv : hémisphères dominant et non-dominant

Les analyses sur la variation des signaux BOLD pour les participants typiques ont révélé que l'activité OTv dans l'hémisphère dominant (d-) pour le langage (gauche) montrait un

même pattern dans les deux formats d'affichage : l'activité était toujours plus élevée pour les pseudomots que pour les mots, et encore plus faible pour les damiers. Néanmoins, dans nos résultats, un effet de format a été observé concernant l'activité OTv dans l'hémisphère non-dominant (nd-), qui était plus élevé pour les stimuli présentés verticalement que pour ceux présentés horizontalement. Pour les stimuli présentés verticalement nous avons observé une activité nd-OTv comparable à l'activité d-OTv, tandis que pour les stimuli présentés horizontalement, l'activité d-OTv était aussi élevée mais l'activité nd-OTv était considérablement réduite.

Ce pattern d'activité apparaît donc comme un désengagement de la région nd-OTv plutôt qu'une spécialisation de la région OTv lors du traitement de stimuli orthographiques familiers. Ce désengagement de la région nd-OTv semble similaire aux résultats de Turkeltaub et al. (2003), concernant le mécanisme neuronal du développement de la lecture chez les enfants, qui ont montré que l'activité dans cette région (nd-OTv) était négativement corrélée à la capacité à lire. Par analogie aux lecteurs débutants, une activité nd-OTv élevée, chez les lecteurs expérimentés lors de la lecture de mots présentés verticalement, pourrait indiquer l'implication d'un processus plus général de la reconnaissance de forme qui repose sur l'HD selon Orton (1925) (Turkeltaub et al., 2003) ou bilatéral comme pour les objets (Rossion et al., 2003). Ce processus n'est pas spécifique aux stimuli orthographiques, ce qui est cohérent avec nos résultats, et donc la réponse nd-OTv ne différenciait ni entre les mots et les pseudomots, ni entre les mots et les damiers. Par ailleurs, l'activité nd-OTv était comparable à l'activité d-OTv pour les stimuli présentés verticalement, l'activité nd-OTv mais pas d-OTv était aussi élevée pour les damiers, et cela pourrait être la raison pour laquelle nous n'avons pas observé une activité nd-OTv significative pour le contraste mots>damiers dans le format vertical dans l'analyse du cerveau complet.

Une activité OTv bilatérale, pour les mots visuels, a été aussi observée par Ben-Shachar et al. (2007) lorsque les lecteurs expérimentés devaient rapporter la couleur de la croix de fixation au lieu de tâches langagières. Ceci suggérerait que la latéralisation de l'activation OTv dépende de la nature langagière des tâches.

Dans l'ensemble, ces résultats semblent indiquer que l'activité OTv liée à la lecture provient probablement d'une intégration du mécanisme (général) de la reconnaissance des formes avec une influence des processus langagiers latéralisés à l'hémisphère dominant pour la production du langage.

La région OTv : « région de la forme visuelle des mots » ou pas ?

Selon Dehaene et al. (2005), la région OTv gauche sous-tend l'expertise en lecture au niveau des combinaisons locales de lettres, et ce processus étant indépendant de la casse des lettres et de la position des stimuli, mais sensible à l'ordre (autrement dit, les positions relatives) des lettres. Si les pseudomots présentés horizontalement satisfont cette condition et sont capables d'activer cette région, les mots ou pseudomots présentés verticalement ne doivent pas avoir cette capacité. Evidemment, nos résultats ne sont pas en faveur de cette hypothèse.

Nous avons noté que Cohen et al. (2008) ont rapporté une différence d'activité d-OTv entre les mots présentés normalement et les mots visuellement dégradés (en faisant une rotation des mots à gauche ou à droite à plusieurs degrés jusqu'à 90°). Selon eux, les mots en rotation n'activent pas la même région OTv que les mots normaux, mais à un niveau plus postérieur. Nous n'avons pas observé le même résultat dans notre étude. Il faut noter qu'il existe des différences entre notre protocole et le leur. En effet, dans leur protocole une rotation de lettres était impliquée, impliquant probablement une rotation

mentale. Par ailleurs, au niveau des lettres ou/et de mots, les deux conditions (normal versus rotation) étaient déjà différentes avant le niveau des lettres. Au contraire, dans notre protocole, les lettres sont présentées normalement et les deux conditions partagent tous les niveaux jusqu'à celui des lettres. Une deuxième possibilité est que, bien que le pic d'activité occipito-temporale soit un peu plus postérieur pour les mots en rotation, cela pourrait suggérer que l'activité occipito-temporale pour les mots/lettres en rotation culmine dans une région plus postérieure ; toutefois cela n'exclut pas la possibilité que la région OTv (plus antérieure) activée par les mots normaux soit autant activée par les mots dégradés, mais qu'elle n'était pas observée comme pic principal dans un cluster étendu pour les mots en rotation.

En résumé, nos résultats ont donc montré que la région OTv ne sert pas de la « région de la forme visuelle des mots » comme proposé par Cohen, Dehaene et al. (Dehaene et al., 2005 ; Cohen et al., 2000 ; 2008). Mais cette région existe-elle? Selon nos résultats, nous proposons qu'au lieu de se focaliser sur la « région de la forme visuelle des mots », l'expertise en lecture semble plutôt portée par un mécanisme plus complexe, tel que le désengagement de la région nd-OTv et des ajustements d'autres régions impliquées dans la lecture. Ils restent à clarifier dans les études futures (voir discussion générale).

L'implication des régions occipitales inférieures bilatérales et de IFG gauche pars l'opercularis

Nos résultats ont aussi révélé des réponses significatives aux stimuli orthographiques dans les régions occipitales inférieures bilatérales et dans le IFG gauche pars opercularis. L'analyse par ROI a montré que les signaux BOLD dans cette région occipitale inférieure étaient autant élevés pour les mots et les pseudomots mais faibles pour les damiers. L'activité commune pour les stimuli orthographiques pourrait probablement provenir du traitement impliqué dans l'extraction des traits visuels plus petits ou égaux à une lettre. Notons que cette région rappelle la prétendue « aire occipitale des visages » (OFA) (Gauthier et al., 2000; Haxby et al., 1999), qui joue un rôle important conjoint avec l'« aire fusiforme des visages » (FFA) (Rossion et al., 2003). Une activité de la région occipitale inférieure a souvent été observée lors de la lecture de mots visuels (Jobard et al., 2003 pour une revue) mais n'a pas reçu une grande attention de la part de la recherche. D'autres études devraient clarifier la fonction de cette région dans le traitement des mots visuels.

Nous avons aussi identifié une région dans le IFG postérieur gauche pars opercularis, qui a montré une activité pour les mots et pseudomots présentés verticalement ainsi que les pseudomots (mais pas les mots) présentés horizontalement. Notons que tous ces stimuli provoquent plutôt un traitement sériel, qui implique une conversion graphème-phonème. Nos résultats étaient cohérents avec les études précédentes en montrant que le IFG pars opercularis est impliqué dans cette conversion (Fiebach et al., 2002; Jobard et al., 2003 ; Bookheimer, 2002; Tan et al., 2005; voir aussi I.2.3.2).

Par ailleurs, ce besoin de relier les informations orthographiques aux informations phonologiques lors de l'apprentissage/la lecture de mots nouveaux serait probablement une cause essentielle pour la latéralisation des réponses OTv à l'hémisphère dominant pour la production de langage.

En conclusion, nous suggérons que l'activité OTv liée à la lecture de mots résulte d'une intégration d'un mécanisme général de la reconnaissance de formes visuelles avec une influence des processus langagiers latéralisés, au lieu de l'expertise perceptuelle seulement. L'expertise en lecture quant à elle concerne plutôt un désengagement de la région OTv dans l'hémisphère non-dominant pour le langage qu'une spécialisation de la

région OTv dans l'hémisphère dominant, et probablement aussi un ajustement de plusieurs régions dans le réseau sous-tendant la lecture, qui restent à clarifier dans les études futures.

Chapitre IV. La latéralisation cérébrale du langage et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture

Un article concernant cette étude est en cours de préparation.

IV.1. Introduction

L'origine de l'avantage du champ visuel droit (CVD) est une question de longue date qui reste encore discuté à ce jour. Dans un échantillon aléatoire de population de droitiers, les mots présentés dans le CVD sont identifiés plus rapidement et plus efficacement que les mots présentés dans le CVG (e.g., Bradshaw & Nettleton, 1983; Bub & Lewine, 1988; Ellis, Young, & Anderson, 1988; Jordan, Redwood, & Patching, 2003; Koenig, Wetzell, & Caramazza, 1992; pour une revue voir Hellige, 1993).

Dans les études précédentes, plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer l'avantage du CVD, à savoir la direction de la lecture (Faust et al., 1993 pour revue), les propriétés linguistiques (Kirsner and Schwartz, 1986; Farid and Grainger, 1996) ou le biais attentionnel (ou l'avantage de balayage attentionnel) (Efron, 1990; Nicholls and Wood, 1998). Pourtant aujourd'hui, la plupart des chercheurs considèrent cet avantage comme la conséquence de la dominance hémisphérique gauche pour le langage (Bradshaw et Nettleton, 1983; Hellige et al., 1993). Le rapport entre la dominance hémisphérique pour le langage et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture, néanmoins, n'a pas encore été beaucoup examiné. Ceci résulte en partie de l'émergence récente (depuis ces dernières années) de méthodes non-invasives permettant d'évaluer la latéralisation cérébrale fonctionnelle (voir aussi Hunter and Brysbaert, 2008)

Grâce au développement des techniques d'imagerie, les études récentes sur un grand nombre de participants sains ont montré que la majorité des gauchers ont une dominance de l'HG pour le langage, tandis qu'environ 20% d'entre eux sont dominants HD (Knecht et al., 2000). Cette remarque pourrait, d'une part, rendre compte des effets de la latéralité manuelle rapportés dans les études précédentes (Kim et al., 1994), montrant un avantage réduit du CVD chez les gauchers. Les effets de la latéralité manuelle révéleraient donc les effets de la dominance hémisphérique. D'autre part, cela nous permet d'examiner, de manière directe et non-invasive, l'effet de la dominance hémisphérique sur l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture. Hunter and Brysbaert (2008), par exemple, ont réalisé une étude en comparant des participants avec une dominance hémisphérique inversée pour le langage. Ils ont observé un effet typique de la position optimale du regard qui était localisée entre le début et le centre du mot; tandis que pour les sujets avec une dominance HG atypique, la position optimale était localisée entre le centre et la fin du mot. Cette étude a donc clairement mis en évidence l'effet de la latéralisation hémisphérique pour le langage sur l'asymétrie comportementale lors de la lecture de mots. Elle a également démontré l'effet

de la dominance hémisphérique sur l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel pendant la lecture ; pourtant elle s'est uniquement focalisée sur l'effet de la dominance hémisphérique et l'influence d'autres effets ne peut être exclue.

Dans la plupart des systèmes d'écriture, le début des mots est souvent plus informatif que la fin. Certains chercheurs ont donc proposé que l'avantage du CVD puisse être simplement dû à des raisons perceptuelles, puisque le début des mots présentés dans le CVD est plus proche du centre du champ visuel (Kirsner & Schwarz, 1986). Un autre facteur proposé pour expliquer la supériorité du CVD concerne les systèmes d'écriture alphabétiques utilisés dans les études, dont la plupart sont lus de gauche à droite. Ainsi, certains chercheurs proposent que l'habitude de lecture liée à ces systèmes puisse favoriser les mots présentés à droite du point de fixation. Pour répondre à cette hypothèse, des études ont été menées sur des systèmes d'écriture lus de droite à gauche comme l'hébreu et l'arabe. Cependant, les résultats ne s'accordent pas. Alors que certaines études ont observé un avantage du CVG dans ces systèmes d'écriture, cet avantage n'étant toutefois pas robuste, d'autres études ont montré un avantage du CVD (pour une revue voir Faust et al., 1993). En résumé, ces résultats montrent que des systèmes d'écriture différents peuvent jouer un rôle pour expliquer une partie de la supériorité du CVD. En outre, l'effet de l'attention (le biais attentionnel) reste une hypothèse intéressante / importante bien que son mécanisme soit encore peu connu (Efron, 1990; Nicholls and Wood, 1998).

L'objectif de notre étude était d'examiner le rapport entre la dominance hémisphérique pour le langage et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel pendant la lecture, en comparant des individus avec une dominance hémisphérique inversée identifiée par l'IRMf.

Notre premier objectif était d'examiner l'effet de la dominance hémisphérique sur l'avantage du champ visuel lors de la lecture de mots présentés latéralement. Nous avons mesuré la dominance hémisphérique de chaque participant en IRMf : les 8 participants de cette expérience étaient clairement latéralisés ($LI > 0,75$ ou $LI < -0,75$). Si la dominance hémisphérique du langage est le seul effet pouvant rendre compte de l'asymétrie comportementale, nous devrions observer un avantage du CVD chez les sujets avec une dominance HG typique ainsi qu'un avantage du CVG (d'un niveau d'asymétrie comparable à celui observé chez les sujets typiques) chez les sujets atypiques avec la dominance HD.

S'il n'existe en revanche pas d'avantage robuste du CVG chez les sujets avec une dominance HD atypique, cela indiquerait l'existence d'autres effets que la dominance hémisphérique. Dans cette optique, nous examinerons par la suite les effets liés au système d'écriture (la direction de lecture ainsi que les propriétés linguistiques telles que le début informatif des mots) en manipulant le format d'affichage des mots. Lorsque les mots sont présentés verticalement dans des positions ayant la même excentricité dans le CVG et le CVD (e.g. $1,25^\circ$ et $-1,25^\circ$), la distance horizontale entre le début de chaque mot et le centre de l'écran est identique; de la même manière, le début et la fin de chaque mot se trouvent sur la même position horizontale. Par ailleurs, la direction de la lecture de haut en bas n'a pas d'effet sur l'asymétrie dans le sens horizontal. Ainsi, le fait de présenter les mots verticalement permet d'éliminer les effets de début informatif des mots ainsi que les effets de la direction de lecture. Si l'avantage du CVD peut s'expliquer par la combinaison de la dominance hémisphérique et des effets linguistiques, en éliminant ces derniers, nous devrions observer, pour les mots présentés verticalement, un avantage du champ visuel en fonction de la dominance hémisphérique, et donc un avantage du CVG aussi prononcé chez les sujets ayant une dominance HD pour le langage.

Etant donné le nombre limité d'individus dominants HD (N=4), nous avons testé un nombre égal de sujets dominants HG typiques, et nous avons réalisé une approche

psychophysique (576 essais par sujet pour la condition horizontale) dans cette étude. Les ajustements gaussiens nous ont en outre permis d'améliorer les analyses des données.

IV.2. Matériel et méthodes

IV.2.1. Participants

Huit sujets sains âgés de 20 à 29 ans (âge moyen = 23,8 ans) ont participé à cette expérience. Tous les sujets ont précédemment participé à l'expérience en IRMf (Chapitre III). Parmi eux, quatre sujets (trois gauchers et un droitier selon le test de latéralité manuelle d'Edinburgh; Oldfield, 1971) ont été identifiés comme dominants HG typiques pour la génération de mots (index de latéralisation lors de la génération des mots = 0,75 ; 0,81 ; 0,83 et 0,97). Les quatre autres sujets (deux gauchers et deux droitiers) avaient une dominance HD atypique (index de latéralisation lors de la génération de mots = -0,75 ; -0,80 ; -0,89 ; et -0,94). Tous les sujets étaient de langue maternelle française et ont un niveau éducationnel de plus de 13 ans. Tous avaient une vision normale ou corrigée (lentilles). Aucun d'entre eux ne présentait d'antécédent neurologique ou psychiatrique.

IV.2.2. Stimuli et procédure

Cette étude psychophysique comprend deux tâches d'identification de mots. Dans la première, tous les stimuli mots sont présentés au format horizontal, et dans la deuxième, les stimuli mots sont présentés au format vertical.

