

## Latéralisation hémisphérique des émotions : approches expérimentales et débats théoriques

*Michel Habib*

**Résumé.** L'un des aspects les plus troublants concernant l'organisation du substrat cérébral des processus émotionnels est celui de la latéralisation des émotions. Depuis les données cliniques initiales montrant l'effet de lésions droites sur le contrôle des émotions, une quantité considérable de travaux ont démontré un contrôle latéralisé de la perception, de l'expression et des manifestations viscérales des émotions. La majorité des résultats plaident en faveur d'un modèle selon lequel l'hémisphère droit est dominant pour tous ces aspects. D'autres, au contraire, suggèrent des spécialisations différentes selon la valence positive ou négative des émotions. Un des arguments les plus convaincants en faveur de ce dernier modèle provient des nombreuses observations d'états dépressifs consécutifs à des lésions hémisphériques gauches, confortées par les données d'explorations électrophysiologiques de sujets enregistrés au cours de diverses expériences émotionnelles. La position d'une dominance de l'hémisphère droit pour toute sorte d'activité émotionnelle est supportée en particulier dans la modalité visuelle par les nombreuses études consacrées à la perception et l'expression des émotions faciales, de même que par d'autres études, moins nombreuses, utilisant la présentation auditive dichotique. Après une tentative de synthèse de ces données, un modèle est proposé tentant de rendre compte du paradoxe apparent entre le peu d'évidences en faveur d'une latéralisation fonctionnelle des structures limbiques et la robustesse des effets hémisphériques constatés.

**Mots clés :** latéralité, émotion, tachistoscopie, écoute dichotique.

**Key words:** laterality, emotion, tachistoscropy, dichotic listening.

---

Adresse de correspondance : Service de Neurologie, C.H.U. Timone, 13385 Marseille cedex 5, France (e-mail: rnp@univ-aix.fr).

## INTRODUCTION

La question de la latéralisation des émotions et son corollaire, le rôle affectif de l'hémisphère droit, est un des thèmes favoris de la neuropsychologie expérimentale moderne. Mais cet engouement est relativement récent. Lorsque sont apparues, dans les années 50, les premières preuves de la latéralisation d'autres fonctions que le langage, révélant que l'hémisphère droit prétendument "mineur" abritait en fait des fonctions tout aussi importantes que celles du langage, l'attention des chercheurs a essentiellement été attirée par les aspects cognitifs de ces fonctions hémisphériques droites, en particulier visuo-perceptives et spatiales, fonctions dont les perturbations, lors de lésions de l'hémisphère droit, étaient les plus évidentes. Par la suite, à la fois les descriptions cliniques et les premières approches expérimentales (en partie suscitées par l'observation des sujets "split-brain", comme nous le verrons plus loin), ont mené à théoriser, de manière plus ou moins heureuse, l'étonnante dualité cérébrale qui se faisait jour, à travers des dichotomies actuellement un peu délaissées, telles que cerveau "analytique" versus "global", traitement séquentiel vs simultané, hémisphère verbal vs spatial. Quant à la notion de cerveau "émotionnel", pour qualifier l'hémisphère droit par opposition au cerveau gauche "rationnel", elle était restée pendant toute cette période comme une vision populaire, plus intuitive que scientifique, jusqu'à ce qu'un neurologue italien, Guido Gainotti, en apportât une démonstration magistrale à travers ses observations cliniques. Depuis lors, les vues de Gainotti se sont imposées avec autorité dans le monde scientifique, y compris anglo-saxon, et sont assurément à l'origine d'un véritable foisonnement de travaux scientifiques sur ce sujet, et des débats souvent animés qui les ont motivés.

Avant d'aborder par le détail la matière de ces débats, il convient donc de les resituer dans leur contexte historique.

## LES BASES HISTORIQUES DE LA NOTION DE LATÉRALISATION DES ÉMOTIONS

### 1. De l'observation initiale de Babinski à la contribution fondamentale de Gainotti

La première description de troubles émotionnels consécutifs à des lésions unilatérales du cerveau est généralement attribuée à Babinski qui, dès 1914, avait décrit, dans son mémoire intitulé "contribution à l'étude des troubles mentaux dans l'hémiplégie organique cérébrale", deux symptômes que présentaient des patients souffrant d'hémiplégie gauche : l'*anosognosie*, signifiant que les patients ignorent l'existence de leur paralysie, et l'*anosodiaphorie*, qualifiant le comportement de certains d'entre eux semblant attacher peu d'importance à leur trouble, "comme s'il s'agissait de quelque chose d'insignifiant". Dès cette époque, Babinski avait suspecté le lien entre ces symptômes et l'atteinte de l'hémisphère droit, mais n'en inférait encore aucune théorie sur le rôle de cet hémisphère dans le comportement perturbé. Par la suite, d'autres auteurs ont confirmé la fréquence de ces symptômes après lésion droite, mais sans toujours pour autant proposer d'implications quant au rôle de l'hémisphère droit. A la fin des années 40, Goldstein (1948) nota que les patients avec des lésions situées cette fois-ci dans l'hémisphère gauche (et par conséquent souvent aphasiques), souffraient régulièrement d'une profonde dépression qu'il appela "réaction catastrophique", sans doute pour souligner le caractère intense du sentiment de détresse face au handicap, le plus souvent installé de façon brutale (à la suite d'un accident vasculaire). Ainsi se trouvaient donc réalisés deux tableaux distincts, en fait diamétralement opposés, liés chacun de manière étroite à des lésions focales d'un hémisphère et intéressant le domaine de l'affectivité.

Pourtant, au début des années soixante, l'idée dominante était encore que les comportements émotionnels humains, au contraire d'autres fonctions cognitives, étaient peu ou pas latéralisés dans le cerveau. Ainsi, en 1962, Henry Hécaen, le fondateur de la neuropsychologie française, écrivait que "lorsqu'il y a trouble des activités complexes tels que des troubles de la personnalité après des lésions cérébrales, aucune différence ne peut être décelée entre lésions droites et gauches".

C'est dans ce contexte que Gainotti (1969, 1972) entreprit une investigation systématique des réactions émotionnelles associées à des lésions hémisphériques droites ou gauches. Après étude de 150 puis 160 patients atteints de lésions unilatérales droite ou gauche, il put individualiser la présence de trois tableaux neurologiques distincts ; chez certains patients, l'existence d'un tableau dépressif sévère évoquait clairement la réaction catastrophique de Goldstein : angoisse, crises de larmes, refus de participer à l'examen ... Chez d'autres, l'attitude d'indifférence était au premier plan : anosognosie, minimisation de l'hémiplégie, comportement d'indifférence, tendance aux calembours. Chez d'autres enfin, existait au-delà d'une simple indifférence, un véritable refus de la maladie, un déni plus ou moins total et quasi-déirant, volontiers accompagné d'autres manifestations franchement psychiatriques telles qu'un rejet des membres paralysés, un délire de non appartenance de l'hémicorps, de membre surnuméraire, voire une expression de haine envers les membres paralysés. Rapportant chacun de ces tableaux au siège de la lésion causale, Gainotti retrouve une relation statistique très significative entre (1) réaction catastrophique et lésion gauche et (2) indifférence affective et lésion droite. Quant au troisième groupe de symptômes, ils étaient également préférentiellement liés à des lésions droites, mais de façon apparemment distincte de ceux du second groupe, c'est-à-dire sans être nécessairement associés à l'indifférence, ce dernier point en faisant un trouble séparé et plus complexe que la simple indifférence affective, une véritable désorganisation du comportement émotionnel. Finalement, discutant les deux premiers (et principaux) syndromes rencontrés, Gainotti en propose une interprétation encore présente dans ses écrits les plus récents (Gainotti 1989a, 1989b, 1994, 1997) : l'indifférence affective des lésions droites est un comportement fondamentalement et radicalement inapproprié qui traduit la spécialisation de l'hémisphère droit dans le contrôle de processus spécifiques au fonctionnement émotionnel de l'individu, alors que la "réaction catastrophique" n'est pas autre chose qu'une manifestation psychologique, certes spectaculaire mais "normale" et en tout cas adéquate, chez un individu réalisant l'intensité de son déficit moteur et langagier. En d'autres termes, il est "normal" que l'hémiplégique droit soit angoissé et déprimé ; ce qui est anormal c'est que l'hémiplégique gauche ne le soit pas. Comme cela sera développé plus

loin dans cet article, cette interprétation n'est pas la seule possible et d'autres arguments cliniques et expérimentaux existent en faveur d'une interprétation quelque peu différente.