IV.2.2.1. Identification des mots horizontaux

Stimuli

Les stimuli expérimentaux étaient composés de quatre listes de 72 mots écrits en minuscules. Tous les mots étaient des noms dont la longueur varie entre 4 et 6 lettres (en proportions égales dans les quatre listes). Les quatre listes de mots étaient appariées sur plusieurs variables lexicales: la fréquence d'occurrence (entre 0,1 – 301,8/million selon le corpus de livres; moyenne = 33,2/million; pas de différence significative parmi groupes : $F(3,284)=0,023$; $p>0,99$), le nombre de syllabes (entre 1 et 3 ; moyen = 1,63 ; pas de différence significative parmi groupes : $F(3,284)=0,301$, $p=0,82$) et la taille du voisinage orthographique N (entre 0 et 4 ; moyenne = 2,09 ; pas de différence significative parmi groupes $F(3,284)=0,016$; $p>0,99$) (Lexique3; <http://www.lexique.org>; New et al., 2006) Les stimuli étaient présentés une fois dans le CVG et une fois dans le CVD, au total, 576 stimuli mots étaient donc présentés à chaque sujet.

Procédure

Les sujets étaient confortablement assis à une distance de 60 cm de l'écran de 19 pouces (résolution de 1280*1024). On leur demandait de poser leur menton sur un support préfixé devant l'écran et de fixer leur regard sur la croix de fixation au milieu de l'écran pendant l'affichage bref d'un mot (100 ms). Au début de chaque essai, une croix de fixation était affichée en position centrale sur l'écran, après 500 millisecondes, un mot était présenté (aligné centralement) dans une de ces 8 positions variant horizontalement sur l'écran: $\pm 2,75^\circ$, $\pm 2,00^\circ$, $\pm 1,25^\circ$ and $\pm 0,50^\circ$, pendant 100 ms (en minuscules ; font Courier New, 12

points ; chaque lettre occupe $0,4^\circ$). La croix de fixation restait affichée en position centrale au cours de la tâche. Pour chaque participant, chaque groupe (de mots) était présenté sur la même position d'excentricité dans le CVG et dans le CVD. Pour les quatre sujets typiques ainsi que pour les quatre sujets atypiques, un design du carré latin a été appliqué, donc un même groupe (de mots) était présenté dans les différentes positions pour les différents participants (Tableau IV.1). Après 100 millisecondes, un point d'exclamation apparaissait incitant le sujet à identifier (i.e. taper sur le clavier) le mot. L'essai finissait lorsque le sujet appuyait sur la touche « entrée ».

Excentricité Sujet	$-2,75^\circ$	$-2,00^\circ$	$-1,25^\circ$	$-0,50^\circ$	$0,50^\circ$	$1,25^\circ$	$2,00^\circ$	$2,75^\circ$
T2	1	2	3	4	4	3	2	1
T3	2	3	4	1	1	4	3	2
T4	3	4	1	2	2	1	4	3
T9	4	1	2	3	3	2	1	4
A1	1	2	3	4	4	3	2	1
A2	2	3	4	1	1	4	3	2
A4	3	4	1	2	2	1	4	3
A5	4	1	2	3	3	2	1	4

Tableau IV.1

IV.2.2.2. Identification des mots verticaux

Stimuli

Dans cette tâche, les stimuli expérimentaux étaient composés de cinquante mots de cinq lettres (d'une ou deux syllabes ; fréquence entre 10,1 et 179,3 et moyenne=47,2/ million ; la taille du voisinage orthographique entre 0 et 4 et moyenne=1,8). Les stimuli étaient présentés une fois dans le CVG et une fois dans le CVD.

Procédure

La procédure était légèrement modifiée par rapport à celle dans la première tâche. Au début de chaque essai, une croix de fixation était affichée au centre de l'écran pendant 500 millisecondes, et ensuite un mot était présenté (aligné centralement) dans une de deux positions : $-1,25^\circ$ dans le CVG ou $1,25^\circ$ dans le CVD. Le mot était présenté verticalement pendant 150 ms, avec ses lettres composantes vers le haut comme dans l'expérience d'IRMf (voir chapitre III). Puis, le mot disparaissait de l'écran et un point d'exclamation apparaissait indiquant au sujet d'identifier le mot. Tous les mots étaient présentés une fois dans le CVG et une fois dans le CVD.

IV.2.3. Analyses des données

Les données ont été collectées pour tous les sujets. Pour chaque sujet et sur chaque position d'excentricité les précisions de réponses ont été calculées. Les indices d'asymétrie (IA) fonctionnels du champ visuel ont été calculés en utilisant la formule :

$$IA = \frac{\text{Précision}_{CVG} - \text{Précision}_{CVD}}{\text{Précision}_{CVG} + \text{Précision}_{CVD}}$$

Plusieurs tests *t* ont été réalisés pour comparer les performances dans le CVG et dans le CVD et les différences entre les deux groupes, comme détaillé ci-dessous. Notons que le test *t* de Student appliqué dans les analyses est un test assez robuste étant donné les tailles limitées des groupes.⁶

Afin de confirmer l'effet de latéralisation cérébrale pour le langage et d'examiner d'autres facteurs potentiels sur l'avantage du champ visuel, nous avons réalisé un ajustement gaussien au niveau individuel. Les données individuelles de précisions de réponses ont été ajustées par la courbe gaussienne pour chaque sujet et pour les mots (présentés horizontalement) de longueurs différentes à l'aide de Matlab (Mathworks Inc., Natick, MA, Etats-Unis ; <http://www.mathworks.com>) et de l'outil Ezyfit (par Frederic Moisy ; <http://www.fast.u-psud.fr/ezyfit/>). Les paramètres caractéristiques des courbes gaussiennes ont été comparés entre les sujets typiques et les sujets atypiques et entre les mots de longueur différente (mots de 4-lettres versus mots de 6-lettres).

Enfin, pour examiner l'effet de la direction de lecture, une comparaison des précisions de réponses entre les mots présentés horizontalement et les mots présentés verticalement a été réalisée. Étant donné que ces derniers étaient uniquement présentés à $\pm 1,25^\circ$, ils ont été comparés avec les mots présentés horizontalement à cette même paire de position. Bien que tous les mots présentés verticalement (50 mots sur chaque position) étaient de 5 lettres, les mots de toutes les longueurs (i.e. 72 mots sur chaque position) ont été inclus pour la condition horizontale étant donné le nombre relativement limité (=24) de mots de 5 lettres.

IV.3. Résultats

IV.3.1. Identification des mots horizontaux

IV.3.1.1. Analyses globales

Une première analyse de groupe pour les quatre sujets ayant une dominance HG typique sur l'ensemble des 576 mots (dont 288 dans le CVG et 288 dans le CVD) a confirmé un avantage du CVD robuste, i.e. la précision des réponses était significativement plus élevée pour les mots présentés dans le CVD que pour les mots présentés dans le CVG ($52,5 \pm 6,8$ % pour les mots présentés dans le CVG vs. $71,8 \pm 6,7$ % pour les mots présentés dans le CVD; Test *t* apparié : $p < 0,001$).

La même analyse a été menée sur les quatre sujets ayant une dominance HD atypique. La précision des réponses ne différait pas significativement entre les mots présentés dans

⁶ Puisque le test *t* (non apparié) suppose l'égalité des variances, ce dernier a été pré-testé à l'aide d'un test de Levene.

le CVG et ceux présentés dans le CVD ($63,3 \pm 4,4$ % pour les mots présentés dans le CVG vs. $66,5 \pm 7,9$ % pour les mots présentés dans le CVD ; Test t apparié : p=ns).

L'indice de l'asymétrie comportementale (IA) a été calculé pour chaque sujet sur l'ensemble des 576 mots. L'asymétrie était significativement différente entre les deux groupes (la moyenne d'IA: $-0,16 \pm 0,02$ % pour les sujets typiques vs. $-0,02 \pm 0,04$ % pour les sujets atypiques ; Test t non apparié : $p < 0,001$). En comparaison les deux groupes, Ce qui est aussi intéressant est que la précision de réponse pour les mots présentés dans le CVG était significativement plus élevée chez les sujets atypiques (HD) que chez les sujets typiques (HG) ($52,5 \pm 6,8$ % pour les sujets typiques vs. $63,3 \pm 4,4$ % pour les sujets atypiques ; Test t non-apparié : $p = 0,04$), tandis que pour les mots présentés dans le CVD la précision de réponse ne différait pas entre les deux groupes ($71,8 \pm 6,7$ % pour les sujets typiques et $66,5 \pm 7,9$ % pour les sujets atypiques ; Test t non-apparié : p=ns).

IV.3.1.2. Données individuelles

Pour chaque sujet, les précisions de réponses ont été calculées séparément pour chacune des huit positions (Tableau IV.2) et les indices d'asymétrie ont été calculés pour chaque paire de positions d'excentricités comme décrit ci-dessus (Tableau IV.3).

Les données des sujets atypiques étaient généralement moins homogènes que celle des sujets typiques : tandis que les quatre sujets typiques ont tous montré un avantage du CVD, seuls deux sujets atypiques ont montré un avantage faible du CVG et les autres deux ont montré un avantage faible du CVD.

Tableau IV.2

Fonction de la région occipito-temporale ventrale dans la reconnaissance des mots écrits

Sujet	Longueur mots	Précision de réponse											
		Horizontal (excentricité)								Hor.(moy.)		Vertical	
		-2,75°	-2,00°	-1,25°	-0,50°	0,50°	1,25°	2,00°	2,75°	CVG	CVD	-1,25°	1,25°
t2	4-lettres	0,21	0,29	0,79	1,00	1,00	0,96	0,79	0,29	0,57	0,76		
	5-lettres	0,38	0,25	0,88	0,92	1,00	0,92	0,67	0,38	0,60	0,74	0,54	0,76
	6-lettres	0,00	0,25	0,58	0,88	1,00	0,96	0,67	0,25	0,43	0,72		
	moyenne	0,19	0,26	0,75	0,93	1,00	0,94	0,71	0,31	0,53	0,74		
t3	4-lettres	0,13	0,42	0,63	1,00	1,00	0,96	0,79	0,50	0,54	0,81		
	5-lettres	0,17	0,58	0,63	1,00	0,92	0,96	0,79	0,38	0,59	0,76	0,22	0,32
	6-lettres	0,17	0,54	0,79	1,00	1,00	0,96	0,67	0,33	0,63	0,74		
	moyenne	0,15	0,51	0,68	1,00	0,97	0,96	0,75	0,40	0,59	0,77		
t4	4-lettres	0,17	0,29	0,67	0,96	1,00	0,75	0,46	0,21	0,52	0,60		
	5-lettres	0,00	0,13	0,50	0,88	1,00	0,83	0,38	0,21	0,38	0,60	0,3	0,48
	6-lettres	0,00	0,13	0,46	0,96	1,00	0,88	0,67	0,08	0,39	0,66		
	moyenne	0,06	0,18	0,54	0,93	1,00	0,82	0,50	0,17	0,43	0,62		
t9	4-lettres	0,25	0,50	0,71	1,00	0,96	0,79	0,75	0,38	0,61	0,72		
	5-lettres	0,13	0,63	0,58	0,96	1,00	0,92	0,88	0,38	0,57	0,79	0,26	0,44
	6-lettres	0,00	0,17	0,71	0,92	1,00	0,88	0,67	0,25	0,45	0,70		
	moyenne	0,13	0,43	0,67	0,96	0,99	0,86	0,76	0,33	0,55	0,74		
a1	4-lettres	0,29	0,46	0,83	1,00	1,00	0,79	0,42	0,25	0,65	0,61		
	5-lettres	0,17	0,54	0,63	0,92	1,00	0,67	0,50	0,21	0,56	0,59	0,68	0,5
	6-lettres	0,08	0,25	0,92	1,00	1,00	0,75	0,25	0,04	0,56	0,51		
	moyenne	0,18	0,42	0,79	0,97	1,00	0,74	0,39	0,17	0,59	0,57		
a2	4-lettres	0,38	0,58	1,00	1,00	1,00	1,00	0,79	0,54	0,74	0,83		
	5-lettres	0,29	0,33	0,96	1,00	1,00	1,00	0,58	0,38	0,65	0,74	0,42	0,4
	6-lettres	0,17	0,58	0,92	1,00	1,00	0,96	0,67	0,25	0,67	0,72		
	moyenne	0,28	0,50	0,96	1,00	1,00	0,99	0,68	0,39	0,68	0,76		
a4	4-lettres	0,38	0,54	0,92	1,00	1,00	0,88	0,46	0,46	0,71	0,70		
	5-lettres	0,42	0,33	0,75	1,00	1,00	0,83	0,42	0,33	0,63	0,65	0,58	0,54
	6-lettres	0,13	0,50	0,92	1,00	1,00	0,79	0,50	0,17	0,64	0,61		
	moyenne	0,31	0,46	0,86	1,00	1,00	0,83	0,46	0,32	0,66	0,65		
a5	4-lettres	0,21	0,50	0,83	1,00	1,00	0,88	0,67	0,38	0,64	0,73		
	5-lettres	0,25	0,46	0,71	1,00	1,00	0,83	0,54	0,17	0,60	0,64	0,36	0,52
	6-lettres	0,17	0,29	0,83	0,96	1,00	0,88	0,50	0,33	0,56	0,68		
	moyenne	0,21	0,42	0,79	0,99	1,00	0,86	0,57	0,29	0,60	0,68		

Tableau IV.3

Sujet	LI frontal (IRMf)	Longueur de mots	IA (horizontal)					Tous	IA (vertical) $\pm 1,25^\circ$
			$\pm 2,75^\circ$	$\pm 2,00^\circ$	$\pm 1,25^\circ$	$\pm 0,50^\circ$			
t2	0,75	4-lettres	-0,17	-0,46	-0,10	0,00	-0,14		
		5-lettres	0,00	-0,45	-0,02	-0,04	-0,10		
		6-lettres	-1,00	-0,45	-0,24	-0,07	-0,25		
		<i>moyenne</i>	-0,22	-0,46	-0,11	-0,04	-0,16	-0,17	
t3	0,81	4-lettres	-0,60	-0,31	-0,21	0,00	-0,20		
		5-lettres	-0,38	-0,15	-0,21	0,04	-0,12		
		6-lettres	-0,33	-0,10	-0,10	0,00	-0,08		
		<i>moyenne</i>	-0,45	-0,19	-0,17	0,01	-0,14	-0,19	
t4	0,83	4-lettres	-0,11	-0,22	-0,06	-0,02	-0,07		
		5-lettres	-1,00	-0,50	-0,25	-0,07	-0,23		
		6-lettres	-1,00	-0,68	-0,31	-0,02	-0,26		
		<i>moyenne</i>	-0,50	-0,47	-0,20	-0,04	-0,19	-0,23	
t9	0,97	4-lettres	-0,20	-0,20	-0,06	0,02	-0,08		
		5-lettres	-0,50	-0,17	-0,22	-0,02	-0,16		
		6-lettres	-1,00	-0,60	-0,11	-0,04	-0,22		
		<i>moyenne</i>	-0,45	-0,28	-0,13	-0,01	-0,15	-0,26	
a1	-0,94	4-lettres	0,08	0,05	0,03	0,00	0,02		
		5-lettres	-0,11	0,04	-0,03	-0,04	-0,03		
		6-lettres	0,33	0,00	0,10	0,00	0,05		
		<i>moyenne</i>	0,04	0,03	0,04	-0,01	0,01	0,15	
a2	-0,89	4-lettres	-0,18	-0,15	0,00	0,00	-0,06		
		5-lettres	-0,13	-0,27	-0,02	0,00	-0,07		
		6-lettres	-0,20	-0,07	-0,02	0,00	-0,04		
		<i>moyenne</i>	-0,17	-0,15	-0,01	0,00	-0,06	0,02	
a4	-0,80	4-lettres	-0,10	0,08	0,02	0,00	0,01		
		5-lettres	0,11	-0,11	-0,05	0,00	-0,02		
		6-lettres	-0,14	0,00	0,07	0,00	0,02		
		<i>moyenne</i>	-0,02	0,00	0,02	0,00	0,00	0,04	
a5	-0,75	4-lettres	-0,29	-0,14	-0,02	0,00	-0,07		
		5-lettres	0,20	-0,08	-0,08	0,00	-0,03		
		6-lettres	-0,33	-0,26	-0,02	-0,02	-0,09		
		<i>moyenne</i>	-0,17	-0,15	-0,04	-0,01	-0,06	-0,18	

IV.3.2. Identification des mots verticaux

Une analyse par sujet (voir Tableaux IV.2 et IV.3) a confirmé un avantage du CVD robuste (mesuré par la précision des réponses) chez les quatre sujets typiques pour les mots présentés verticalement comme pour les mots présentés horizontalement : la précision des réponses était significativement plus élevée pour les mots présentés verticalement dans le CVD que pour les mots présentés dans le CVG ($33,0 \pm 14,4\%$ pour les mots présentés dans le CVG vs. $50,0 \pm 18,6\%$ pour les mots présentés dans le CVD; Test t apparié : $p < 0,01$).

Pour les quatre sujets atypiques, la même analyse a montré que les précisions des réponses ne différaient pas significativement entre les mots présentés verticalement dans le CVG et ceux dans le CVD ($51,0 \pm 14,7\%$ pour les mots présentés verticalement dans le CVG vs. $49,0 \pm 6,2\%$ pour les mots présentés dans le CVD ; Test t apparié : $p = ns$).

Pour les mots présentés verticalement, l'asymétrie était marginalement significativement différente entre les deux groupes comme pour les mots présentés horizontalement (la moyenne d'IA: $-0,21 \pm 0,04$ % pour les sujets typiques vs. $0,01 \pm 0,14$ % pour les sujets atypiques ; Test t non apparié: $p=0,05$). Pourtant, la précision de réponses ne différait pas entre les deux groupes ni pour les mots présentés verticalement dans le CVG ni pour les mots présentés verticalement dans le CVD (CVG : $33,0 \pm 14,4$ % pour les sujets typiques vs. $51,0 \pm 14,7$ % pour les sujets atypiques, Test t non-apparié : $p=ns$; CVD : $50,0 \pm 18,6$ % pour les sujets typiques et $49,0 \pm 6,2$ % pour les sujets atypiques, Test t non-apparié : $p=ns$).

IV.3.3. Ajustements gaussiens : les effets de la latéralisation hémisphérique

Pour chaque sujet, les ajustements gaussiens ont été réalisés pour la précision de réponse comme fonction d'excentricité, séparément pour les mots de différentes longueurs (Figure IV.1). L'expression mathématique de la fonction gaussienne est :

Fonction gaussienne :

$$f(x) = ae^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}$$

Le paramètre μ correspond à la valeur de x pour laquelle la courbe atteint son maximum (maximum = a), et le paramètre σ caractérise la largeur de la cloche Gaussienne. L'ajustement n'a été fait que pour les mots présentés horizontalement étant donné les données (positions) limitées dans la condition verticale.

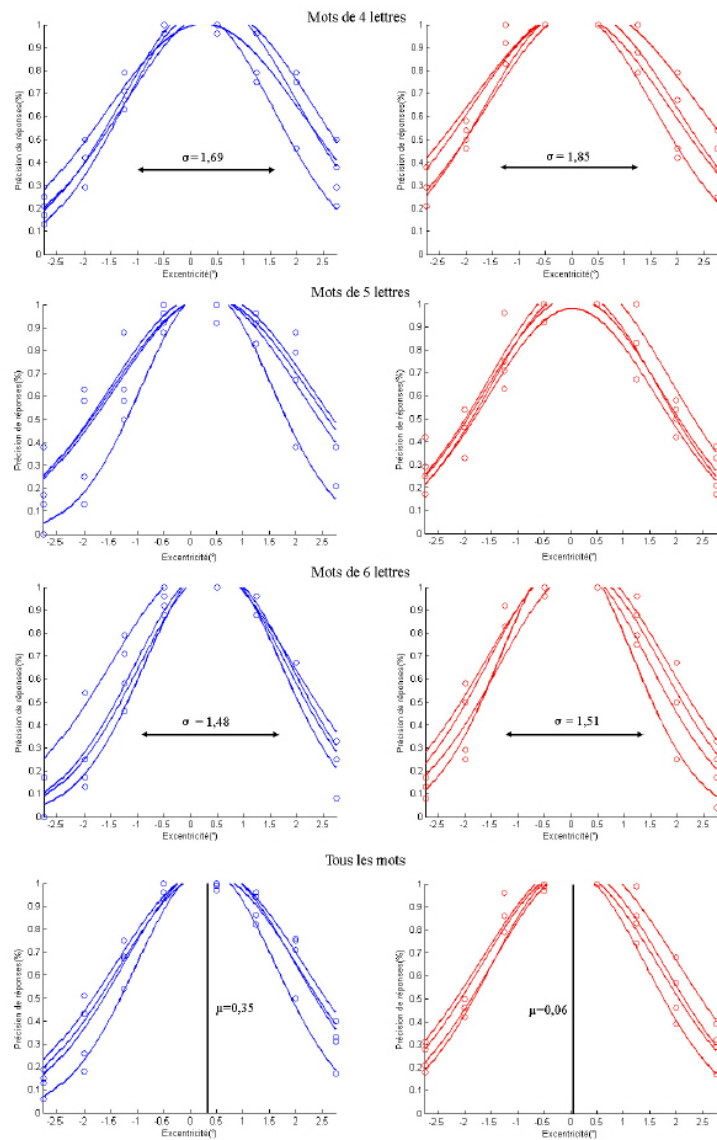


Figure IV.1

Tableau IV.4

Sujet typique	Longueur de mots	a	μ	σ	r	Sujet atypique	Longueur de mots	a	μ	σ	r
t2	4-lettres	1,10	0,35	1,65	0,96	a1	4-lettres	1,06	-0,05	1,60	0,99
	5-lettres	1,04	0,27	1,80	0,93		5-lettres	0,98	0,04	1,60	0,98
	6-lettres	1,07	0,47	1,45	0,99		6-lettres	1,15	-0,08	1,25	0,97
	Tous	1,07	0,37	1,62	0,98		Tous	1,06	-0,03	1,46	1,00
t3	4-lettres	1,07	0,52	1,79	0,98	a2	4-lettres	1,09	0,22	2,14	0,96
	5-lettres	1,03	0,37	1,87	0,95		5-lettres	1,11	0,17	1,71	0,95
	6-lettres	1,09	0,21	1,73	0,98		6-lettres	1,12	0,09	1,71	0,96
	Tous	1,06	0,36	1,79	0,98		Tous	1,10	0,15	1,84	0,97
t4	4-lettres	1,04	0,13	1,43	1,00	a4	4-lettres	1,05	-0,03	1,88	0,96
	5-lettres	1,06	0,32	1,24	0,99		5-lettres	1,03	0,05	1,66	0,95
	6-lettres	1,10	0,42	1,29	0,97		6-lettres	1,10	-0,05	1,53	0,98
	Tous	1,06	0,30	1,32	0,99		Tous	1,06	-0,01	1,68	0,99
t9	4-lettres	1,00	0,24	1,88	0,97	a5	4-lettres	1,06	0,18	1,78	0,99
	5-lettres	1,04	0,44	1,87	0,92		5-lettres	1,06	0,07	1,58	0,99
	6-lettres	1,08	0,38	1,45	0,97		6-lettres	1,07	0,18	1,56	0,98
	Tous	1,04	0,35	1,70	0,98		Tous	1,06	0,14	1,63	1,00

Les courbes d'avantage du champ visuel ont révélé un décalage à droite pour les sujets typiques ($\mu=0,35\pm 0,03$, différant significativement de 0, $p<0,01$) mais pas de décalage significatif pour les sujets atypiques ($\mu=0,06\pm 0,10$, $p=ns$). La position centrale de la courbe (i.e. l'excentricité optimale pour présenter les mots qui donne une meilleure précision de réponses) différait aussi significativement entre les deux groupes ($p<0,01$).

Par ailleurs, bien que des données manquent encore pour faire une analyse plus précise, une comparaison entre les paramètres de courbe pour les mots de 4 lettres et les mots de 6 lettres a suggéré essentiellement qu'il y avait un effet de longueur des mots sur le paramètre σ de courbe (typiques : mots de 4 lettres $\sigma=1,69\pm 0,19$; mots de 6 lettres $\sigma=1,48\pm 0,19$; $p=0,08$ proche de la significativité; atypiques : mots de 4 lettres $\sigma=1,85\pm 0,23$; mots de 6 lettres $\sigma=1,51\pm 0,19$; $p<0,01$) mais pas sur le paramètre μ ($p=ns$; $p=ns$). Autrement dit, la précision de réponses diminuait plus vite pour les mots longs que pour les mots courts quand les mots étaient éloignés de l'excentricité optimale (i.e. excentricité= μ).

IV.3.4. Verticale vs. Horizontale : les effets (potentielle) de la direction de lecture

Afin d'examiner les effets de la direction de lecture, nous avons comparé les résultats pour les mots présentés horizontalement (tous les mots présentés sur $\pm 1,25^\circ$) et les résultats pour les mots présentés verticalement (ces mots étaient seulement présentés $\pm 1,25^\circ$). La précision de réponse était généralement plus élevée pour les mots présentés horizontalement que pour les mots présentés verticalement, même si la durée d'affichage des mots verticaux (150 ms) était plus longue que la durée d'affichage des mots horizontaux (100 ms). L'asymétrie ne différait pas significativement entre les mots présentés horizontalement et les mots présentés verticalement, ni pour les sujets typiques ($p=0,09$ proche de la significativité) ni pour les sujets atypiques ($p=ns$).

IV.4. Discussion

L'objectif de cette étude était d'examiner le rapport entre la latéralisation cérébrale du langage et l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture. Dans ce but, nous avons mesuré l'identification des mots avec des excentricités différentes dans les deux champs visuels chez des participants dominants hémisphériques gauches typiques et dominants hémisphériques droits atypiques. Cela répond à deux questions : s'il existe un effet de la latéralisation cérébrale sur l'asymétrie du champ visuel dans la lecture ; et s'il est le seul effet qui décide de l'asymétrie du champ visuel dans la lecture. Pour la deuxième question, nous avons par ailleurs examiné les effets potentiels de la direction de lecture en manipulant le format d'affichage des mots (en vertical).

L'effet de dominance hémisphérique pour le langage

Une analyse sur l'ensemble des mots ainsi qu'une analyse basée sur les ajustements gaussiens a montré un effet significatif de la dominance cérébrale sur l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture. Pourtant, les participants avec la dominance cérébrale inversée pour le langage ont montré un pattern non inversé, bien que différent, d'asymétrie du champ visuel. Tandis que les participants dominants HG typiques ont montré un avantage clair du CVD, l'asymétrie du champ visuel était moins claire pour les participants dominants HD atypiques. Deux des quatre participants atypiques ont montré un léger avantage du CVG et les deux autres ont montré un avantage du CVD bien que réduit par rapport aux participants typiques. Si l'effet de dominance hémisphérique est le seul facteur permettant de décider de l'asymétrie du champ visuel dans la lecture, nous devrions observer un avantage de CVG pour les participants dominants HD atypiques ; au contraire, bien que nos données dans cette étude aient montré un effet de dominance hémisphérique, elles suggèrent aussi l'existence d'autres facteurs que la dominance cérébrale.

Par ailleurs, un effet de la longueur des mots a été observé également pour les deux populations sur la forme de la courbe gaussienne: pour les mots plus longs, la forme de la courbe était plus étroite ou autrement dit la précision de réponses diminuait plus vite quand les mots étaient éloignés de l'excentricité optimale (μ) ; pour les mots plus courts, la forme était plus large, i.e. la précision de réponses diminuait moins vite quand les mots étaient éloignés de l'excentricité optimale. Pourtant, la longueur des mots n'avait pas d'effet sur l'excentricité optimale.

Un pattern de résultat similaire concernant l'effet de dominance cérébrale a également été observé dans une étude précédente utilisant le même protocole ; l'évaluation de la dominance hémisphérique était néanmoins identifiée de manière indirecte par une tâche d'écoute dichotique, cette dernière rendant l'explication des résultats complexe (Nazir & Michal, non publié).

Nos résultats, basés sur l'évaluation directe et précise de latéralisation hémisphérique du langage en IRMf, supportent plus clairement l'existence d'autres facteurs que la dominance cérébrale qui joueraient un rôle dans l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel lors de la lecture. Alors qui pourrait être le deuxième candidat ?

Autres facteurs que la dominance hémisphérique

Autres candidats principaux ont été proposés pour rendre compte de l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel (pour une revue voir Brysbaert et al., 1996): les propriétés langagières d'un mot, la direction de lecture et le biais attentionnel ; autrement dit, les effets liés à un système d'écriture spécifique et le biais attentionnel dont on connaît encore peu

le mécanisme. Nous examinerons les deux premiers candidats proposés (i.e. les effets liés à un système d'écriture spécifique) en manipulant le format de présentation des mots. Quand les mots sont présentés verticalement, ceci devrait éliminer l'effet (potentiel) de la direction de lecture ainsi que l'effet (potentiel) de morphologie sur l'asymétrie du champ visuel dans la lecture, si toutefois ils existent. Cependant, nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de cette manipulation. Une asymétrie similaire a été observée pour les mots présentés verticalement comme horizontalement, ce qui n'est pas en faveur des hypothèses de « propriétés langagières » ou de « la direction de lecture ».

Il est possible que ces résultats soient limités au niveau de la puissance statistique sur $N=4$. Néanmoins, une autre possibilité serait qu'ils soient en faveur de l'hypothèse d'« attention ». Particulièrement, des études récentes ont montré qu'il existe une interaction entre la direction de lecture et la cognition spatiale même en absence de stimuli orthographiques (Kazandjian et al., 2009). En comparant des lecteurs natifs de l'anglais, de l'hébreu ou bilingues ayant les yeux bandés dans une tâche d'« indiquer tout-droit » avec une direction de balayage de gauche à droite ou de droite à gauche pour approcher une ligne médiane sagittale subjective, Kazandjian et al. ont montré que les lecteurs ayant des systèmes d'écriture différents avaient un biais spatial différent dans le balayage. Ces résultats suggèrent un effet plus étendu de la direction de lecture sur d'autres fonctions cognitives, et donc, les effets de la direction de lecture ne peuvent pas être complètement éliminés même en présentant les mots verticalement, probablement en raison d'un effet indirect via le biais d'attention spatiale.

Par ailleurs, tandis que les mots présentés dans un format non familier (e.g. MiXed) et les mêmes mots présentés dans un format familier (normal) partagent les informations phonologiques et sémantiques, ils diffèrent au niveau du traitement visuel et les études précédentes ont montré pour les mots dans un format MiXeD que l'avantage du CVD était réduit (Deason and Marsolek, 2005). Cela pourrait rendre complexe à expliquer nos résultats concernant la manipulation de format d'affichage : tandis que cette manipulation reflète les effets liés à un système d'écriture spécifique, il implique probablement aussi un effet au niveau du traitement visuel, bien que ce dernier soit probablement aussi lié à l'attention visuo-spatiale (voir discussion générale). A cet égard, des études futures concernant les systèmes d'écriture ayant une direction de lecture inversée pourraient mieux clarifier ce point.

Avantage du champ visuel et courbe gaussienne

D'après Brysbaert et al. (1996), l'avantage du champ visuel ainsi que l'effet de la position optimale du regard d'un mot (OVP) font partie d'une courbe d'OVP plus étendue qui a la forme d'une distribution gaussienne mais déplacée à gauche au centre du stimulus mot. En accord avec cette proposition, nos résultats ont montré que la forme d'une courbe gaussienne est ajustée parfaitement aux données portant sur l'avantage du champ visuel (Tous $r>0,95$). Au niveau méthodologique, l'ajustement gaussien est une méthode largement appliquée dans des domaines de recherche différents. Il est plus robuste que les méthodes traditionnelles au niveau des artefacts ou des données « outliers », et l'implication de cette méthode nous permet de rendre compte de l'ensemble des données. Bien que cet ajustement fournisse des informations cohérentes avec celles obtenues par une analyse simple, il donne davantage d'informations sur une vue intégrée pour les mêmes données.

Enfin, les études futures pourraient probablement aider à clarifier l'avantage du CVG en examinant les performances de lecteurs possédant des systèmes d'écritures différents (de gauche à droite versus de droite à gauche ; cela serait aussi lié à des biais attentionnels

différents selon Kazandjian et al., 2009) et des dominances hémisphériques inversées pour le langage.

Chapitre V. Discussion générale

La lecture est l'un des miracles de notre cerveau ; pourtant, le mécanisme de lecture, même limité au niveau de la lecture de mots, reste discuté. Sur la base des connaissances théoriques issues de la psycholinguistique et de la psychoneurolinguistique, ce travail de thèse s'est focalisé sur la fonction de la région OTv dans la lecture de mots visuels.