## 2. Étude des dépressions consécutives aux lésions hémisphériques gauches

Des études systématiques de la survenue d'états dépressifs après lésions focales (essentiellement vasculaires) droites et gauches ont fourni des arguments pour un point de vue distinct de celui de Gainotti. Ce sont essentiellement les travaux de Robinson et de son équipe (Robinson et Szetela, 1981 ; Robinson et al., 1984) qui ont démontré, de façon assez convaincante, que les cérébro-lésés gauches étaient plus enclins à présenter des symptômes dépressifs que les cérébro-lésés droits. En général, le diagnostic de dépression reposait sur le score obtenu par les patients à des échelles d'inspiration psychiatrique, ce qui a été très critiqué dans la mesure où il est bien délicat d'appliquer ce genre d'échelles à des patients neurologiques (Gainotti, 1994). Quoi qu'il en soit, Robinson est allé plus loin que la simple dichotomie droite/gauche, puisqu'il prouve que la topographie intra-hémisphérique de la lésion est au moins aussi importante que l'hémisphère lésé. Ainsi, il a été démontré à plusieurs reprises par cette même équipe que le degré de dépression est directement dépendant de la proximité de la lésion du pôle frontal. En d'autres termes, plus la lésion est antérieure dans l'hémisphère gauche, plus elle est susceptible d'entraîner une dépression sévère. A un moindre degré, l'effet inverse peut être observé lors de lésions droites, les sujets semblant d'autant plus déprimés que la lésion est plus postérieure. En outre, Robinson et al. (1984) montrent que l'humeur est indépendante du degré d'altération cognitive, puisque l'effet observé, quant aux scores plus élevés de dépression dans les lésions antérieures gauches, est toujours présent même après avoir contrôlé le degré de trouble du langage (chez ces patients souvent aphasiques). Pour Robinson, cet effet unilatéral serait la conséquence d'une organisation asymétrique des afférences dopaminergiques provenant du tronc cérébral et aboutissant au cortex frontal. Toutefois, il faut noter qu'il existe bien peu de preuves d'une

telle asymétrie des circuits dopaminergiques chez l'homme. Plus récemment, Starkstein et al. (1987) ont montré que ce gradient intra-hémisphérique de la dépression après lésion focale était également présent pour les lésions sous-corticales, i.e. plus la lésion touche la partie antérieure des ganglions de la base du côté gauche, plus la dépression est sévère, ce qui pourrait contribuer à attribuer la dépression par lésion frontale gauche à une désactivation du lobe frontal par perte de ses afférences sous-corticales.

### 3. Inactivation barbiturique et latéralisation hémisphérique des émotions

Une autre objection au point de vue de Gainotti est issue d'études consacrées à l'analyse du comportement émotionnel de sujets ayant subi une inactivation temporaire d'un hémisphère (test de Wada ou test à l'amytal). L'injection d'un barbiturique dans l'artère carotide interne permet d'inactiver durant quelques minutes un hémisphère chez un sujet par ailleurs conscient (dans le but, le plus souvent, de déterminer, avant une intervention neurochirurgicale, quel hémisphère est dominant pour le langage). Les premières études du comportement émotionnel des sujets durant cette période d'inactivation (Terzian, 1964 ; Rossi et Rosadini, 1967) ont confirmé la plus grande fréquence de réactions d'indifférence voire d'euphorie après injection droite qu'après injection gauche. En revanche, ces mêmes travaux ont également rapporté des réactions dépressives plus fréquentes lors d'injections gauches, ce qui semble invalider la thèse de Gainotti. En effet, il n'est alors plus possible d'imputer la réaction dépressive à une simple conséquence du handicap, puisqu'ici le sujet n'a généralement pas le temps de réaliser qu'il est paralysé, et que la réaction émotionnelle persiste après la régression de la paralysie. Au contraire, le fait qu'une inactivation hémisphérique gauche provoque les mêmes effets sur l'humeur qu'une lésion persistante inciterait à penser que dans les deux cas la perte de l'activité de l'hémisphère gauche a supprimé ou réprimé un "centre" cérébral qui assurerait en temps normal le maintien de l'humeur au-dessus d'un certain seuil. Une autre interprétation proche de la précédente serait d'imaginer que la

lésion gauche ait entraîné la rupture d'une balance physiologique entre deux régions impliquées dans la régulation de l'affect, ou la suppression d'une inhibition normalement exercée par l'hémisphère gauche sur l'hémisphère droit, dont le rôle serait d'interpréter les stimuli ayant un effet délétère potentiel sur l'organisme, déclenchant des sentiments globalement négatifs ; la nature exacte de cet effet inhibiteur ne peut cependant pas être mieux précisée. Enfin, une position extrême, mais qui, comme nous le verrons, connaît quelques supports empiriques, serait que chaque hémisphère contienne un "centre émotionnel" aux caractéristiques opposées, l'un (le droit) spécialisé dans le contrôle et la production des émotions "négatives", l'autre, le gauche, dans les émotions "positives". Gainotti conteste ce dernier type d'explication, soulignant à juste titre le caractère simpliste et probablement erroné d'une conception qui mettrait sur le même plan deux comportements aussi différents qualitativement que l'indifférence affective et la réaction catastrophique.

De fait, des études plus récentes utilisant le test de Wada ont donné des résultats plus partagés que les études initiales. En premier lieu, Kolb et Milner (1981) n'observent, sur 104 tests de Wada, que 5% de cas de dépression, les réactions euphoriques étant retrouvées indifféremment après inactivation droite ou gauche. De même, Kurthen et al. (1991) n'ont également retrouvé que 4 dépressions sur 159 sujets subissant une injection d'amytal et, ce, sans effet hémisphérique significatif. Ces résultats discordants ont pu être interprétés de différentes manières. En premier lieu, le faible pourcentage de perturbations affectives dans les études les plus récentes pourrait être lié à l'effet global du barbiturique en raison de doses plus importantes (Silberman et Weingartner, 1986), provoquant entre autres une somnolence prolongée rendant difficile l'appréciation de l'humeur (Rey et al., 1991). Par ailleurs, les injections droites et gauches concernaient parfois les mêmes sujets (à quelques jours d'intervalle), parfois des sujets différents.