Tandis que certains chercheurs proposent que l'activité de cette région reflète une expertise perceptuelle en lecture (McCandliss et al., 2003 ; Dehaene et al., 2005 ; Cohen et al., 2000 ; 2008), pour d'autres elle sert plutôt d'interface entre l'entrée visuelle et le réseau langagier (Hillis et al., 2005 ; Vigneau et al., 2005). L'intérêt de cette région repose également sur le fait qu'elle (ou des régions adjacentes) pourrait avoir un rôle dans la reconnaissance d'une variété de stimuli visuels.

Ce travail avait trois objectifs principaux. D'abord, une comparaison entre des individus ayant une dominance cérébrale inversée pour le langage nous a permis d'apporter des indications quant à l'origine de la latéralisation fonctionnelle de la région OTv lors du traitement visuel des mots et son rapport avec la latéralisation du cortex frontal sous-tendant le langage. Ensuite, une manipulation de format d'affichage des mots nous a permis d'étudier la fonction de la région OTv dans la lecture de mots et particulièrement son rapport avec l'expertise perceptuelle en lecture. Enfin, en travaillant toujours avec les deux populations à dominance hémisphérique en miroir, nous avons tenté de clarifier les effets de la latéralisation hémisphérique du langage sur l'avantage du (demi-)champ visuel lors de la lecture.

Dans la suite, nous présenterons une synthèse et une discussion des données recueillies, ainsi que les perspectives offertes pour les études futures.

V.1. La latéralisation d'activité OTv lors de la lecture et la latéralisation frontale du langage

En comparant les individus avec la dominance HG typique et la dominance HD atypique pour la production du langage, nos résultats en potentiels évoqués et nos résultats en IRMf étaient cohérents en montrant que l'activité de la région OTv pendant la lecture de mots est latéralisée dans le même hémisphère que les structures antérieures sous-tendant la production du langage. Cela suggérerait que la latéralité fonctionnelle de cette région lors de la lecture de mots soit une fonction de l'interaction avec d'autres structures sous-tendant le traitement des mots (Vigneau et al., 2005 ; Hillis et al., 2005) et ne dérive pas simplement de l'asymétrie hémisphérique du processus visuel du bas niveau (Cohen et al., 2000 ; Dehaene et al., 2005).

La nécessité de relier les informations orthographiques aux informations lexicales et/ou phonologiques pourrait rendre compte de la latéralisation de l'activité OTv dans l'hémisphère dominant pour la production du langage. Un tel lien est probablement établi

précocement lors de l'apprentissage de la lecture et serait activé automatiquement lorsqu'on lit.

Bien que cette corrélation entre la latéralisation de l'activité OTv lors de la lecture et la latéralisation fonctionnelle des régions langagières frontales du langage soit assez cohérente chez les individus typiques, nous avons observé chez l'un des cinq participants dominants HD atypiques une dissociation entre la latéralisation de ces deux régions. Il est également intéressant de constater que les coordonnées du pic d'activité OTv (droit) d'autres participants atypiques étaient aussi plus variables que pour les participants typiques.

Une récente étude de (Lee et al., 2008) sur un grand nombre de patients épileptiques chroniques a montré qu'il existe peu de patients montrant une dissociation de dominance hémisphérique entre les fonctions langagières. En utilisant le test de Wada, ils ont examiné l'hémisphère dominant pour la production et la compréhension du langage, et le résultat a permis de distinguer 4 patients sur 490 qui manifestaient une telle dissociation de dominance hémisphérique entre ces deux fonctions. Cette dissociation, par ailleurs, n'est pas nécessairement liée à l'épilepsie. Elle a aussi été rapportée chez l'homme sain, mais très rarement. Le seul cas connu à ce jour et à notre connaissance est celui décrit par (Jansen et al., 2006a) d'un jeune homme sain de 26 ans, droitier sans antécédent neurologique ou psychiatrique. Chez ce sujet, l'activation de l'aire de Broca était typiquement observée dans l'HG, tandis que l'aire de Wernicke était latéralisée dans l'HD lors d'une tâche de fluence verbale.

Nos résultats, combinés à ceux d'études précédentes, semblent indiquer une plasticité neuronale dans notre cerveau. Une explication possible serait que malgré une liaison fonctionnelle entre les régions langagières antérieures et la région OTv dans l'hémisphère dominant indépendamment de sa latéralisation, une différence (probable) d'asymétrie anatomique, même légère, puisse moduler la réponse cérébrale tant au niveau des coordonnées que de l'intensité d'activation. Ce point sera discuté dans la section V.3.

V.2. La fonction de la région OTv dans la lecture de mots et son rapport avec l'expertise perceptuelle en lecture

V.2.1. La région OTv et l'expertise perceptuelle en lecture

L'expertise perceptuelle en lecture consiste en un traitement parallèle (des lettres) (Aghababian & Nazir, 2000 ; Bub and Lewine, 1988; Ellis & Young 1988) au niveau des mots (Coltheart et al., 1973, 1991 ; Morton & Patterson, 1980) ou dans un sens plus général, au niveau variable d'unités orthographiques familières plus petites que les mots, telles que des morphèmes ou bigrammes (Warrington and Shallice, 1980 ; Dehaene et al., 2005). Une « région de la forme visuelle des mots » a été proposée dans les modèles psycholinguistiques pour supporter cette expertise perceptuelle en lecture. Bien qu'elle soit discutée, la région OTv gauche a été proposée comme le site anatomique correspondant à cette région (dans les modèles psycholinguistiques) sous-tendant l'expertise perceptuelle en lecture (Dehaene et al., 2005 ; McCandliss et al., 2003 ; Cohen et al., 2008). Ce rapport a

été testé dans notre seconde étude en IRMf en manipulant le format d'affichage des stimuli orthographiques. Dans un format d'affichage vertical, l'expertise perceptuelle devrait être éliminée même dans son sens plus général, parce que toutes les combinaisons de lettres sont non-familiales (i.e. non-apprises) au niveau perceptuel, et ils ne devraient pas activer la région OTv gauche selon Dehaene et al. (2005).

Nos résultats chez les participants dominants typiques ont montré qu'il n'y a pas d'effet de cette manipulation sur l'activité OTv gauche (i.e. l'hémisphère dominant pour le langage), mais un effet prononcé sur l'activité OTv droite (hémisphère non-dominant). Par ailleurs, la région IFG gauche pars opercularis, qui est supposée être impliquée dans la conversion graphèmes-phonèmes (Fiebach et al., 2002 ; Jobard et al., 2003), était recrutée uniquement pour la lecture de mots présentés verticalement. La région pariétale postérieure gauche était aussi recrutée pour la lecture de mots présentés verticalement, bien que cette activité n'ait pas passé le seuil significatif en comparaison avec l'activité pour les mots présentés horizontalement (discuté dans la section V.2.3).

En accord avec une étude sur le développement de la lecture chez les enfants (Turkeltaub et al., 2003), nous proposons une relation négative entre l'activité OTv droite (i.e. dans l'hémisphère non-dominant pour le langage) et l'expertise perceptuelle en lecture. Par ailleurs, cette activité OTv dans l'hémisphère non-dominant était comparable entre les stimuli mots et damiers, ce qui est en faveur de l'hypothèse selon laquelle l'activité OTv droite correspondrait plutôt à un mécanisme général de la reconnaissance visuelle (Turkeltaub et al., 2003). Combinés aux résultats portant sur la latéralisation, discutés dans la section V.1, les résultats de notre seconde étude, suggèrent donc que l'activité OTv, lors de la lecture de mots, résulte d'une intégration d'un mécanisme général de la reconnaissance de la forme (non latéralisé) avec les processus langagiers antérieurs latéralisés (à gauche).

Comme mentionné ci-dessus, l'activité OTv gauche (i.e. dans l'hémisphère dominant) ne reflète pas elle-même l'expertise perceptuelle en lecture mais reflète plutôt l'implication d'un réseau langagier dans la reconnaissance des mots. L'expertise perceptuelle en lecture reposerait probablement sur un désengagement de la région OTv droite (plutôt que sur une spécialisation de la région OTv gauche) et des ajustements/désengagements d'autres régions appartenant au réseau cérébral de la lecture, telles que la région IFG gauche et la région pariétale (ce dernier point sera discuté dans la section V.2.3). Le désengagement (ou plus exactement, l'activité réduite) de certaines régions cérébrales est supposé être associé à l'entraînement/apprentissage sur les processus reliés (e.g. Eriksson et al., 2008).

V.2.2. Mots et lettres isolées

Une étape critique lors de la lecture de mots est l'identification des lettres. Si l'identification de mots est dépendante d'une communication avec les régions langagières antérieures, l'identification des lettres s'est probablement développée de manière « feed-forward » : il serait en effet moins coûteux de résoudre les variances de forme pour seulement 26 lettres que pour des dizaines de milliers de mots (Grainger et al., 2008). Malgré les premières théories sur le traitement des lettres proposées depuis plus d'un demi-siècle et de nombreuses études à ce sujet, les mécanismes cérébraux de la reconnaissance de lettres n'ont été révélés que très récemment (pour une revue voir Grainger et al., 2008). Tandis que ces études récentes ont proposé qu'il existe dans le cerveau une région spécifique au traitement des lettres (James et al., 2005; Polk and Farah, 2002; Joseph et al., 2006); voir Figure V.1B), il est pourtant difficile d'expliquer pourquoi cette région est plus antérieure que

la région OTv impliquée dans la lecture des mots (Joseph et al., 2006). Par ailleurs, une région des séquences de consonnes a été proposée, différente de celle des lettres isolées, et située de manière plus postérieure et adjacente à la région pour les mots (James et al., 2005 ; voir Figure V.1).

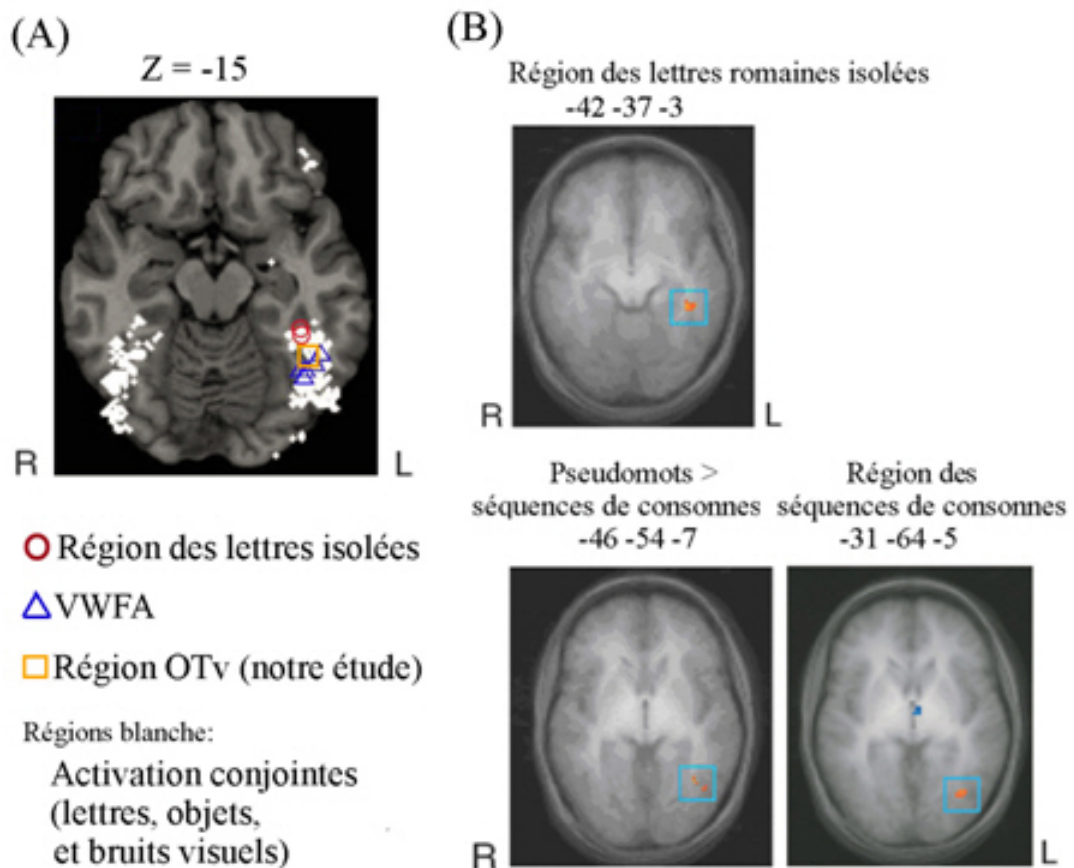


Figure V.1

L'effet de « supériorité du mot » (i.e. une lettre est plus facilement reconnue si elle est contenue dans un mot plutôt que dans un non-mot), qui est constaté dans les études psycholinguistiques (McClelland, 1979), indique qu'il existe probablement une interaction entre la reconnaissance des mots et des lettres, mais on connaît peu le mécanisme de cette interaction. Une explication possible serait qu'avant que les lettres qui composent un mot soient identifiées, les informations de basse fréquence spatiale seraient déjà projetées dans une région préfrontale, facilitant ainsi la reconnaissance par une « conjecture initiale » comme proposé par Bar et al. (2003, 2006) pour la reconnaissance d'objets. Les études futures permettront d'examiner et de mieux comprendre ce mécanisme potentiel.

V.2.3. L'attention visuo-spatiale

Tandis que nos résultats suggèrent une influence des structures langagières antérieures sur la région OTv lors de la lecture des mots, indépendamment de la familiarité perceptuelle des mots ou des unités orthographiques plus petites, il faut noter que la lecture chez les lecteurs débutants ou la lecture des mots dans un format d'affichage éliminant l'expertise perceptuelle, devrait impliquer une attention visuo-spatiale supplémentaire (Mayall et al.,

2001; Pammer et al., 2006; Cohen et al., 2008). Dans notre seconde étude, une activité dans la région pariétale postérieure gauche a été observée pour les mots présentés verticalement mais pas pour les mots présentés horizontalement, bien que cette activité n'ait pas passé le seuil significatif en comparant les deux conditions.

Des études précédentes ont mis en évidence que l'activation de cette région correspond au traitement attentionnel visuo-spatial dans des tâches variées (Peelen et al., 2004; Pammer et al., 2006), et des lésions dans la même région sont liées à une incapacité à lire les mots dégradés mais pas les mots normaux (Vinckier et al., 2006). L'implication du traitement attentionnel visuo-spatial semble se produire précocement dans la lecture des mots. Combinés aux résultats d'autres études, nos résultats semblent donc suggérer l'implication (obligatoire) d'une attention visuo-spatiale supplémentaire dans la lecture des mots en absence d'expertise perceptuelle; une réduction de cette demande visuo-attentionnelle se déroulerait au fur et à mesure de l'entraînement perceptuel et serait corrélée à l'expertise perceptuelle en lecture.

V.3. Au-delà la région OTv : asymétrie comportementale et base anatomique

V.3.1. Lecture dans un système d'écriture spécifique

Dans la 3^{ème} étude, en comparant des participants ayant une latéralisation cérébrale inversée pour le langage, nous avons mis en évidence un effet significatif de la latéralisation cérébrale sur l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la reconnaissance des mots. Cependant, malgré une différence significative d'asymétrie du champ visuel lors de l'identification des mots entre les deux populations, les participants dominants HD atypiques n'ont pas montré un pattern inversé (avantage du CVG). Ces résultats suggèrent donc l'existence d'autres facteurs que la latéralisation cérébrale dans l'asymétrie du champ visuel dans la lecture; afin de tester cette hypothèse, nous avons examiné les effets liés à la lecture dans un système d'écriture donné en présentant les mots verticalement. Nous n'avons pas observé d'effet significatif de cette manipulation sur l'asymétrie du champ visuel dans l'identification des mots. Il est néanmoins possible que la manipulation de la direction de lecture d'horizontal en vertical n'élimine pas tous les effets liés à un système d'écriture donné, et le biais attentionnel acquis lors de l'apprentissage de lecture lié à un système d'écriture (Kazandjian et al., 2009) pourrait rendre compte de ces effets restants.

Cependant, il faut noter que présenter les mots dans un format non familier, même horizontal tel que MiXeD, réduit l'avantage du CVD probablement en raison de la différence au niveau du traitement visuel (Deason and Marsolek, 2005), ce qui rend complexe à expliquer les effets liés à un système d'écriture spécifique dans nos résultats concernant la manipulation de format d'affichage. A cet égard, des études futures utilisant un design 2x2 (systèmes d'écriture ayant une direction de lecture inversée et latéralisations cérébrales inversées) pourraient probablement fournir des éléments de réponse à cette question..

V.3.2. Lecture dans un certain cerveau (ou un cerveau donnés ?)

Nos résultats préliminaires en IRM anatomique ont montré un point intéressant: tandis que l'asymétrie anatomique caractérisée par les scissures sylviennes ne différait pas entre les deux populations avec les dominances hémisphériques inversées pour le langage, les participants dominants HD pour le langage ont montré des volumes élevés de substance blanche dans le corps calleux antérieur / le cingulum antérieur dans l'HD ainsi que dans le cortex temporal dans les deux hémisphères (Annexe III.2).

Le travail de Rilling et al. (2008), utilisant la méthode de tractographie, a montré, chez les sujets sains, une projection saillante du faisceau arqué vers le lobe temporal, et une connectivité vers le gyrus temporal moyen plus étendue et de plus grande probabilité dans l'HG que l'HD. Selon les auteurs, cette différence entre les deux hémisphères correspond à la latéralisation fonctionnelle lexico-sémantique. Des études sur la dyslexie ont également montré une corrélation entre l'anisotropie au niveau des fibres de la substance blanche sous-jacentes à la conjonction temporo-pariétale gauche et les troubles de la lecture (Beaulieu et al., 2005; Klingberg et al., 2000).

Alors les différences de volume de substance blanche entre les deux populations reflètent-elles une connectivité différente pour les individus avec une dominance hémisphérique HD atypique ? Si oui, étant donné que l'asymétrie anatomique globale du cerveau (caractérisée par les scissures Sylvienes) ne diffère pas entre les deux populations, comment cette différence est-elle dérivée – la connectivité différente est-elle innée et décide-t-elle de la latéralisation fonctionnelle atypique du langage, ou se développe-t-elle comme une conséquence de la latéralisation fonctionnelle atypique ? Dans une première étape, des études futures en tractographie permettront d'examiner la différence (potentielle) de connectivité anatomique entre les deux populations ayant une dominance hémisphérique différente pour le langage, ce qui permettrait également de faire la lumière sur le mécanisme de la latéralisation fonctionnelle elle-même.

V.4. Perspectives

Les résultats recueillis au cours de cette thèse offrent plusieurs perspectives, dont certaines feront l'objet de mon travail de recherche futur. La plupart ont été mentionnées dans cette discussion, et je les résume ci-dessous.

Une perspective principale de ce travail de recherche serait d'approfondir les connaissances sur les mécanismes de la reconnaissance des mots (ainsi que d'autres catégories de stimuli) en comparant une relativement grande population dominante HD atypique avec une population typique. Cela faciliterait la dissociation entre ces latéralisations fonctionnelles et nous permettrait probablement de mieux étudier ces fonctions. Une perspective liée est de déterminer la connectivité fonctionnelle sous-tendant ce mécanisme (et sa latéralisation), ce qui permettrait par ailleurs de faire la lumière sur le mécanisme de la latéralisation fonctionnelle elle-même.

Une étude supplémentaire découlant de ce travail de thèse sera de révéler la liaison entre le désengagement de la région OTv droite (non-dominante) ainsi que d'autres régions telles que la région pariétale postérieure et l'expertise perceptuelle en lecture. Elle consistera à réaliser, chez les mêmes individus, un entraînement de lecture dans le format vertical, ce qui permettra d'établir une expertise perceptuelle dans cette condition. En comparant les activités OTv des mêmes sujets avant et après apprentissage, nous serons ainsi capables de mieux comprendre les liens entre OTv et expertise perceptuelle.

Les études sur la latéralisation chez les poussins (Vallortigara et Rogers, 2005 ; Rogers, 2000 ; voir Chapitre 1.3.2) ont suggéré que la latéralisation fonctionnelle fournisse un avantage lors de la réalisation d'une multitâche puisque les deux hémisphères seraient recrutés différemment. Est-ce le cas également chez l'homme? L'aire fusiforme des visages « FFA » (Kanwisher et al., 1997), par exemple, est plutôt latéralisée dans l'HD et la « VWFA » se situe grossièrement dans la même région en miroir. Chez les participants atypiques, le traitement des visages recruterait donc grossièrement la même région OTv que celle impliquée dans le traitement des mots (e.g. Drane et al., 2008). Néanmoins, il reste à savoir si cette superposition réduit l'efficacité de la reconnaissance des mots et/ou des visages dans un environnement complexe. Une étude future s'attachera à répondre à cette question en examinant les performances de participants atypiques dans une « double » tâche.

Enfin, une perspective de ce travail sera de clarifier les effets liés à un système d'écriture spécifique dans la lecture de mots. Une étude utilisant le design « système d'écriture » (de gauche à droite vs. de droite à gauche) × « dominance cérébrale » (HD vs. HD) contribuera à répondre à cette question ainsi qu'à clarifier l'asymétrie fonctionnelle du champ visuel dans la lecture.

L'étude des mécanismes sous-tendant la lecture constitue encore à l'heure actuelle un domaine de recherche particulièrement actif. Le présent travail de thèse, en combinant des techniques de neuroimagerie complémentaires, a permis de mieux comprendre le rôle de la région OTv dans la reconnaissance visuelle des mots, et plus particulièrement son rôle dans l'expertise perceptuelle en lecture ainsi que ses interactions avec les régions langagières frontales. Nous avons également clarifié les liens unissant latéralisation cérébrale du langage et avantage du champ visuel lors de la lecture des mots. De par ses résultats prometteurs, ce travail offre des perspectives intéressantes pour approfondir notre connaissance des mécanismes de la reconnaissance des mots mais aussi pour comprendre les avantages de la latéralisation cérébrale fonctionnelle chez l'homme.

[Annexes]

Annexe II.1. List des stimuli

A. Liste des noms utilisés au cours de la tâche de génération des verbes

NOMS			
aiguille	clavier	lettre	repas
alarme	clou	lunettes	réponse
avion	contrat	main	résidence
barbe	corde	médecin	sapin
bâton	couteau	montagne	seau
bijou	crayon	musique	seringue
boutique	cuillère	néon	siège
cadavre	dent	nombre	soleil
cadeau	diplôme	oreille	tasse
café	énigme	pain	tente
cartes	époux	papillon	ticket
cendrier	étudiant	parachute	tombe
chaise	film	parapluie	vaisselle
chanson	fleur	photo	véhicule
chat	fusée	piano	vélo
chemin	guerre	piscine	vent
chèque	hache	pistolet	vêtement
chien	hôte	preuve	voeu
cigarette	journal	question	voiture
ciseaux	lampe	radio	volant

B. Liste des stimuli utilisés au cours de la tâche de lecture parafovéale de mots

MOTS		NON-MOTS	
angle	sabre	swfgk	bghjr
arbre	revue	tbbvx	crtrg
avion	lampe	tknmc	cvbnh
bague	masse	trmnb	dwpdk
météo	noble	trvpl	fmytt
aigle	odeur	tvnbr	fpylq
gorge	orage	vbngb	gdfdg
champ	ombre	pwhjk	ghbgg
canne	ordre	zqwvk	gvbnr
copie	genre	nhjpw	gwkxx
délai	peine	dfynk	gxzmq
doigt	phase	xkplj	jhjkw
fouet	linge	jkgnn	jwwrf
écran	phare	cdkck	lpwsd
éveil	pluie	hcnxs	mmlkj
folie	poème	nnskx	nyrwt
front	plage	zklkf	pewvc
glace	rampe	nmpw	pkjnh
grève	suite	dfkwk	pnbvc
herbe	tache	dsxcs	pnmwz
honte	tombe	sjnkd	pytrw
faute	vague	cvyhd	rgfrt
jeudi	vitre	nbdrt	rqztb
jolie	voile	jnnbh	rttyw
jambe	ville	cdfcx	spkrt

Annexe III.1. List des stimuli

Liste des stimuli utilisés au cours de la tâche de décision lexicale

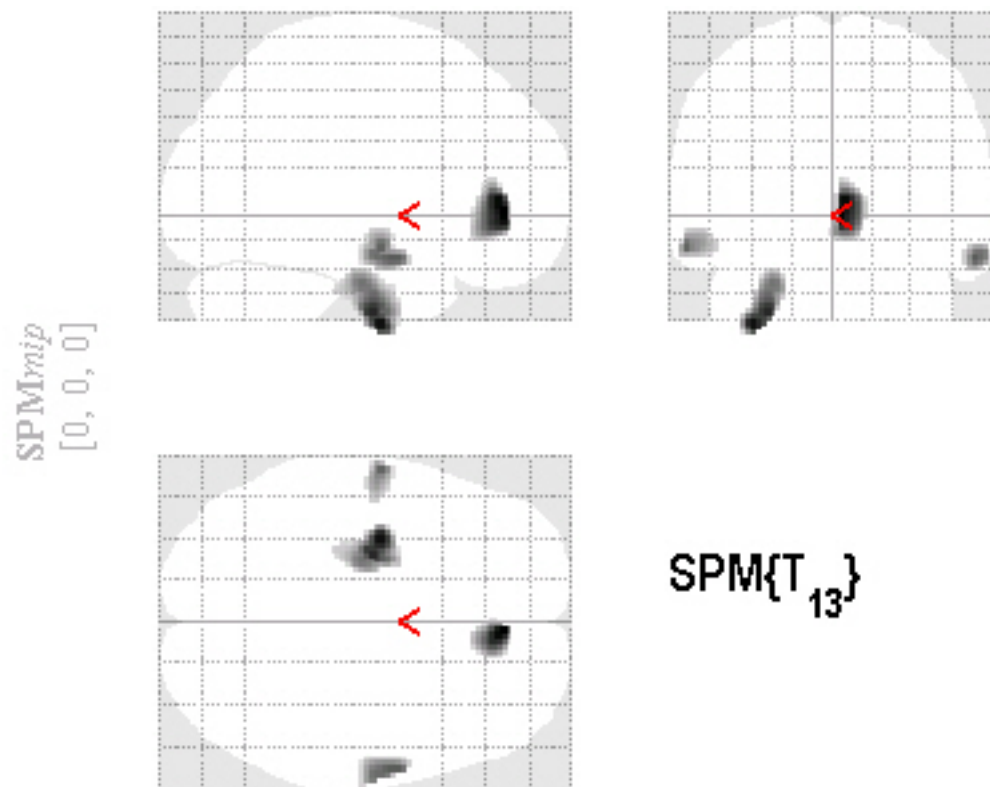
Liste A		Liste B	
MOTS	PSEUDO-MOTS	MOTS	PSEUDO-MOTS
langue	siamint	diamant	larvue
drap	hoisir	loisir	crap
écart	zait	lait	élirt
intérêt	ascle	oncle	antérêt
aigu	apendon	abandon	ougu
spécial	inal	égal	shécual
vigne	laler	léger	rinne
unique	oncier	entier	unipue
nier	aculer	amuser	luer
oiseau	paser	laver	oedeau
prévoir	ruim	faim	brivoir
jouer	treumer	trouver	goyer
bilan	soerd	lourd	beran
soif	menfre	vendre	suif
rigueur	omir	agir	divueur
jardin	tergain	certain	faddin
final	infuyet	inquiet	bical
urbain	sier	tuer	urgoin
pure	gavige	garage	vore
oreille	naracle	miracle	uraille
diriger	tayon	rayon	ciriper
pâte	riie	joie	sute
finir	psige	plage	fisir
suivre	ramiur	rumeur	soigre

Annexe III.2 Résultats préliminaires sur l'asymétrie anatomique

Résultats VBM (voxel-based morphometric) préliminaires

Une analyse VBM a été réalisée pour tous les participants suivant le protocole standard de VBM, les données individuelles étant lissées spatialement par un filtre Gaussien isotopique de 12 mm. Les données ont été comparées par groupe entre les participants typiques (N=10) et les participants atypiques (N=5). Nos résultats préliminaires ont montré qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes au niveau de la substance grise. Au niveau de la substance blanche, les résultats ont montré un volume élevé des substances blanches chez les participants atypiques dans le corps calleux droit / le cingulum antérieur droit et le lobe temporal inférieur gauche ($p < 0,0001$ et $p < 0,05$ corrigé au niveau du cluster) ; et dans les lobes temporaux moyens bilatéraux ($*p < 0,001$ et $k > 100$ voxels).

Substance Blanche : Atypique > Typique



SPMresults: .\Qing\NIFTI EPI\VBM\VBM_WM

Height threshold T = 3.851982 {p<0.001 (unc.)}

Extent threshold k = 100 voxels

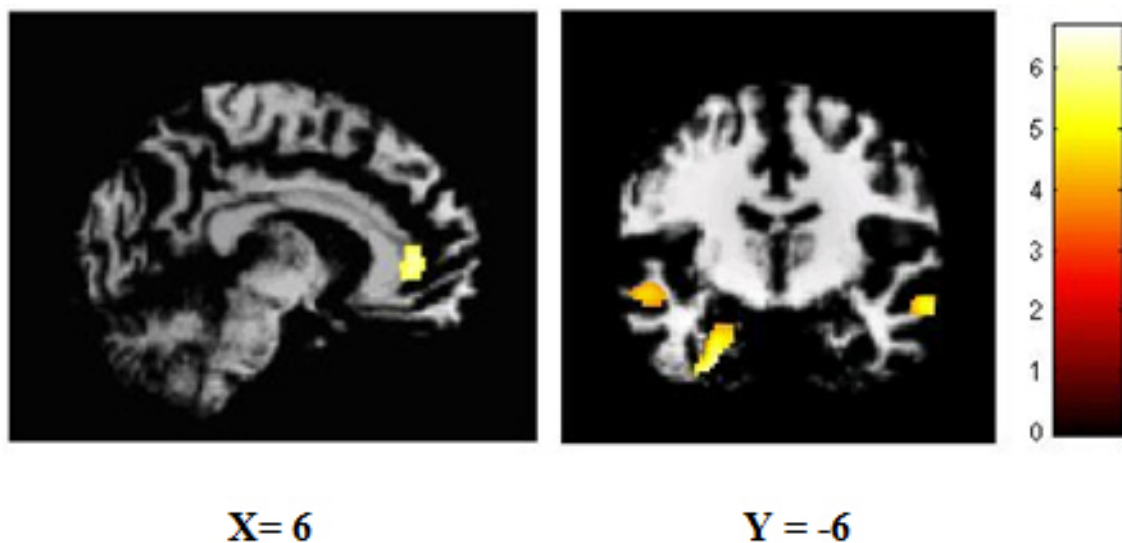
Pics :

-32, -6, -43 Z = 4.24

4, 44, 2 Z = 4.33

60, -2, -16 Z = 3.88

-60, -6, -12 Z = 3.83



Annexe IV.1. List des stimuli

A.1. Design du carré latin utilisé dans la tâche d'identification des mots horizontaux

Excentricité Sujet	-2,75°	-2,00°	-1,25°	-0,50°	0,50°	1,25°	2,00°	2,75°
T2	1	2	3	4	4	3	2	1
T3	2	3	4	1	1	4	3	2
T4	3	4	1	2	2	1	4	3
T9	4	1	2	3	3	2	1	4
A1	1	2	3	4	4	3	2	1
A2	2	3	4	1	1	4	3	2
A4	3	4	1	2	2	1	4	3
A5	4	1	2	3	3	2	1	4

A.2. Liste des stimuli utilisés au cours de la tâche d'identification de mots dans le format horizontal (288 mots)

GROUPE 1			GROUPE 2		
4 lettres	5 lettres	6 lettres	4 lettres	5 lettres	6 lettres
abbé	melon	bouton	abri	furie	canapé
anse	solde	client	août	tueur	cornet
aval	thèse	excuse	banc	valse	goûter
aveu	châle	gorgée	camp	mégot	limite
caïd	gifle	grange	ciel	outil	ménage
chou	phare	montre	duel	répit	mesure
club	pacte	moulin	émoi	asile	navire
drap	béret	notion	étui	culte	parade
elfe	désir	numéro	ogre	noeud	parfum
étau	étape	papier	glas	bombe	poésie
faim	recul	plâtre	guet	motif	prière
gant	harem	préfet	îlot	jaune	racine
juif	wagon	pudeur	foot	osier	régime
jean	sieur	remède	lion	neveu	retour
kilo	échec	remise	noël	villa	rivage
nerf	néant	réveil	oeuf	pouce	sérail
oeil	oubli	risque	onde	index	siècle
peau	écart	salope	pneu	allée	sortie
pull	chute	samedi	quai	enfer	sortir
seau	ennui	sûreté	sève	seuil	touffe
star	santé	tunnel	stop	photo	trafic
trot	chair	verger	pépé	forêt	traité
vélo	oncle	visite	yéti	école	trajet
zèle	hôtel	voyage	zéro	front	vanité