Deux études bien contrôlées semblent pourtant retrouver à nouveau des résultats compatibles avec les constatations originelles. Lee et al. (1990), sur 44 épileptiques ayant reçu un test à l'amytal, retrouvent 26 cas de réactions émotionnelles avérées. Parmi ces cas, un lien significatif est retrouvé entre réaction d'euphorie (rire, allégresse) et injection

droite, et entre réaction dépressive (pleurs) et injection gauche. Toutefois, les auteurs signalent que les réactions émotionnelles sont plus fréquentes dans un groupe ayant reçu une dose plus importante d'amytal, ce qui pourrait suggérer un effet propre du barbiturique. Enfin, dans une étude rétrospective de 73 patients épileptiques de l'Hôpital Saint-Anne à Paris ayant subi un test à l'amytal droit et gauche (à au moins 3 jours d'intervalle), Rey et al. (1991) retiennent 23 cas dont la latéralisation du langage a pu être clairement établie et chez lesquels une réaction affective caractérisée a été consignée. Aucun effet significatif du côté de l'injection n'a été retrouvé. Toutefois, un tel effet apparaît si on prend en compte la latéralisation du langage. Les réactions affectives se répartissent alors de la manière suivante : 3 cas ayant eu une réaction euphorique aux deux injections, 1 cas ayant eu une réaction dépressive aux deux injections, 8 cas ayant eu une réaction dépressive après injection de l'hémisphère dominant pour le langage, 7 cas ayant eu une réaction euphorique après injection de l'hémisphère non dominant, 4 cas après injection de l'hémisphère dominant. Le lien entre euphorie et côté de l'injection est marginalement significatif en faveur de l'hémisphère mineur, mais celui entre dépression et côté de l'injection est statistiquement très significatif.

Ce dernier résultat est particulièrement important car, d'une part, il lève le doute existant sur la validité du test de Wada pour évaluer la latéralité des émotions, confirmant par la même les données préliminaires suggérant le rôle de l'hémisphère gauche dans certains aspects du contrôle émotionnel, et, d'autre part, il suggère que ce rôle est dépendant de la dominance de cet hémisphère pour le langage.

Les relations entre langage et émotions sont complexes et ont surtout été étudiées à la lumière de l'étude de patients souffrant spécifiquement de troubles des composantes émotionnelles du langage (aprosodies).

## LATÉRALISATION HÉMISPHERIQUE DES ÉMOTIONS : PREUVES CLINIQUES ET EXPÉRIMENTALES DANS LA MODALITÉ AUDITIVO-VERBALE

### 1. Aprosodies et troubles des composantes émotionnelles du langage après lésion cérébrale

Le langage humain a comme fonction essentielle de communiquer du sens au travers d'un système de symboles organisés en fonction de règles au niveau phonologique, morphologique, lexical, syntaxique et pragmatique. C'est ce qu'on appelle les composants linguistiques ou propositionnels du langage, dont l'organisation, dans la production d'un discours, par exemple, donne lieu à une ligne articulatoire qui serait quelque peu 'squelettique' si elle n'était agrémentée de variations permanentes de hauteur sonore qui caractérisent ce qu'on appelle la prosodie. Dans certaines langues, ces variations sont particulièrement importantes car porteuses de sens en elles-mêmes : c'est le cas des langues à tons, comme le Chinois ou certaines langues africaines. Bien que de moindre importance, ces aspects mélodiques de la parole ont également, dans les principales langues occidentales, un rôle important à jouer pour moduler ou renforcer certains aspects linguistiques (exclamations, interrogations, etc.). Cette prosodie à contenu sémantique est dite intrinsèque par opposition à la prosodie émotionnelle qui sert, elle, à véhiculer les attitudes et les émotions. Cette prosodie émotionnelle, faite de variations diverses de la ligne mélodique, intonations, accents et pauses qui émaillent le discours, a certainement un rôle capital dans la communication, bien que non proprement linguistique.

En pathologie humaine, certaines lésions cérébrales sont susceptibles de modifier spécifiquement les aspects prosodiques du langage. Dans certains cas, il s'agit de troubles associés à l'aphasie, généralement par lésion des aires périsylviennes du langage de l'hémisphère gauche (par exemple dans l'aphasie de Broca). Dans d'autres cas, qui nous intéresseront plus spécialement, les aspects prosodiques du langage sont seuls touchés, le contenu linguistique de la parole restant intact : on parle d'aprosodies ou de dysprosodies. Kenneth Heilman et son équipe ont, dès les années 70, testé des patients cérébro-lésés droits et gauches dans

leurs capacités de reconnaître des émotions imprimées à des segments de phrases (Heilman et al., 1975). Les patients écoutaient par exemple la phrase "the boy went to the store" lue sur plusieurs tonalités prosodiques différentes (gaie, triste, coléreuse et indifférente) et devaient décider de l'émotion correspondante. Sur cette épreuve, les cérébro-lésés droits se sont avérés bien inférieurs aux cérébro-lésés gauches, bien que ces derniers n'eussent pas une performance maximale. En outre, ces auteurs (Tucker et al., 1977) ont montré que les cérébro-lésés droits ont également des difficultés à discriminer deux phrases prononcées avec des intonations différentes, suggérant que leur déficit se situe à un niveau plutôt perceptif que cognitif, puisqu'il ne s'agissait pas là de déterminer le type d'émotion, mais seulement de comparer l'intonation des deux phrases. Enfin, dans la même étude, les cérébro-lésés droits présentaient également de grandes difficultés à donner eux-mêmes une intonation affective à une phrase sémantiquement neutre.

En fait, ce sont deux autres neurologues américains, Elliot Ross et Marsel Mesulam (1979), qui ont donné ses lettres de noblesse au concept d'aprosodie par la publication de deux cas particulièrement illustratifs du handicap que ce trouble peut provoquer. Dans les deux cas, il s'agissait de sujets de sexe masculin, ayant souffert d'infarctus touchant les régions frontale et pariétale de l'hémisphère droit et qui consultèrent à distance de leur accident vasculaire pour une difficulté à imprimer des émotions à leur langage et à leurs gestes. Un des patients était un maître d'école qui, en dépit d'une monoplégie du membre supérieur gauche, avait pu reprendre son activité professionnelle, mais se plaignait "de ne plus pouvoir mettre de l'émotion dans sa voix et ses actions, de telle sorte que ses élèves ne savaient pas s'il était en colère ou s'il plaisantait". L'autre patient était un chirurgien qui rencontrait d'importants problèmes familiaux. Quand il voulait formuler une demande auprès de sa femme, il ne pouvait que prendre le ton d'un ordre autoritaire, même si son but était de "demander gentiment une faveur".

Aucun des deux patients n'avait de difficulté à percevoir l'expression des émotions chez autrui et les deux insistaient sur le fait qu'ils expérimentaient intérieurement les émotions de façon normale. Toutefois, leur voix monotone et leur absence de gestes donnaient une allure de platitude de l'affect, voire l'impression qu'ils étaient déprimés. L'hypothèse

des auteurs était alors que l'hémisphère droit était dominant pour l'organisation des composantes prosodiques du langage et pour le comportement gestuel émotionnel. D'autres travaux ont par la suite permis de préciser que, si les aspects linguistiques de la prosodie pouvaient être perturbés après lésion droite ou gauche, seules les lésions droites donnaient des perturbations de la composante affective de la prosodie.

Finalement, il existe donc des aprosodies expressives, comme dans le cas des deux derniers patients cités, des aprosodies réceptives, et probablement des aprosodies mixtes, où les deux aspects sont déficitaires. Cette distinction rappelle bien sûr celle classiquement admise pour les aphasies par lésion gauche, et la question qui vient dès lors à l'esprit est de savoir s'il existe une topographie intra-hémisphérique préférentielle pour chacun de ces types.