GROUPE 3			GROUPE 4		
4 lettres	5 lettres	6 lettres	4 lettres	5 lettres	6 lettres
abus	sabot	calcul	ange	gelée	baiser
auto	mêlée	chaire	bled	fauve	boucle
bébé	pogne	opposé	chef	dépôt	cafard
cerf	tempe	corvée	clou	engin	défilé
clef	étang	cuiivre	cuir	thème	destin
daim	pacha	double	défi	trêve	lettre
écho	sauce	droite	élan	avion	marche
épée	tribu	niveau	étal	crème	menton
poil	délai	partie	exil	agent	nudité
flux	magie	pensée	juin	voyou	office
hall	chêne	procès	golf	ruban	ordure
idée	piège	puzzle	goût	bible	parole
insu	écran	pyjama	jazz	plomb	perron
jury	deuil	rebord	képi	avant	poison
mémé	océan	salive	néon	accès	pureté
noix	baron	séjour	obus	unité	rangée
film	acier	sommet	prof	texte	regret
porc	lycée	succès	rôti	plume	salade
rhum	métal	temple	slip	récit	savoir
sexe	radio	torche	thon	usage	studio
tact	pitié	trésor	trou	champ	témoin
truc	scène	valeur	tsar	objet	tirage
voeu	année	violon	zone	maman	vision
zinc	genre	voleur	hôte	ordre	whisky

B. Liste des stimuli utilisés au cours de la tâche d'identification de mots dans e format vertical (50 mots)

MOTS									
ordre	objet	plomb	accès	ennui	genre	plume	crème	pouce	seuil
école	outil	radio	usage	désir	bombe	champ	jaune	océan	acier
recul	forêt	sauce	métal	avion	année	délai	index	récit	chute
phare	écart	écran	maman	lycée	thème	wagon	motif	piège	étape
photo	enfer	agent	scène	hôtel	noeud	unité	santé	texte	ruban

Bibliographie

- Aghababian V, Nazir TA (2000) Developing normal reading skills: aspects of the visual processes underlying word recognition. *J Exp Child Psychol* 76:123-150.
- Allor JH, Fuchs D, Mathes PG (2001) Do students with and without lexical retrieval weaknesses respond differently to instruction? *J Learn Disabil* 34:264-275.
- Anderson PL, Meier-Hedde R (2001) Early case reports of dyslexia in the United States and Europe. *J Learn Disabil* 34:9-21.
- Andresen DR, Marsolek CJ (2005) Does a causal relation exist between the functional hemispheric asymmetries of visual processing subsystems? *Brain Cogn* 59:135-144.
- Annett M (1985) *Left, Right, Hand and Brain: the Right Shift Theory*. London: Erlbaum.
- Ans B, Carbonnel S, Valdois S (1998) A connectionist multiple-trace memory model for polysyllabic word reading. *Psychol Rev* 105:678-723.
- Aronov D, Andalman AS, Fee MS (2008) A specialized forebrain circuit for vocal babbling in the juvenile songbird. *Science* 320:630-634.
- Baker CI, Liu J, Wald LL, Kwong KK, Benner T, Kanwisher N (2007) Visual word processing and experiential origins of functional selectivity in human extrastriate cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:9087-9092.
- Bar M (2003) A cortical mechanism for triggering top-down facilitation in visual object recognition. *J Cogn Neurosci* 15:600-609.
- Bar M, Kassam KS, Ghuman AS, Boshyan J, Schmid AM, Dale AM, Hamalainen MS, Marinkovic K, Schacter DL, Rosen BR, Halgren E (2006) Top-down facilitation of visual recognition. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103:449-454.
- Baynes K, Eliassen JC (1997) The Visual Lexicon: Its Access and Organization in Commissurotomy Patients. In: *Right Hemisphere Language Comprehension: Perspectives from Cognitive Neuroscience* (Beeman M, Chiarello C, eds), New York: Erlbaum.
- Beaulieu C, Plewes C, Paulson LA, Roy D, Snook L, Concha L, Phillips L (2005) Imaging brain connectivity in children with diverse reading ability. *Neuroimage* 25:1266-1271.
- Behrmann M, Nelson J, Sekuler EB (1998) Visual complexity in letter-by-letter reading: "pure" alexia is not pure. *Neuropsychologia* 36:1115-1132.
- Ben-Shachar M, Dougherty RF, Deutsch GK, Wandell BA (2007) Differential sensitivity to words and shapes in ventral occipito-temporal cortex. *Cereb Cortex* 17:1604-1611.
- Besner D, Twilley L, McCann RS, Seergobin K (1990) On the association between connectionism and data: Are a few words necessary? *Psychol Rev* 97:432-446.
- Bickerton D (1990) *Language and Species*. Chicago: The University of Chicago Press.

- Binder J (1997) Functional magnetic resonance imaging. Language mapping. *Neurosurg Clin N Am* 8:383-392.
- Binder JR, McKiernan KA, Parsons ME, Westbury CF, Possing ET, Kaufman JN, Buchanan L (2003) Neural correlates of lexical access during visual word recognition. *J Cogn Neurosci* 15:372-393.
- Binder JR, Swanson SJ, Hammeke TA, Morris GL, Mueller WM, Fischer M, Benbadis S, Frost JA, Rao SM, Houghton VM (1996) Determination of language dominance using functional MRI: a comparison with the Wada test. *Neurology* 46: 978-984.
- Bitan T, Burman DD, Lu D, Cone NE, Gitelman DR, Mesulam MM, Booth JR (2006) Weaker top-down modulation from the left inferior frontal gyrus in children. *Neuroimage* 33:991-998.
- Bogen JE, Vogel PJ (1962) Cerebral Commissurotomy in Man: Preliminary Case Report. *Bull Los Angeles Neurol Soc* 27:169-172.
- Boles DB (1998) Relationships among multiple task asymmetries. II. A large-sample factor analysis. *Brain Cogn* 36:268-289.
- Bookheimer S (2002) Functional MRI of language: new approaches to understanding the cortical organization of semantic processing. *Annu Rev Neurosci* 25:151-188.
- Booth JR, Burman DD, Meyer JR, Gitelman DR, Parrish TB, Mesulam MM (2003) Relation between brain activation and lexical performance. *Hum Brain Mapp* 19:155-169.
- Bosse ML, Tainturier MJ, Valdois S (2007) Developmental dyslexia: the visual attention span deficit hypothesis. *Cognition* 104:198-230.
- Boulenger V, Roy AC, Paulignan Y, Deprez V, Jeannerod M, Nazir TA (2006) Cross-talk between language processes and overt motor behavior in the first 200 msec of processing. *J Cogn Neurosci* 18:1607-1615.
- Bradshaw JL, Nettleton NC (1983) *Human cerebral asymmetry*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Brem S, Bucher K, Halder P, Summers P, Dietrich T, Martin E, Brandeis D (2006) Evidence for developmental changes in the visual word processing network beyond adolescence. *Neuroimage* 29:822-837.
- Broca P (1864) Siège de la faculté du langage articulé: deux cas d'aphémie traumatique produite par des lésions de la troisième circonvolution frontale gauche (observation de M. Ange Duval présentées par P. Broca). *Bulletin de la Société d'Anthropologie de Paris* 5213-217.
- Brybaert M, Vitu F, Schroyens W (1996) The right visual field advantage and the optimal viewing position effect: On the relation between foveal and parafoveal word recognition. *Neuropsychology* 10:385-395.
- Bub DN, Arguin M, Lecours AR (1993) Jules Dejerine and his interpretation of pure alexia. *Brain Lang* 45:531-559.
- Bub DN, Lewine J (1988) Different modes of word recognition in the left and right visual fields. *Brain Lang* 33:161-188.

- Buchel C, Price C, Friston K (1998) A multimodal language region in the ventral visual pathway. *Nature* 394:274-277.
- Busey TA, Vanderkolk JR (2005) Behavioral and electrophysiological evidence for configural processing in fingerprint experts. *Vision Res* 45:431-448.
- Calvin WH, Bickerton D (2000) *Lingua ex Machina: Reconciling Darwin and Chomsky with the Human Brain*. MIT Press.
- Cantalupo C, Hopkins WD (2001) Asymmetric Broca's area in great apes. *Nature* 414:505.
- Castles A, Coltheart M (1993) Varieties of developmental dyslexia. *Cognition* 47:149-180.
- Catani M, Howard RJ, Pajevic S, Jones DK (2002) Virtual in vivo interactive dissection of white matter fasciculi in the human brain. *Neuroimage* 17:77-94.
- Changeux J-P (1983) *L'homme neuronale*. Paris: Fayard.
- Chi JG, Dooling EC, Gilles FH. Left-right asymmetries of the temporal speech areas of the human fetus. *Arch Neurol* 34 :346-348.
- Chomsky N (1966) Topics in the Theory of Generative Grammar. In: *Current Trends in Linguistics 3: Theoretical Foundations* (Sebeok T, ed), The Hague: Mouton.
- Chomsky N (1986) *Knowledge of Language: Its Nature, Origin, and Use*. New York: Praeger Publishers.
- Chomsky N (2006) Trois facteurs dans l'architecture du langage. *Nouveaux cahier de linguistique française* 27:1-32.
- Cohen L, Dehaene S (2004) Specialization within the ventral stream: the case for the visual word form area. *Neuroimage* 22:466-476.
- Cohen L, Dehaene S, Naccache L, Lehericy S, haene-Lambertz G, Henaff MA, Michel F (2000) The visual word form area: spatial and temporal characterization of an initial stage of reading in normal subjects and posterior split-brain patients. *Brain* 123 (Pt 2):291-307.
- Cohen L, Dehaene S, Vinckier F, Jobert A, Montavont A (2008) Reading normal and degraded words: Contribution of the dorsal and ventral visual pathways. *Neuroimage* 40:353-366.
- Cohen L, Lehericy S, Chochon F, Lemer C, Rivaud S, Dehaene S (2002) Language-specific tuning of visual cortex? Functional properties of the Visual Word Form Area. *Brain* 125:1054-1069.
- Cohen L, Martinaud O, Lemer C, Lehericy S, Samson Y, Obadia M, Slachevsky A, Dehaene S (2003) Visual word recognition in the left and right hemispheres: anatomical and functional correlates of peripheral alexias. *Cereb Cortex* 13:1313-1333.
- Coltheart M (1978) Lexical access in simple reading tasks. In: *Strategies of information processing* (Underwood G, ed). London:Academic Press, 151- 216.
- Coltheart M, Curtis B, Atkins P, Haller M (1993) Models of reading aloud: Dual-route and parallel-distributed-processing approaches. *Psychological Review* 100:589-608.

- Coltheart M, Rastle K, Perry C, Langdon R, Ziegler J (2001) DRC: a dual route cascaded model of visual word recognition and reading aloud. *Psychol Rev* 108:204-256.
- Corballis MC (2005) Did language evolve before speech? *International Symposium on Language and Communication The Evolution of Language*.
- Cornelissen P, Tarkiainen A, Helenius P, Salmelin R (2003) Cortical effects of shifting letter position in letter strings of varying length. *J Cogn Neurosci* 15:731-746.
- Cuenod CA, Bookheimer SY, Hertz-Pannier L, Zeffiro TA, Theodore WH, Le BD (1995) Functional MRI during word generation, using conventional equipment: a potential tool for language localization in the clinical environment. *Neurology* 45:1821-1827.
- Damasio AR, Damasio H (1983) The anatomic basis of pure alexia. *Neurology* 33:1573-1583.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species*.
- Deason RG, Marsolek CJ (2005) A critical boundary to the left-hemisphere advantage in visual-word processing. *Brain Lang* 92: 251-261.
- Deblaere K, Boon PA, Vandemaele P, Tieleman A, Vonck K, Vingerhoets G, Backes W, Defreyne L, Achten E (2004) MRI language dominance assessment in epilepsy patients at 1.0 T: region of interest analysis and comparison with intracarotid amygdal testing. *Neuroradiology* 46:413-420.
- Dehaene S (2007) *Les Neurones de la Lecture*. Paris: Odile Jacob.
- Dehaene S, Cohen L (2007) Cultural recycling of cortical maps. *Neuron* 56:384-398.
- Dehaene S, Cohen L, Sigman M, Vinckier F (2005) The neural code for written words: a proposal. *Trends Cogn Sci* 9:335-341.
- Dehaene S, Jobert A, Naccache L, Ciuciu P, Poline JB, Le BD, Cohen L (2004) Letter binding and invariant recognition of masked words: behavioral and neuroimaging evidence. *Psychol Sci* 15:307-313.
- Dehaene S, Naccache L, Cohen L, Bihan DL, Mangin JF, Poline JB, Riviere D (2001) Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming. *Nat Neurosci* 4:752-758.
- Dejerine J (1892) Contribution à l'étude anatomo-pathologique et clinique des différentes variétés de cécité verbale. 1892; 4: 61-90. *Mémoires de la Société de Biologie* 4:61-90.
- Demonet JF, Taylor MJ, Chaix Y (2004) Developmental dyslexia. *Lancet* 363:1451-1460.
- Demonet JF, Thierry G, Cardebat D (2005) Renewal of the neurophysiology of language: functional neuroimaging. *Physiol Rev* 85:49-95.
- Devlin JT, Jamison HL, Gonnerman LM, Matthews PM (2006) The role of the posterior fusiform gyrus in reading. *J Cogn Neurosci* 18:911-922.
- Di Virgilio G, Clark S (1997) Direct interhemispheric visual input to human speech areas. *Human Brain Mapping* 5:354.
- Dortier J-F (2001) Les origines du langage. *Sciences Humaines* 117:40-41.

- Drane DL, Ojemann GA, Ojemann JG, Aylward E, Silbergeld DL, Miller JW, Tranel D (2008) Category-specific recognition and naming deficits following resection of a right anterior temporal lobe tumor in a patient with atypical language lateralization. *Cortex*.
- Dunbar RIM (1996) *Grooming, Gossip and the Evolution of Language*. London: Faber and Faber.
- Ebersberger I, Metzler D, Schwarz C, Paabo S (2002) Genomewide comparison of DNA sequences between humans and chimpanzees. *Am J Hum Genet* 70:1490-1497.
- Efron R (1990) *The decline and fall of hemispheric specialization*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Ehret G (1987) Left hemisphere advantage in the mouse brain for recognizing ultrasonic communication calls. *Nature* 325:249-251.
- Enard W, Przeworski M, Fisher SE, Lai CS, Wiebe V, Kitano T, Monaco AP, Paabo S (2002) Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature* 418:869-872.
- Epelbaum S, Pinel P, Gaillard R, Delmaire C, Perrin M, Dupont S, Dehaene S, Cohen L (2008) Pure alexia as a disconnection syndrome: New diffusion imaging evidence for an old concept. *Cortex* 44:962-974.
- Erdmann B, Dodge R (1898) *Psychologische Untersuchungen uber das Lesen, auf Experimenteller Grundlage*. Halle: Niemeyer.
- Erikson TC (1940) Spread of epileptic discharge. *Archives of neurology and psychiatry* 43:429-452.
- Eriksson J, Larsson A, Nyberg L (2008) Item-specific training reduces prefrontal cortical involvement in perceptual awareness. *J Cogn Neurosci* 20:1777-1787.
- Farid M, Grainger J (1996) How initial fixation position influences visual word recognition: a comparison of French and Arabic. *Brain Lang* 53:351-368.
- Faust M, Kravetz S, Babkoff H (1993) Hemispheric specialization or reading habits: evidence from lexical decision research with Hebrew words and sentences. *Brain Lang* 44:254-263.
- Fiebach CJ, Friederici AD, Muller K, von Cramon DY (2002) fMRI evidence for dual routes to the mental lexicon in visual word recognition. *J Cogn Neurosci* 14:11-23.
- Floel A, Buyx A, Breitenstein C, Lohmann H, Knecht S (2005) Hemispheric lateralization of spatial attention in right- and left-hemispheric language dominance. *Behav Brain Res* 158:269-275.
- Frith U (1985) Beneath the surface of developmental dyslexia. In: *Surface dyslexia* (Patterson K, Marshall J, Coltheart M, eds), London: Erlbaum.
- Gaillard WD, Balsamo LM, Ibrahim Z, Sachs BC, Xu B (2003) fMRI identifies regional specialization of neural networks for reading in young children. *Neurology* 60:94-100.
- Galaburda AM, Loturco J, Ramus F, Fitch RH, Rosen GD (2006) From genes to behavior in developmental dyslexia. *Nat Neurosci* 9:1213-1217.
- Galaburda AM, Sherman GF, Rosen GD, Aboitiz F, Geschwind N (1985) Developmental dyslexia: four consecutive patients with cortical anomalies. *Ann Neurol* 18:222-233.

- Gathers AD, Bhatt R, Corbly CR, Farley AB, Joseph JE (2004) Developmental shifts in cortical loci for face and object recognition. *Neuroreport* 15:1549-1553.
- Gauthier I, Curran T, Curby KM, Collins D (2003) Perceptual interference supports a non-modular account of face processing. *Nat Neurosci* 6:428-432.
- Gauthier I, Skudlarski P, Gore JC, Anderson AW (2000) Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition. *Nat Neurosci* 3:191-197.
- Gazzaniga MS (2005) Forty-five years of split-brain research and still going strong. *Nat Rev Neurosci* 6:653-659.
- Gazzaniga MS, Bogen JE, Sperry RW (1963) Laterality Effects in Somesthesia Following Cerebral Commissurotomy in Man. *Neuropsychologia* 1:209-215.
- Gazzaniga MS, Bogen JE, Sperry RW (1965) Observations on visual perception after disconnection of the cerebral hemispheres in man. *Brain* 88:221-236.
- Georgiewa P, Rzanny R, Gaser C, Gerhard UJ, Vieweg U, Freesmeyer D, Mentzel HJ, Kaiser WA, Blanz B (2002) Phonological processing in dyslexic children: a study combining functional imaging and event related potentials. *Neurosci Lett* 318:5-8.
- Geschwind DH, Miller BL, DeCarli C, Carmelli D (2002) Heritability of lobar brain volumes in twins supports genetic models of cerebral laterality and handedness. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:3176-3181.
- Geschwind N (1965) Disconnection syndromes in animals and man. I. *Brain* 88:237-294.
- Glassner JJ (2001) *Écrire à Sumer : l'invention du cunéiforme*. Paris: Seuil.
- Gopnik M, Crago MB (1991) Familial aggregation of a developmental language disorder. *Cognition* 39:1-50.
- Gough PB, Hillinger ML (1980) Learning to read. An unnatural act. *Bulletin of the Orton Society* 30:179-196.
- Gough PB, Walsh MA (1991) Chinese, Phoenicians, and the orthographic cipher of English. In: *Phonological processes In literacy* (Brady SA, Shankweiler DP, eds), Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Gould SJ (1980) Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6:119-130.
- Grainger J, Rey A, Dufau S (2008) Letter perception: from pixels to pandemonium. *Trends Cogn Sci* 12:381-387.
- Grainger J, Whitney C (2004) Does the huamn mnid raed wrods as a wlohe? *Trends Cogn Sci* 8:58-59.
- Grill-Spector K, Sayres R, Ress D (2006) High-resolution imaging reveals highly selective nonface clusters in the fusiform face area. *Nat Neurosci* 9:1177-1185.
- Gros H, Doyon B, Rioual K, Celsis P (2002) Automatic grapheme processing in the left occipitotemporal cortex. *Neuroreport* 13:1021-1024.
- Haesler S, Rochefort C, Georgi B, Licznanski P, Osten P, Scharff C (2007) Incomplete and inaccurate vocal imitation after knockdown of FoxP2 in songbird basal ganglia nucleus Area X. *PLoS Biol* 5:e321.

- Hagemann D (2004) Individual differences in anterior EEG asymmetry: methodological problems and solutions. *Biol Psychol* 67:157-182.
- Halpern ME, Liang JO, Gamse JT (2003). Learning to the left : laterality in the Zebrafish forebrain. *Trends Neurosci* 26:308-313.
- Hamada H, Meno C, Watanabe D, Saijoh Y (2002) Establishment of vertebrate left-right asymmetry. *Nature Rev Genet* 3:103-113.
- Hanley JR, Kay J (1996) Reading speed in pure alexia. *Neuropsychologia* 34:1165-1174.
- Harrington A (1987) *Medicine, Mind, and the Double Brain*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Hasson U, Levy I, Behrmann M, Hendler T, Malach R (2002) Eccentricity bias as an organizing principle for human high-order object areas. *Neuron* 34:479-490.
- Hauser MD, Andersson K (1994) Left hemisphere dominance for processing vocalizations in adult, but not infant, rhesus monkeys: field experiments. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91:3946-3948.
- Haxby JV, Ungerleider LG, Clark VP, Schouten JL, Hoffman EA, Martin A (1999) The effect of face inversion on activity in human neural systems for face and object perception. *Neuron* 22:189-199.
- Heim S, Keil A (2004) Large-scale neural correlates of developmental dyslexia. *Eur Child Adolesc Psychiatry* 13:125-140.
- Hellige JB (1993) *Hemispheric asymmetry: What's right and what's left?* Cambridge, MA: Harvard University.
- Hillis AE, Newhart M, Heidler J, Barker P, Herskovits E, Degaonkar M (2005) The roles of the "visual word form area" in reading. *Neuroimage* 24:548-559.
- Hirata M, Kato A, Taniguchi M, Saitoh Y, Ninomiya H, Ihara A, Kishima H, Oshino S, Baba T, Yorifuji S, Yoshimine T (2004) Determination of language dominance with synthetic aperture magnetometry: comparison with the Wada test. *Neuroimage* 23:46-53
- Hirayasu Y; McCarley RW; Salisbury DF; Tanaka S; Kwon JS; Frumin M; Snyderman D; Yurgelun-Todd D; Kikinis R; Jolesz FA; Shenton ME (2000) Planum temporale and Heschl gyrus volume reduction in schizophrenia: a magnetic resonance imaging study of first-episode patients. *Arch Gen Psychiatry* 57 :692-699.
- Horwitz B, Rumsey JM, Donohue BC (1998) Functional connectivity of the angular gyrus in normal reading and dyslexia. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95:8939-8944.
- Howard D, Patterson K, Wise R, Brown WD, Friston K, Weiller C, Frackowiak R (1992) The cortical localization of the lexicons. Positron emission tomography evidence. *Brain* 115 (Pt 6):1769-1782.
- Huckauf A, Nazir TA (2007) How odgcrnwi becomes crowding: stimulus-specific learning reduces crowding. *J Vis* 7:18-12.
- Hunter ZR, Brysbaert M (2008) Visual half-field experiments are a good measure of cerebral language dominance if used properly: evidence from fMRI. *Neuropsychologia* 46:316-325.

- Ingman M, Kaessmann H, Paabo S, Gyllensten U (2000) Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature* 408:708-713.
- James KH, James TW, Jobard G, Wong AC, Gauthier I (2005) Letter processing in the visual system: different activation patterns for single letters and strings. *Cogn Affect Behav Neurosci* 5:452-466.
- Jansen A, Deppe M, Schwindt W, Mohammadi S, Sehlmeier C, Knecht S (2006a) Interhemispheric dissociation of language regions in a healthy subject. *Arch Neurol* 63:1344-1346.
- Jansen A, Floel A, Deppe M, van RJ, Drager B, Kanowski M, Knecht S (2004) Determining the hemispheric dominance of spatial attention: a comparison between fTCD and fMRI. *Hum Brain Mapp* 23:168-180.
- Jansen A, Floel A, Menke R, Kanowski M, Knecht S (2005) Dominance for language and spatial processing: limited capacity of a single hemisphere. *Neuroreport* 16:1017-1021.
- Jansen A, Lohmann H, Scharfe S, Sehlmeier C, Deppe M, Knecht S (2007) The association between scalp hair-whorl direction, handedness and hemispheric language dominance: is there a common genetic basis of lateralization? *Neuroimage* 35:853-861.
- Jansen A, Menke R, Sommer J, Forster AF, Bruchmann S, Hempleman J, Weber B, Knecht S (2006b) The assessment of hemispheric lateralization in functional MRI--robustness and reproducibility. *Neuroimage* 33:204-217.
- Jobard G, Crivello F, Tzourio-Mazoyer N (2003) Evaluation of the dual route theory of reading: a metaanalysis of 35 neuroimaging studies. *Neuroimage* 20:693-712.
- Jordan TR, Redwood M, Patching GR (2003) Effects of form familiarity on perception of words, pseudowords, and nonwords in the two cerebral hemispheres. *J Cogn Neurosci* 15:537-548.
- Joseph JE, Cerullo MA, Farley AB, Steinmetz NA, Mier CR (2006) fMRI correlates of cortical specialization and generalization for letter processing. *Neuroimage* 32:806-820.
- Kanwisher N, McDermott J, Chun MM (1997) The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci* 17:4302-4311.
- Kazandjian S, Dupierrix E, Gaash E, Love IY, Zivotofsky AZ, De AM, Chokron S (2009) Egocentric reference in bidirectional readers as measured by the straight-ahead pointing task. *Brain Res* 1247:133-141.
- Kennedy DN, O'Craven KM, Ticho BS, Goldstein AM, Makris N, Henson JW (1999) Structural and functional brain asymmetries in human situs inversus totalis. *Neurology* 53:1260-1265.
- Kim H (1994) Distributions of hemispheric asymmetry in left-handers and right-handers : Data from perceptual asymmetry studies. *Neuropsychology* 8 :148-159.
- Kirsner K, Schwartz S (1986) Words and hemifields: Do the hemifields enjoy equal opportunity? *Brain and Cognition* 5:354-361.
- Klar AJ (1996) A single locus, RGHT, specifies preference for hand utilization in humans. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 61:59-65.

- Klingberg T, Hedehus M, Temple E, Salz T, Gabrieli JD, Moseley ME, Poldrack RA (2000) Microstructure of temporo-parietal white matter as a basis for reading ability: evidence from diffusion tensor magnetic resonance imaging. *Neuron* 25:493-500.
- Knecht S, Drager B, Deppe M, Bobe L, Lohmann H, Floel A, Ringelstein EB, Henningsen H (2000) Handedness and hemispheric language dominance in healthy humans. *Brain* 123 Pt 12:2512-2518.
- Knecht S, Drager B, Floel A, Lohmann H, Breitenstein C, Deppe M, Henningsen H, Ringelstein EB (2001) Behavioural relevance of atypical language lateralization in healthy subjects. *Brain* 124:1657-1665.
- Koenig O, Wetzel C, Caramazza A (1992). Evidence for different types of lexical representations in the cerebral hemispheres. *Cogn Neuropsychol*, 9:33–45.
- Kosslyn SM (1987) Seeing and imagining in the cerebral hemispheres: a computational approach. *Psychol Rev* 94:148-175.
- Krause J, Lalueza-Fox C, Orlando L, Enard W, Green RE, Burbano HA, Hublin JJ, Hanni C, Fortea J, de la RM, Bertranpetit J, Rosas A, Paabo S (2007) The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals. *Curr Biol* 17:1908-1912.
- Kuo WJ, Yeh TC, Duann JR, Wu YT, Ho LT, Hung D, Tzeng OJ, Hsieh JC (2001) A left-lateralized network for reading Chinese words: a 3 T fMRI study. *Neuroreport* 12:3997-4001.
- Lai CS, Fisher SE, Hurst JA, Vargha-Khadem F, Monaco AP (2001) A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder. *Nature* 413:519-523.
- Law SK, Rohrbaugh JW, Adams CM, Eckardt MJ (1993) Improving spatial and temporal resolution in evoked EEG responses using surface Laplacians. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 88:309-322.
- Lee D, Swanson SJ, Sabsevitz DS, Hammeke TA, Scott WF, Possing ET, Binder JR (2008) Functional MRI and Wada studies in patients with interhemispheric dissociation of language functions. *Epilepsy Behav* 13:350-356.
- Lenneberg EH (1966) The natural history of language (Ed.) The Genesis of Language. Cambridge: M.I.T. Press. In: *The Genesis of Language* (Smith F&MGA, ed), Cambridge: M.I.T. Press.
- Leppanen PH, Richardson U, Pihko E, Eklund KM, Guttorm TK, Aro M, Lyytinen H (2002) Brain responses to changes in speech sound durations differ between infants with and without familial risk for dyslexia. *Dev Neuropsychol* 22:407-422.
- Lichtheim L (1885) On aphasia. *Brain* 8:433-84.
- Malach R, Levy I, Hasson U (2002) The topography of high-order human object areas. *Trends Cogn Sci* 6:176-184.
- Marshall JC, Newcombe F (1973) Patterns of paralexia: a psycholinguistic approach. *J Psycholinguist Res* 2:175-199.
- Maurer U, Brem S, Bucher K, Brandeis D (2005) Emerging neurophysiological specialization for letter strings. *J Cogn Neurosci* 17:1532-1552.

- Maurer U, Brem S, Kranz F, Bucher K, Benz R, Halder P, Steinhausen HC, Brandeis D (2006) Coarse neural tuning for print peaks when children learn to read. *Neuroimage* 33:749-758.
- Maurer U, Bucher K, Brem S, Brandeis D (2003) Altered responses to tone and phoneme mismatch in kindergartners at familial dyslexia risk. *Neuroreport* 14:2245-2250.
- Mayall K, Humphreys GW, Mechelli A, Olson A, Price CJ (2001) The effects of case mixing on word recognition: evidence from a PET study. *J Cogn Neurosci* 13:844-853.
- McCandliss BD, Cohen L, Dehaene S (2003) The visual word form area: expertise for reading in the fusiform gyrus. *Trends Cogn Sci* 7:293-299.
- McClelland JL (1979) On the time relations of mental processes: an examination of systems of processes in cascade. *Psychol Rev* 86:287-330.
- McCrary EJ, Mechelli A, Frith U, Price CJ (2005) More than words: a common neural basis for reading and naming deficits in developmental dyslexia? *Brain* 128:261-267.
- McManus IC (1985) Handedness, language dominance and aphasia: a genetic model. *Psychological Medicine Monograph Supplement* 8.
- Mechelli A, Crinion JT, Long S, Friston KJ, Lambon Ralph MA, Patterson K, McClelland JL, Price CJ (2005) Dissociating reading processes on the basis of neuronal interactions. *J Cogn Neurosci* 17:1753-1765.
- Mechelli A, Friston KJ, Price CJ (2000) The effects of presentation rate during word and pseudoword reading: a comparison of PET and fMRI. *J Cogn Neurosci* 12 Suppl 2:145-156.
- Meng H, Smith SD, Hager K, Held M, Liu J, Olson RK, Pennington BF, DeFries JC, Gelernter J, O'Reilly-Pol T, Somlo S, Skudlarski P, Shaywitz SE, Shaywitz BA, Marchione K, Wang Y, Paramasivam M, LoTurco JJ, Page GP, Gruen JR (2005) DCDC2 is associated with reading disability and modulates neuronal development in the brain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:17053-17058.
- Moore CJ, Price CJ (1999) Three distinct ventral occipitotemporal regions for reading and object naming. *Neuroimage* 10:181-192.
- Morris RD, Shaywitz SE, Lyon GR, Shankweiler DP, Katz L, Francis DJ, Shaywitz BA, Stuebing K, Fletcher J (1998) Subtypes of reading disability: Variability around a phonological core. *J Educ Psychol* 90:347-373.
- Morton J, Patterson K (1980) *A new attempt at an interpretation, or, an attempt at a new interpretation*. (Coltheart M, Patterson K, Marshall JC, eds), London: Routledge & Kegan Paul.
- Munakata Y, McClelland JL, Johnson MH, Siegler RS (1997) Rethinking infant knowledge: toward an adaptive process account of successes and failures in object permanence tasks. *Psychol Rev* 104:686-713.
- Nakamura K, Dehaene S, Jobert A, Le BD, Kouider S (2005) Subliminal convergence of Kanji and Kana words: further evidence for functional parcellation of the posterior temporal cortex in visual word perception. *J Cogn Neurosci* 17:954-968.