En 1981, Ross publie un article provocateur dans lequel il décrit 10 patients avec lésion hémisphérique droite dont la topographie est précisée au scanner cérébral. En utilisant une méthode d'examen parallèle à celle qu'on utilise classiquement pour l'examen de l'aphasie, il en arrive à décrire 6 types différents d'aprosodies, strictement superposables aux 6 principaux types d'aphasie. Enfin, Ross insiste sur un point à ses yeux capital pour son intérêt clinique : la fréquente dissociation entre le trouble de la communication des émotions que réalisent les aprosodies et l'état affectif réel sous-jacent. Ainsi, il décrit (Ross et Rush, 1981) une patiente souffrant d'un infarctus sylvien droit avec une aprosodie qu'il qualifie de "transcorticale mixte" (par analogie avec l'aphasie transcorticale mixte où les sujets ont à la fois un défaut majeur de spontanéité de l'expression et un trouble massif de la compréhension). Verbalement, cette patiente niait fermement être déprimée, mais en fait présentait une anorexie sévère, avec insomnie, irritabilité et une absence de stimulation par la dexaméthasone. Après traitement antidépresseur, ses troubles comportementaux se sont spectaculairement améliorés de même que sa sécrétion de cortisol. Son comportement affectif resta cependant identique avec, en particulier, l'apparente indifférence que lui conférait l'aprosodie. Cette observation a le mérite de poser le problème de la dissociation possible entre l'apparence affective et l'état thymique sous-jacent. En particulier, une indifférence affective peut masquer une authentique dépression, comme elle peut au contraire donner une fausse

impression de dépression. Mais elle soulève également le problème du rôle de chaque hémisphère dans les comportements observés.

Plus récemment, en effet, le dogme du contrôle exclusif de la prosodie par l'hémisphère droit a été contesté par plusieurs études mettant en évidence une aprosodie après lésion gauche (voir par exemple Van Lanker et Sidtis, 1992 ; Cancelliere et Kertesz, 1990). Pour Weniger (1993), la latéralisation du traitement prosodique serait déterminée par le caractère linguistique ou paralinguistique du stimulus : la prosodie appliquée à des segments de phrase serait plutôt hémisphérique gauche, alors que la prosodie supra-segmentale serait hémisphérique droite. Dans un travail récent, Ross et al. (1997), semblant abandonner une classification trop rigide des aprosodies selon le modèle de l'aphasie, distinguent un profil typiquement aprosodique, qui serait le fait de lésion droites exclusivement, et un profil hémisphérique gauche, dans lequel la lésion s'étendrait aux fibres calleuses, expliquant le trouble par une perte de l'intégration inter-hémisphérique. Une observation d'aprosodie transitoire après lésion calleuse (Klouda et al., 1988) pourrait aller dans ce sens.

En définitive, il ressort de ces études sur l'aprosodie une vision du rôle de l'hémisphère droit comme étant spécialisé dans les "représentations communicatives non verbales" (Blonder et al., 1991) ou encore un "lexique affectif non-verbal" (Bowers et al., 1993). Par exemple, Blonder et al. démontrent d'élégante manière que des sujets aprosodiques par lésion droite sont significativement inférieurs à des sujets normaux ou cérébro-lésés gauches dans leur capacité à juger du contenu de phrases dépeignant des *expressions* émotionnelles ("des larmes coulent de ses yeux", "il menace du poing"), mais n'éprouvent pas de difficulté particulière à comprendre le *contenu* émotionnel de phrases ("c'était le troisième anniversaire de la mort de votre enfant"). Selon ces auteurs, ces résultats impliquent que le rôle de l'hémisphère droit dans le traitement de la prosodie ne peut pas se réduire à une spécialisation dans le traitement d'un certain type de signal acoustique. De la même manière, comme nous le verrons plus bas, on ne peut pas ramener la spécialisation de l'hémisphère droit pour le traitement des expressions émotionnelles de visages à une propriété particulière lui conférant une supériorité dans le traitement des visages en général. En d'autres termes, il

apparaît clairement nécessaire de distinguer, d'une part, le niveau perceptif et les spécificités qui font que l'hémisphère droit est sans doute mieux "outillé" que le gauche pour traiter certains stimuli (visages, variations de hauteur tonale d'un son) et, d'autre part, le niveau du traitement émotionnel qui est probablement dérivé du précédent mais qui en est distinct, comme en témoignent, entre autres, les preuves de dissociations entre les deux niveaux, en particulier comme nous le reverrons, dans le traitement des visages.

## 2. Travaux expérimentaux dans la modalité auditive et auditivo-verbale

Si l'étude du traitement hémisphérique de la prosodie émotionnelle peut se faire de manière relativement simple, par une analyse comportementale, chez les sujets cérébro-lésés, il n'en va pas de même chez le sujet sain, où les investigations doivent nécessairement utiliser un artifice expérimental, le *test d'écoute dichotique*. Ce test, conçu initialement pour évaluer la dominance de l'hémisphère gauche dans le langage, est basé sur le principe qu'en situation de compétition entre deux messages présentés simultanément à chaque oreille, celui reçu par l'oreille droite est traité préférentiellement par l'hémisphère gauche et vice versa. Ainsi, lorsqu'on présente en condition dichotique des paires de mots à un groupe de témoins neurologiquement sains, on observe généralement en moyenne une légère supériorité de l'oreille droite pour l'identification et la répétition des mots.

Dès les années 70, divers travaux ont utilisé l'écoute dichotique pour montrer la supériorité de l'hémisphère droit dans le traitement des aspects émotionnels du langage (Haggard et Parkinson, 1971 ; Carmon et Nachshon, 1973 ; Zurif, 1974 ; Blumstein et Cooper, 1974). Haggard et Parkinson, par exemple, ont présenté des paires comprenant dans une oreille une phrase prononcée sur une tonalité émotionnelle (colère, ennui, gaieté et détresse) et dans l'autre un babillage sans signification et ont montré chez la grande majorité des sujets testés un avantage de l'oreille gauche. Mais la première étude de ce type reconnue comme réellement contributive est celle de Ley et Bryden (1982), de l'Univer-

sité de Waterloo, en Ontario. Ces auteurs ont tout d'abord demandé à des locuteurs de lire des phrases sur diverses intonations (neutre, gaie, triste, et en colère) et ont soumis ces phrases à des juges neutres afin de s'assurer de la validité du matériel. Chaque phrase était appariée avec une phrase prononcée sur un ton neutre par un locuteur différent. Les sujets devaient écouter une oreille en particulier et rapporter le contenu de ce qu'ils avaient entendu à cette oreille. A chaque essai, les sujets devaient donc classifier l'émotion entendue et rapporter le contenu sur une grille de cotation comportant à la fois les mots et les émotions, selon un protocole de réponse en choix multiple. L'avantage de cette procédure est qu'elle permettait d'évaluer à la fois la spécialisation de l'hémisphère gauche dans les aspects linguistiques du stimulus, en mesurant les réponses correctes en identification de mots, et la latéralisation pour la perception du contenu émotionnel ; le nombre de bonnes réponses par oreille et par condition était pris en compte pour le calcul des performances. Comme prévu, les sujets étaient plus précis dans leur jugement de la tonalité émotionnelle pour les phrases entendues de l'oreille gauche et dans le même temps plus performants pour identifier les mots contenus dans la phrase entendue de l'oreille droite. Dans cette première étude, aucun effet particulier du type d'émotion ne fut retrouvé. Un résultat tout à fait similaire, avec une différence peut-être encore plus nette entre les deux conditions, fut ensuite retrouvé chez des enfants de trois groupes d'âge de 5 à 14 ans (Saxby et Bryden, 1984), avec en plus un léger effet du sexe – les différences latérales étant plus nettes chez les filles – mais pas d'effet de la manualité, droitiers et gauchers se comportant de la même manière. Bien que les performances aient été globalement meilleures dans le groupe le plus âgé, le degré de supériorité de l'hémisphère droit pour la tâche émotionnelle n'a pas montré de modification entre les trois tranches d'âge, ce qui suggère la précocité et la robustesse de cet effet.

Quelques années plus tard, le même groupe de Waterloo (Bryden et MacRae, 1988), observant la persistance de certaines questions non résolues (comme celle de la latéralisation différente selon la valence émotionnelle positive ou négative des stimuli), s'est à nouveau penché sur la question en utilisant une procédure quelque peu différente, avec comme objectif précis de tester à la fois les deux modalités, verbale et émotion-

nelle, et en outre de comparer au sein de la modalité émotionnelle l'effet éventuel du caractère positif ou négatif de l'émotion. Le protocole, d'une simplicité limpide, comportait 4 mots anglais bisyllabiques ("power", "bower", "dower" et "tower"), chacun des mots étant prononcé par un locuteur masculin sur 4 tonalités affectives différentes : gaie, triste, en colère et neutre. Les mots bisyllabiques ont été choisis pour permettre au locuteur de transmettre un tonalité émotionnelle (non possible sur des paires monosyllabiques, comme cela est plus souvent réalisé dans les tests dichotiques). Les paires étaient faites de toutes les combinaisons duelles des 4 mots prononcés sur chacune des 4 intonations. Le sujet devait simplement répondre s'il entendait, parmi un des deux éléments de la paire, une cible donnée avant chaque bloc d'essais (un des 4 phonèmes pour la condition verbale, une des 4 émotions pour la condition émotionnelle). Le test fut réalisé auprès de 32 sujets adultes normaux (16 de chaque sexe). Le seul effet retrouvé fut une interaction très significative entre la tâche (verbale/émotionnelle) et l'oreille (droite/gauche), dans le sens attendu (supériorité de l'oreille droite pour la condition verbale et gauche pour la condition émotionnelle). Il n'y avait pas d'effet du sexe mais, parmi les 4 émotions, il y eut un effet de la valence, puisque l'avantage de l'oreille gauche s'est avéré significativement plus net pour les deux émotions négatives. Il faut noter que dans cette étude, méthodologiquement remarquable, un biais pouvait cependant avoir été introduit par le fait que chaque sujet n'avait à répondre que sur une seule émotion. Une étude complémentaire de la même équipe (Bryden et al., 1991) a spécifiquement exploré l'effet de la latéralisation manuelle. Chez les gauchers, l'avantage de l'oreille droite pour la condition verbale s'est avéré un peu moindre que chez les droitiers, mais celui de l'oreille gauche en condition émotionnelle était plus net. L'avantage de l'oreille gauche était le plus net lorsque l'émotion à repérer était la colère. Enfin, le même groupe canadien (Bulman-Fleming et Bryden, 1994) a réalisé une épreuve combinée où les sujets devaient identifier non plus soit un mot, soit une tonalité affective, mais un mot *prononcé sur une tonalité affective* donnée. Ici encore, l'avantage de l'oreille droite en verbal et gauche en émotionnel furent retrouvés, mais l'un n'étant pas corrélé avec l'autre, ce qui laisse présumer qu'ils répondent à deux processus distincts. Dans une étude très similaire, nous avons retrouvé le même

indicateur des états émotionnels internes de l'individu et un élément crucial de sa théorie adaptative. Cela dit, la démonstration de l'existence de circuits particuliers pour la reconnaissance des visages, et la constatation de liens étroits entre visages et affectivité, n'impliquent pas que ces mêmes circuits servent à conférer une signification émotionnelle à ces visages. Par exemple, divers travaux chez des sujets prosopagnosiques ont insisté sur la possibilité de dissociations entre l'incapacité à reconnaître ou exprimer une quelconque familiarité devant des visages connus et certains indices prouvant la persistance d'un traitement de nature émotionnelle. Bauer (1984) puis Tranel et Damasio (1985) ont montré, en mesurant leur réactivité électrodermale, que des prosopagnosiques réagissaient affectivement de manière différente selon qu'on leur présentait des visages connus ou inconnus d'eux, alors qu'ils ne manifestaient sur le plan comportemental pas plus de familiarité pour les uns que pour les autres. Des résultats similaires ont été obtenus en utilisant la méthode des potentiels évoqués (Renault et al., 1989). De même, Tranel et al. (1988) ont montré que 4 sujets sévèrement prosopagnosiques étaient cependant capables d'identifier l'expression des visages sans erreur. Cette dissociation entre identification faciale et émotionnelle n'est pas une règle intangible (voir par exemple Habib, 1986), mais sa démonstration dans certains cas au moins prouve que le substrat cérébral de la reconnaissance des visages est certainement distinct de celui de l'identification des expressions émotionnelles. De fait, un grand nombre de travaux expérimentaux ont visé à élucider les mécanismes hémisphériques de la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles. Nous passons ci-dessous en revue les principaux de ces travaux avant d'envisager ceux consacrés à la latéralisation d'autres aspects des émotions faciales.

### **1. Perception des émotions faciales : supériorité de l'hémisphère droit**

Les premières constatations d'une latéralisation des mécanismes menant à l'identification des expressions émotionnelles faciales remontent à la fin des années 70 et reposaient sur une méthodologie qui a depuis lors été largement utilisée, celle de la présentation tachistoscopique. Il s'agit

de présenter très brièvement à des sujets neurologiquement intacts deux images simultanées, chacune dans une moitié du champ visuel. Ce paradigme repose sur le principe que l'information ainsi présentée dans l'hémichamp gauche parvient en premier lieu à l'hémisphère droit et vice versa, de sorte que la comparaison des performances (taux d'identification, appariements, temps de réponse...) entre les images présentées à droite et celles présentées à gauche permet d'évaluer l'aptitude respective de chaque hémisphère dans la tâche en question. Landis et al. (1979) ont ainsi montré que des sujets neurologiquement sains répondaient plus rapidement quand ils avaient à discriminer des objets projetés à droite et des émotions faciales projetées à gauche. La supériorité de l'hémisphère droit dans ce type de protocole avait déjà été documentée pour la reconnaissance des visages, mais il a été prouvé que cet avantage hémisphérique droit est plus net pour l'identification d'expressions émotionnelles que pour la seule reconnaissance des visages (Ley et Bryden, 1979). Par la suite, ces faits ont été confirmés par plusieurs travaux similaires (Pizzamiglio et al., 1983 ; Strauss et Moscovitch, 1981), avec quelques divergences cependant, comme la constatation d'un effet seulement chez les femmes (Ladavas et al., 1980), ou seulement chez les hommes (Safer, 1981). Enfin, Ladavas et al. (1980) ont montré une augmentation des temps de réaction lors de présentation à l'hémisphère droit seulement pour les expressions tristes. Cette dernière constatation soulève la question, largement débattue par la suite (et non encore résolue) de la spécificité de l'hémisphère droit pour les expressions négatives, point sur lequel nous reviendrons plus bas.