- Nazir TA, Ben-Boutayab N, Decoppet N, Deutsch A, Frost R (2004) Reading habits, perceptual learning, and recognition of printed words. *Brain Lang* 88:294-311.
- New B, Pallier C, Ferrand L, Matos R (2001) Une base de données lexicales du français contemporain sur internet : LEXIQUE. *L'Année Psychologique*, 101, 447-462.
- New B, Pallier C, Brysbaert M, Ferrand L (2004) Lexique 2: a new French lexical database. *Behav Res Methods Instrum Comput* 36:516-524.
- Newmeyer F (2003) Grammar is grammar and usage is usage. *Language* 79:682-707.
- Nicholls ME, Wood AG (1998) The contribution of attention to the right visual field advantage for word recognition. *Brain Cogn* 38:339-357.
- Nobre AC, Allison T, McCarthy G (1994) Word recognition in the human inferior temporal lobe. *Nature* 372:260-263.
- Nottebohm F (1994) The song circuits of the avian brain as a model system in which to study vocal learning, communication and manipulation. *Discussion in Neurosciences* 10:72-81.
- Oldfield RC (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9:97-113.
- Oostendorp TF, van OA (1996) The surface Laplacian of the potential: theory and application. *IEEE Trans Biomed Eng* 43:394-405.
- Orbach J (1952) Retinal locus as a factor in the recognition of visually perceived words. *Am J Psychol* 65:555-562.
- Orton ST. Reading, writing, and speech problems in children and selected papers (*The International Dyslexia Association, Baltimore, 1937*).
- Pammer K, Hansen PC, Kringelbach ML, Holliday I, Barnes G, Hillebrand A, Singh KD, Cornelissen PL (2004) Visual word recognition: the first half second. *Neuroimage* 22:1819-1825.
- Paracchini S, Thomas A, Castro S, Lai C, Paramasivam M, Wang Y, Keating BJ, Taylor JM, Hacking DF, Scerri T, Francks C, Richardson AJ, Wade-Martins R, Stein JF, Knight JC, Copp AJ, Loturco J, Monaco AP (2006) The chromosome 6p22 haplotype associated with dyslexia reduces the expression of KIAA0319, a novel gene involved in neuronal migration. *Hum Mol Genet* 15:1659-1666.
- Paulesu E, Demonet JF, Fazio F, McCrory E, Chanoine V, Brunswick N, Cappa SF, Cossu G, Habib M, Frith CD, Frith U (2001) Dyslexia: cultural diversity and biological unity. *Science* 291:2165-2167.
- Paulesu E, Frith U, Snowling M, Gallagher A, Morton J, Frackowiak RS, Frith CD (1996) Is developmental dyslexia a disconnection syndrome? Evidence from PET scanning. *Brain* 119 (Pt 1):143-157.
- Paulesu E, McCrory E, Fazio F, Menoncello L, Brunswick N, Cappa SF, Cotelli M, Cossu G, Corte F, Lorusso M, Pesenti S, Gallagher A, Perani D, Price C, Frith CD, Frith U (2000) A cultural effect on brain function. *Nat Neurosci* 3:91-96.
- Peelen MV, Heslenfeld DJ, Theeuwes J (2004) Endogenous and exogenous attention shifts are mediated by the same large-scale neural network. *Neuroimage* 22:822-830.

- Perani D, Cappa SF, Schnur T, Tettamanti M, Collina S, Rosa MM, Fazio F (1999) The neural correlates of verb and noun processing. A PET study. *Brain* 122 (Pt 12):2337-2344.
- Perrin F, Bertrand O, Pernier J (1987) Scalp current density mapping: value and estimation from potential data. *IEEE Trans Biomed Eng* 34:283-288.
- Perry C, Ziegler JC, Zorzi M (2007) Nested incremental modeling in the development of computational theories: the CDP+ model of reading aloud. *Psychol Rev* 114:273-315.
- Petersen SE, Fox PT, Posner MI, Mintun M, Raichle ME (1988) Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing. *Nature* 331:585-589.
- Petersen SE, Fox PT, Posner MI, Mintun M, Raichle ME (1989) Positron emission tomographic studies of the processing of single words. *J Cogn Neurosci* 1:153-170.
- Petersen SE, Fox PT, Snyder AZ, Raichle ME (1990) Activation of extrastriate and frontal cortical areas by visual words and word-like stimuli. *Science* 249:1041-1044.
- Pinker S, Bloom P (1990) Natural Language and Natural Selection. *Behav Brain Sci* 13:707-784.
- Polk TA, Farah MJ (2002) Functional MRI evidence for an abstract, not perceptual, word-form area. *J Exp Psychol Gen* 131:65-72.
- Posner MI, Carr TH (1992) Lexical access and the brain: anatomical constraints on cognitive models of word recognition. *Am J Psychol* 105:1-26.
- Powell HW, Parker GJ, Alexander DC, Symms MR, Boulby PA, Wheeler-Kingshott CA, Barker GJ, Noppeney U, Koepp MJ, Duncan JS (2006) Hemispheric asymmetries in language-related pathways: a combined functional MRI and tractography study. *Neuroimage* 32:388-399.
- Price CJ (2000) The anatomy of language: contributions from functional neuroimaging. *J Anat* 197 Pt 3:335-359.
- Price CJ, Devlin JT (2003) The myth of the visual word form area. *Neuroimage* 19:473-481.
- Price CJ, Friston KJ (1997) The temporal dynamics of reading: a PET study. *Proc Biol Sci* 264:1785-1791.
- Price CJ, Friston KJ (2005) Functional ontologies for cognition: The systematic definition of structure and function. *Cogne Neuropsychol*, 22:262-275
- Price CJ, Wise RJ, Watson JD, Patterson K, Howard D, Frackowiak RS (1994) Brain activity during reading. The effects of exposure duration and task. *Brain* 117 (Pt 6):1255-1269.
- Pugh KR, Mencl WE, Jenner AR, Katz L, Frost SJ, Lee JR, Shaywitz SE, Shaywitz BA (2000) Functional neuroimaging studies of reading and reading disability (developmental dyslexia). *Ment Retard Dev Disabil Res Rev* 6:207-213.
- Pujol J, Deus J, Losilla JM, Capdevila A (1999) Cerebral lateralization of language in normal left-handed people studied by functional MRI. *Neurology* 52:1038-1043.
- Pulvermuller F, Lutzenberger W, Preissl H (1999) Nouns and verbs in the intact brain: evidence from event-related potentials and high-frequency cortical responses. *Cereb Cortex* 9:497-506.

- Ramus F, Rosen S, Dakin SC, Day BL, Castellote JM, White S, Frith U (2003) Theories of developmental dyslexia: insights from a multiple case study of dyslexic adults. *Brain* 126:841-865.
- Rauschecker AM, Deutsch GK, Ben-Shachar M, Schwartzman A, Perry LM, Dougherty RF (2009) Reading impairment in a patient with missing arcuate fasciculus. *Neuropsychologia* 47:180-194.
- Rayner K, Foorman BR, Perfetti CA, Pesetsky D, Seidenberg MS (2001) How psychological science informs the teaching of reading. *Psychol Sci* 2:31-74.
- Reboul A (2007) *Langage et cognition humaine*. Grenoble: Presses Universitaire de Grenoble.
- Reinke K, Fernandes M, Schwindt G, O'Craven K, Grady CL (2008) Functional specificity of the visual word form area: general activation for words and symbols but specific network activation for words. *Brain Lang* 104:180-189.
- Rilling JK, Glasser MF, Preuss TM, Ma X, Zhao T, Hu X, Behrens TE (2008) The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nat Neurosci* 11:426-428.
- Rochefort C, He X, Scotto-Lomassese S, Scharff C (2007) Recruitment of FoxP2-expressing neurons to area X varies during song development. *Dev Neurobiol* 67:809-817.
- Rogers LJ (2000) Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages. *Brain Lang* 73:236-253.
- Rogers LJ, Zucca P, Vallortigara G (2004) Advantages of having a lateralized brain. *Proc Biol Sci* 271 Suppl 6:S420-S422.
- Rossion B, Caldara R, Seghier M, Schuller AM, Lazeyras F, Mayer E (2003) A network of occipito-temporal face-sensitive areas besides the right middle fusiform gyrus is necessary for normal face processing. *Brain* 126:2381-2395.
- Rowan A, Liegeois F, Vargha-Khadem F, Gadian D, Connelly A, Baldeweg T (2004) Cortical lateralization during verb generation: a combined ERP and fMRI study. *Neuroimage* 22:665-675.
- Rumelhart DE, McClelland JL, the PDP Research Group (1986) *Parallel Distributed Processing: Explorations in the Microstructure of Cognition*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Seidenberg MS, McClelland JL (1989) A distributed, developmental model of word recognition and naming. *Psychol Rev* 96:523-568.
- Shaywitz BA, Shaywitz SE, Pugh KR, Mencl WE, Fulbright RK, Skudlarski P, Constable RT, Marchione KE, Fletcher JM, Lyon GR, Gore JC (2002) Disruption of posterior brain systems for reading in children with developmental dyslexia. *Biol Psychiatry* 52:101-110.
- Shaywitz SE, Shaywitz BA, Pugh KR, Fulbright RK, Constable RT, Mencl WE, Shankweiler DP, Liberman AM, Skudlarski P, Fletcher JM, Katz L, Marchione KE, Lacadie C, Gatenby C, Gore JC (1998) Functional disruption in the organization of the brain for reading in dyslexia. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95:2636-2641.

- Silani G, Frith U, Demonet JF, Fazio F, Perani D, Price C, Frith CD, Paulesu E (2005) Brain abnormalities underlying altered activation in dyslexia: a voxel based morphometry study. *Brain* 128:2453-2461.
- Simos PG, Breier JI, Fletcher JM, Bergman E, Papanicolaou AC (2000) Cerebral mechanisms involved in word reading in dyslexic children: a magnetic source imaging approach. *Cereb Cortex* 10:809-816.
- Springer SP, Deutsch G (1993) *Left brain, right brain: Perspectives from Cognitive Neuroscience*. New York: W.H. Freeman.
- Sun T, Walsh CA (2006) Molecular approaches to brain asymmetry and handedness. *Nat Rev Neurosci* 7:655-662.
- Szaflarski JP, Binder JR, Possing ET, McKiernan KA, Ward BD, Hammeke TA (2002) Language lateralization in left-handed and ambidextrous people: fMRI data. *Neurology* 59:238-244.
- Tan LH, Laird AR, Li K, Fox PT (2005) Neuroanatomical correlates of phonological processing of Chinese characters and alphabetic words: a meta-analysis. *Hum Brain Mapp* 25:83-91.
- Tanaka JW, Curran T (2001) A neural basis for expert object recognition. *Psychol Sci* 12:43-47.
- Tenke CE, Kayser J (2005) Reference-free quantification of EEG spectra: combining current source density (CSD) and frequency principal components analysis (fPCA). *Clin Neurophysiol* 116:2826-2846.
- Teramitsu I, White SA (2008) Motor learning: the FoxP2 puzzle piece. *Curr Biol* 18:R335-R337.
- Terrace HS, Petitto LA, Sanders RJ, Bever TG (1979) Can an ape create a sentence? *Science* 206:891-902.
- Thiel A, Herholz K, von Stockhausen HM, van Leyen-Pilgram K, Pietrzyk U, Kessler J, Wienhard K, Klug N, Heiss WD (1998) Localization of language-related cortex with ¹⁵O-labeled water PET in patients with gliomas. *Neuroimage* 7:284-295.
- Thomas C, Altenmüller E, Marckmann G, Kahrs J, Dichgans J (1997) Language processing in aphasia: Changes in lateralization patterns during recovery reflect cerebral plasticity in adults. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 102:86-97.
- Toga AW, Thompson PM (2003) Mapping brain asymmetry. *Nat Rev Neurosci* 4:37-48.
- Tomasello M (1999) *The cultural origins of human cognition*. Harvard: Harvard University Press.
- Turkeltaub PE, Gareau L, Flowers DL, Zeffiro TA, Eden GF (2003) Development of neural mechanisms for reading. *Nat Neurosci* 6:767-773.
- Tzourio-Mazoyer N, Landeau B, Papathanassiou D, Crivello F, Etard O, Delcroix N, Mazoyer B, Joliot M (2002) Automated anatomical labeling of activations in SPM using a macroscopic anatomical parcellation of the MNI MRI single-subject brain. *Neuroimage* 15:273-289.
- Valdois S, Bosse ML, Tainturier MJ (2004) The cognitive deficits responsible for developmental dyslexia: review of evidence for a selective visual attentional disorder. *Dyslexia* 10:339-363.

- Vallortigara G, Rogers LJ (2005) Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behav Brain Sci* 28:575-589.
- Van Essen DC (2005) A population-average, landmark- and surface-based (PALS) atlas of human cerebral cortex. *Neuroimage* 28 : 635-662.
- Vargha-Khadem F, Watkins K, Alcock K, Fletcher P, Passingham R (1995) Praxic and nonverbal cognitive deficits in a large family with a genetically transmitted speech and language disorder. *Proc Natl Acad Sci U S A* 92:930-933.
- Vargha-Khadem F, Watkins KE, Price CJ, Ashburner J, Alcock KJ, Connelly A, Frackowiak RS, Friston KJ, Pembrey ME, Mishkin M, Gadian DG, Passingham RE (1998) Neural basis of an inherited speech and language disorder. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95:12695-12700.
- Vernes SC, Spiteri E, Nicod J, Groszer M, Taylor JM, Davies KE, Geschwind DH, Fisher SE (2007) High-throughput analysis of promoter occupancy reveals direct neural targets of FOXP2, a gene mutated in speech and language disorders. *Am J Hum Genet.* 81:1232-50.
- Vigneau M, Beaucousin V, Herve PY, Duffau H, Crivello F, Houde O, Mazoyer B, Tzourio-Mazoyer N (2006) Meta-analyzing left hemisphere language areas: phonology, semantics, and sentence processing. *Neuroimage* 30:1414-1432.
- Vigneau M, Jobard G, Mazoyer B, Tzourio-Mazoyer N (2005) Word and non-word reading: what role for the Visual Word Form Area? *Neuroimage* 27:694-705.
- Vinckier F, Naccache L, Papeix C, Forget J, Hahn-Barma V, Dehaene S, Cohen L (2006) "What" and "where" in word reading: ventral coding of written words revealed by parietal atrophy. *J Cogn Neurosci* 18:1998-2012.
- Xue G, Chen C, Jin Z, Dong Q (2006). Cerebral asymmetry in the fusiform areas predicted the efficiency of learning a new writing system. *J Cogn Neurosci*, 18, 923–931.
- Warrington EK, Shallice T (1980) Word-form dyslexia. *Brain* 103:99-112.
- Watson NF, Dodrill C, Farrell D, Holmes MD, Miller JW (2004) Determination of language dominance with near-infrared spectroscopy: comparison with the intracarotid amobarbital procedure. *Seizure* 13:399-402.
- Weber B, Hoppe C, Faber J, Axmacher N, Fließbach K, Mormann F, Weis S, Ruhlmann J, Elger CE, Fernandez G (2006) Association between scalp hair-whorl direction and hemispheric language dominance. *Neuroimage* 30:539-543.
- Wernicke C (1874) *Der Aphasische Symptomenkomplex*. Breslau: Cohn & Weigert.
- Wilke M, Lidzba K (2007) LI-tool: a new toolbox to assess lateralization in functional MR-data. *J Neurosci Methods* 163:128-136.
- Wilke M, Schmithorst VJ (2006) A combined bootstrap/histogram analysis approach for computing a lateralization index from neuroimaging data. *Neuroimage* 33:522-530.
- Wolf M, Bowers P (2000) The question of naming-speed deficits in developmental reading disabilities: An introduction to the double-deficit hypothesis. *J Learn Disabil* 33:322-324.

- Wood B, Collard M (1999) The human genus. *Science* 284:65-71.
- Wright ND, Mechelli A, Noppeney U, Veltman DJ, Rombouts SA, Glensman J, Haynes JD, Price CJ (2008) Selective activation around the left occipito-temporal sulcus for words relative to pictures: individual variability or false positives? *Hum Brain Mapp* 29:986-1000.
- Yetkin FZ, Swanson S, Fischer M, Akansel G, Morris G, Mueller W, Haughton V (1998) Functional MR of frontal lobe activation: comparison with Wada language results. *AJNR Am J Neuroradiol* 19:1095-1098.
- Young AW, Ellis AW (1985) Different methods of lexical access for words presented in the left and right visual hemifields. *Brain Lang* 24:326-358.
- Zorzi M, Houghton G, Butterworth B (1998) Two Routes or One in Reading Aloud? A Connectionist Dual-Process Model. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 24:1131-1161.