Hormis la présentation tachistoscopique de visages entiers, une autre méthodologie a été imaginée, ayant également pour but de tester et de comparer les aptitudes de chaque hémisphère dans la perception des expressions émotionnelles faciales. Il s'agissait de fabriquer artificiellement des "chimères" de visages (ou visages composites) faits de deux moitiés d'un même visage, l'une présentant une expression neutre, l'autre une expression émotionnelle (Campbell, 1978 ; Heller et Levy, 1981). Dans ce type d'expériences, les expressions étaient mieux identifiées lorsqu'elles concernaient la partie de la photographie présentée dans l'hémichamp gauche du sujet (partie droite des visages), suggérant ici encore la supériorité de l'hémisphère droit.

## 2. Perception des expressions faciales : rôle de la valence affective

Dans les travaux cités ci-dessus, les visages ayant servi aux expériences étaient généralement des photographies d'acteurs à qui ont demandé de simuler les principales émotions présumées refléter des états émotionnels aisément et universellement reconnaissables, tels que la peur, la colère, la surprise, la tristesse, la gaieté... Tenant compte de la question déjà évoquée du rôle respectif de chaque hémisphère dans des aspects différents du contrôle émotionnel, les chercheurs ont ensuite tenté de distinguer l'effet d'expressions émotionnelles positives et négatives. Les résultats les plus convaincants, bien qu'ultérieurement très discutés, ont été ceux de Patricia Reuter-Lorenz et ses collaborateurs (1981, 1983). Utilisant ici encore la technique des champs divisés, présentant toujours un visage à expression neutre dans un hémichamp et un visage à expression triste ou gaie dans l'autre hémichamp, ces auteurs ont retrouvé un avantage hémisphérique droit pour les expressions tristes et gauche pour les expressions gaies. Ces résultats ont donné lieu à plusieurs tentatives de réplification dont la plupart ont échoué (Hirshmann et Safer, 1982 ; Thompson, 1984). McLaren et Bryson, ont réalisé une expérience similaire à celles de Reuter-Lorenz et al., à la différence près que dans le premier cas la tâche proposée aux sujets était de choisir le plus "émotionnel" des deux visages, alors que les sujets de McLaren et Bryson devaient choisir le visage qui les faisaient "se sentir mieux ou moins bien". En outre, ces auteurs ont contrôlé l'"effet poseur" (c'est-à-dire l'éventualité que l'effet observé soit lié non à la latéralisation perceptive du sujet examiné, mais à l'asymétrie faciale du personnage photographié). En tout état de cause, ces auteurs retrouvèrent des résultats différents de ceux de Reuter-Lorenz, puisque l'avantage revenait à l'hémisphère droit, quelle que soit la valence émotionnelle du stimulus. Plus récemment, Moretti et al. ont également retrouvé un avantage pour l'hémisphère droit, mais seulement pour les expressions tristes. Enfin, Burton et Levy (1989) ont retrouvé un avantage de l'hémisphère gauche pour les émotions positives et droit pour les négatives, mais ce seulement chez les sujets de sexe féminin. Citons ici un travail utilisant la méthode des "chimères" (Braun et al., 1988) qui retrouve des dissociations difficilement conciliables avec les résultats précédents (avantage

de l'hémisphère gauche pour tristesse, latéralisation droite pour joie, dégoût et colère).

Ainsi, dans leur ensemble, les différentes études testant la reconnaissance d'expressions émotionnelles tendent à montrer que l'avantage de l'hémisphère droit est plutôt global que spécifique à certaines émotions. En outre, il est intéressant de noter que, de même que pour la modalité auditive, cette supériorité de l'hémisphère droit est plus marquée pour les expressions faciales d'émotions négatives.

## 3. Perception des expressions faciales chez les cérébro-lésés

Les troubles affectifs consécutifs à des lésions latéralisées peuvent être appréhendés soit chez des patients isolés dont le trouble constitue un handicap suffisamment important, comme cela est le cas, nous l'avons vu, des aprosodies après lésion droite, soit par l'étude de séries de patients chez lesquels une anomalie plus discrète pourra être mise en évidence, essentiellement par comparaison entre un groupe de lésions droites et un groupe de lésions gauches. Telle est la démarche qu'ont suivie Kolb et Taylor, en 1981, pour tenter d'évaluer l'incidence respective de déficits de la reconnaissance des expressions émotionnelles faciales après lésion droite et gauche. La tâche demandée aux patients, relativement simple, consistait à apparier les visages selon leur expression émotionnelle. Les auteurs retrouvent un déficit net chez les cérébro-lésés droits, déficit qui ne se retrouve pas après lésion gauche. Ces premières constatations ont été très généralement retrouvées ultérieurement (Cicone et al., 1990 ; DeKosky et al., 1980 ; Borod et al., 1986 ; Bowers et al., 1987 ; Mandal et al., 1991, 1996). Tous ces travaux ont confirmé grosso modo la supériorité de l'hémisphère droit manifestée dans les expériences réalisées chez des individus neurologiquement intacts. Toutefois, très peu de ces travaux se sont intéressés à une localisation plus précise, au sein de l'hémisphère droit, des régions impliquées. Récemment, Adolphs et al. (1996) ont testé la reconnaissance de l'expression émotionnelle du visage chez des cérébro-lésés, avec une étude de la topographie lésionnelle en fonction du déficit. Ces auteurs ont retrouvé un déficit d'identification des émotions négatives (peur et tristesse, en

particulier) seulement en cas de lésion droite. En outre, ils démontrent que ce sont les lésions du lobe pariétal inférieur et cortex temporo-occipital inféro-interne qui corrélaient le mieux avec le déficit. Enfin, citons ici un travail (Ahern et al., 1991) où les auteurs ont demandé à des sujets soumis au test à l'amytal d'évaluer l'intensité émotionnelle de visages présentés avant, pendant et après inactivation hémisphérique par amytal intra-carotidien. La charge émotionnelle a été cotée comme étant plus faible pendant l'inactivation hémisphérique droite, ce autant pour les émotions positives que négatives.

Ainsi, il se dégage de ces études concernant la perception des émotions faciales chez le sujet sain comme cérébro-lésé que l'hémisphère droit est spécifiquement impliqué dans cette activité, que sa supériorité est probablement plus nette pour les expressions négatives, mais concerne également, bien qu'à un moindre degré, les émotions positives, et surtout que cette aptitude semble indépendante des aptitudes perceptives plus générales habituellement attribuées à cet hémisphère. A ce propos, Etcoff (1989) suggère que le rôle de l'hémisphère droit dans la reconnaissance des émotions est probablement le fait de circuits particuliers, chacun étant spécialisé dans un type d'information, organisés sous forme de "canaux" distincts capables d'extraire l'information. Ce point de vue n'est cependant pas partagé de tous, certains suggérant au contraire que la capacité de l'hémisphère droit est une aptitude multimodale, pouvant englober par exemple à la fois la reconnaissance de l'expression faciale et de la prosodie (Schmitt et al., 1997).

#### 4. Contrôle hémisphérique des expressions faciales

Dans un contexte différent, divers travaux ont abordé un problème distinct de celui de la perception hémisphérique des émotions faciales, celui des relations entre hémisphères et expression des émotions. Cette question était, on l'a vu, au centre des investigations cliniques qui ont mené au concept d'aprosodie dans le domaine de l'expression verbale. Du reste, les patients aprosodiques après une lésion de l'hémisphère droit étaient souvent décrits comme amimiques et peu expressifs au niveau de leur motricité faciale. Divers travaux expérimentaux se sont

donné pour but de mettre en évidence un contrôle asymétrique du cerveau sur les expressions faciales. L'un des premiers a été celui de Sackeim et al. (1978), qui ont demandé à des évaluateurs neutres de juger de l'expressivité de chimères faites de deux hémifaces droites (dont une moitié est donc identique à l'autre mais renversée par rapport à la verticale) ou de deux hémifaces gauches. Les photographies représentaient des expressions spontanées posées ou des sourires spontanés. Le résultat des cotations a montré que les émotions négatives (tristesse, peur, dégoût, colère) sont jugées plus intenses sur les chimères d'hémifaces gauches, mais aucune différence n'a été mise en évidence pour les sourires spontanés. Des résultats similaires ont été obtenus chez l'enfant par Rubin et Rubin (1980), qui montrèrent en outre un effet de la manualité, 70% des droitiers jugeant les chimères gauches plus expressives, alors que 50% des gauchers n'ont pas de préférence. Ainsi, il apparaît que cet effet peut être lié non pas à la latéralité du poseur mais à celle du cotateur. De fait, Gilbert et Bakan (1973) avaient montré que des chimères droites étaient jugées plus similaires à l'original, ce qui traduisait à l'évidence le fait que le cotateur dérivait son jugement facial principalement de la partie gauche de l'original (donc correspondant à l'hémiface droite du poseur). De même, Levy et al. (1983) ont fait réaliser des jugements d'expressivité de chimères combinées (mi-sourire/mi-neutres). Les sourires apparaissant dans l'hémichamp gauche de l'examineur sont jugés plus expressifs (qu'il s'agisse du côté droit ou du côté gauche, inversé, du poseur).

On admet toutefois que la moitié gauche du visage est objectivement plus expressive que la droite, comme cela a été démontré de manière répétée (Borod et Caron, 1980 ; Borod et al., 1981, 1983). En outre, Schiff et MacDonald (1990) ont montré que cet effet est également présent lors d'expressions spontanées "prises sur le vif". Ils ont évalué les modifications affectives au cours de tests cognitifs difficiles sur des chimères d'hémifaces droites ou gauches obtenues par photographies des sujets pendant les tests. Les chimères gauches ont été jugées plus changeantes que les droites au cours des périodes de mise en difficulté des sujets (traduisant leur expression émotionnelle face à cette difficulté). Enfin, la preuve sans doute la plus convaincante d'un contrôle asymétrique de la motricité faciale émotionnelle est issue de l'étude de patients

cérébro-lésés. Bruyer (1981), utilisant la méthode des chimères symétriques a été le premier à montrer une supériorité de l'hémi-visage gauche chez les patients cérébro-lésés gauches et les normaux, alors que les cérébro-lésés droits ne présentaient plus cette supériorité. Borod et al. (1986) ont quantifié l'expression posée et non posée<sup>1</sup> chez des cérébro-lésés droits et gauches et des normaux. Seuls chez les cérébro-lésés droits a pu être retrouvé un déficit de l'expression portant sur les deux types d'expressions, posées et non posées. En outre, les cérébro-lésés droits se sont avérés plus atteints que les gauches pour les expressions spontanées positives et négatives, mais, pour les expressions posées, seulement pour les positives, suggérant, ici encore, un effet complexe de la valence émotionnelle.

Ainsi, malgré d'évidentes difficultés d'interprétation, ces résultats sont en général interprétés comme prouvant l'influence de l'hémisphère droit, non plus seulement sur la perception des expressions émotionnelles faciales, mais également sur leur production, si l'on admet que l'hémiface gauche est directement sous l'influence du système moteur hémisphérique droit. Il est intéressant de remarquer cependant que les relations entre motricité faciale et hémisphères ne sont probablement pas univoques. Par exemple, Ekman et al. (1983) avaient montré que des contractions volontaires de groupes de muscles faciaux étaient susceptibles de provoquer, chez le sujet qui les réalise, des modifications neurovégétatives (rythme cardiaque, température corporelle). En outre, ces mêmes modifications étaient observées lorsqu'on demandait aux mêmes sujets de mimer l'expression faciale correspondant à certaines émotions (en particulier colère, peur et tristesse). Les auteurs proposèrent que le système nerveux autonome pouvait se mettre en action sous l'influence directe de la contraction de certains groupes musculaires faciaux. Plus récemment, Schiff et Lamon (1989) ont réussi à induire

2. Cela pour répondre à une critique souvent émise à l'égard de cette littérature sur le contrôle hémisphérique des expressions, critique selon laquelle seules des expressions naturelles reflètent réellement l'expérience affective du sujet qui les a produites.

chez des volontaires des sensations émotionnelles contrastées par contractions soutenues de l'hémiface. Les sujets devaient garder durant plusieurs minutes une contraction soutenue unilatérale de la commissure labiale et rapporter ensuite leur expérience émotionnelle. Lors de telles contractions de l'hémiface gauche, les sujets rapportaient une expérience de tristesse, alors que les contractions droites provoquaient une expérience "plus positive bien que plus difficile à caractériser"<sup>3</sup>. Les auteurs discutent les différentes explications possibles à leur curieuse observation et proposent que la contraction hémi-faciale ait eu pour conséquence une activation ("arousal") de l'hémisphère opposé qui ait pu conférer sa tonalité affective propre à l'expérience rapportée par les sujets. En particulier, ils citent une vieille hypothèse, reprise par Zajonc (1985), qui suggère que les contractions faciales peuvent agir sur le système nerveux par l'intermédiaire de modifications du flux sanguin et de la température cérébrale.

En tout état de cause, ces constatations sont de première importance pour l'interprétation et la discussion des différentes hypothèses concernant la latéralisation des émotions, puisqu'elles montrent que l'expérience émotionnelle pourrait n'être qu'une simple conséquence de phénomènes très périphériques liés par exemple à la musculature squelettique et/ou aux réactions viscérales.

3. Deux autres travaux de la même équipe méritent d'être cités ici, bien qu'ils s'éloignent quelque peu du propos de ce paragraphe, l'un retrouvant une activation hémisphérique similaire par contraction répétitive de la main (Schiff et Truchon, 1993), où les auteurs montrent que ces contractions manuelles modifient le biais hémisphérique dans l'évaluation de visages chimériques ; l'autre (Schiff et Rump, 1995), où il est rapporté que la respiration forcée par une seule narine réalise également un biais émotionnel selon la narine utilisée. Dans ce dernier travail, les auteurs présument que l'effet d'activation hémisphérique est provoqué par les contractions musculaires faciales, suggérant donc une interprétation du même ordre que pour les contractions hémi-faciales forcées.

## RÉACTIONS VÉGÉTATIVES AUX STIMULI ÉMOTIONNELS ET INVESTIGATIONS NEUROPHYSIOLOGIQUES

### 1. Réactions végétatives à la présentation de stimuli visuels émotionnels

La perception des visages constitue certainement un terrain d'étude privilégié pour appréhender les mécanismes de la latéralisation pour les émotions. Toutefois, un certain nombre de travaux ont eu pour objectif, toujours dans la modalité visuelle, de tester la réactivité émotionnelle sur des périodes prolongées, par exemple au cours de la présentation d'un film à forte charge affective. Mais l'obstacle principal est ici, bien évidemment, que la méthode tachistoscopique, basée sur la brièveté d'exposition des stimuli, n'est pas utilisable.

Dès la fin des années 70, Dimond (1976), puis Dimond et Farrington (1977), ont eu l'idée d'utiliser un procédé ingénieux pour contourner cet obstacle : afin d'assurer la stimulation prolongée d'un seul hémisphère, ils projetèrent des films chez des sujets volontaires ayant accepté de porter des lentilles de contact spéciales ne laissant voir qu'une moitié du champ visuel. Ils ont ainsi noté que la majorité des sujets jugeaient plus déplaisants les films projetés à l'hémisphère droit. En outre, un enregistrement simultané du rythme cardiaque a permis à ces auteurs de déceler une réaction végétative plus importante (accélération du rythme cardiaque) dans cette condition. Plus récemment, Wittling (1989) a utilisé un système plus moderne de "traking" oculaire par infra-rouges et a évalué les changements de la pression artérielle (PA), également considérée comme un indicateur d'activation du système nerveux autonome, au cours de la projection latéralisée d'un film à connotation émotionnelle positive. Seule la présentation du film à l'hémisphère droit provoque une augmentation importante de la PA. En outre, un net effet du sexe est rapporté, les changements de PA étant plus importants chez les femmes. Enfin, utilisant encore cette dernière méthode, Wittling et Roschmann (1993) ont projeté deux films, l'un à charge affective positive, l'autre négative, et ont retrouvé pour les deux films une plus forte réaction émotionnelle lors de la présentation à l'hémisphère droit. L'effet était cependant plus prononcé pour le film négatif.

Mais la méthode que l'on considère comme fournissant l'indicateur le plus fiable de la réactivité neurovégétative est sans doute la réponse galvanique, ou réaction électrodermale, consistant à mesurer, grâce à deux électrodes placées dans une des deux mains, les variations de conductance cutanée, connues pour suivre les fluctuations de la réactivité émotionnelle à des stimuli externes ou internes à l'individu (une méthode qui n'est pas sans rappeler celle du "détecteur de mensonges"). Les premiers travaux utilisant cette méthode pour explorer la latéralisation cérébrale des émotions ont étudié des sujets avec lésions cérébrales droite ou gauche et ont montré un effondrement de la réponse galvanique après lésion droite, alors que les lésions gauches n'entraînaient pas de modifications importantes : Heilman et al. (1978) ont trouvé une diminution de la réponse galvanique cutanée après stimulation douloureuse ipsilatérale à l'hémisphère lésé. Morrow et al. (1981), puis Zocolotti et al. (1982, 1986) ont retrouvé des résultats similaires de même qu'une absence de décélération du rythme cardiaque, après lésion droite seulement (voir également Yokoyama et al., 1987). L'importance donnée aux résultats utilisant cette méthode varie selon les auteurs. Pour certains (Gainotti, 1994), la mise en évidence d'un défaut d'activation neuro-végétative lors de lésions droites prouve que l'hémisphère droit contrôle les mécanismes non seulement de la perception émotionnelle mais également du ressenti et de l'expérience émotionnels, si on admet que les réponses végétatives correspondent à ce que ressent l'individu. Pour d'autres (Heilman et Watson, 1988), il ne s'agirait que de la manifestation d'une "mise en éveil" de l'hémisphère ("arousal") dont le rôle, affiné au cours de l'évolution des espèces, serait originellement un mécanisme d'alerte attentionnelle et émotionnelle afin de préparer une réaction motrice adaptée à une éventuelle menace. Mais, dans tous les cas, ces expériences prouvent que le rôle de l'hémisphère droit dépasse largement celui d'un simple outil spécialisé dans le décodage d'un certain type d'information (voir plus bas, chapitre discussion).

De même, des différences de réactions neuro-végétatives ont été notées au cours du test de Wada. Zamrini et al. (1990) ont montré une accélération du rythme cardiaque lors de l'inactivation hémisphérique gauche et un ralentissement après injection droite. Récemment, Yoon et al. (1997) ont retrouvé un résultat similaire et suggèrent un contrôle

différentiel de l'activité parasympathique et sympathique, cette dernière étant modulée par l'hémisphère droit.

Enfin diverses études ont mesuré des indices de latéralisation du contrôle hémisphérique du fonctionnement du système nerveux autonome chez des sujets normaux. Walker et Sandman (1982) ont montré une modification des potentiels évoqués sur l'hémisphère droit et non le gauche en fonction du rythme cardiaque. Hugdahl et al. (1983) ont étudié la réponse galvanique chez des sujets normaux sur présentation tachistoscopique de stimuli émotionnels. La réponse s'est avérée plus intense si les stimuli sont présentés à l'hémisphère droit. Spence et al. (1996) ont étudié les caractéristiques du pouls et le rythme cardiaque sur présentation tachistoscopique de stimuli émotionnels (négatifs, cotés 1 à 9) et neutres. En outre, une tâche cognitive avec mesure de temps de réponses permettait de comparer traitement émotionnel et traitement cognitif. Les résultats ont montré une vasoconstriction et une décélération cardiaque plus importantes sur présentation à l'hémisphère droit, effet proportionnel au degré d'émotionnalité fourni par la cotation des items. En revanche, les temps de réaction n'étaient pas affectés par le degré d'émotionnalité des stimuli, suggérant la spécificité émotionnelle de l'effet, et non un simple effet d'arousal hémisphérique.

Nous reverrons l'importance de ces résultats dans les modèles théoriques de la latéralisation hémisphérique des émotions, mais on peut d'ores et déjà remarquer que ces indicateurs neuro-végétatifs, par leur caractère purement physique et inconscient, fournissent sans doute le reflet le plus fidèle à notre disposition de l'état émotionnel d'un individu. Toutefois, il faut également admettre qu'ils ne nous renseignent pas sur le sens du lien qui peut les unir à l'activité cérébrale, dans la mesure où on peut tout autant les considérer comme cause que comme conséquence d'un traitement cérébral, éventuellement latéralisé. A cet égard, les explorations électrophysiologiques de l'activité cérébrale fournissent des renseignements de nature différente, mais sans doute complémentaires et qu'il faudra ensuite confronter aux précédents dans la tentative de synthèse qui sera présentée à la fin de ce chapitre.

## 2. Arguments issus d'explorations d'électrophysiologie cérébrale

Les premières de ces études, destinées à mesurer des paramètres électrophysiologiques par l'électroencéphalogramme (EEG) au cours d'états mentaux à charge affective, ont été celles de Davidson et ses collaborateurs. Davidson et Schwartz (1976) ont tout d'abord retrouvé, chez des sujets à qui ils demandaient de réactualiser mentalement des événements passés associés à un sentiment de colère ou au contraire de relaxation, une activation relative de l'hémisphère droit, traduite par une diminution de l'activité alpha (l'alpha accompagnant les états de somnolence, sa diminution est considérée comme un indicateur d'activation hémisphérique). Davidson et al. (1979) ont ensuite trouvé des résultats similaires dans une expérience où ils enregistraient l'EEG de sujets pendant qu'ils relaient leurs réactions face à des stimuli visuels émotionnels. Pendant les périodes de réponse émotionnelle positive, il fut noté une asymétrie de l'activité alpha sur les électrodes frontales, celles de l'hémisphère gauche montrant une activation préférentielle de cet hémisphère. En revanche, au cours des périodes d'évocation d'épisodes à charge émotionnelle négative, l'activation prédominante était notée sur l'hémisphère droit. Toutefois, les électrodes pariétales montraient une activation droite prédominante sur tous les types d'épisodes, positifs ou négatifs. Par la suite, la même équipe (Davidson et Fox, 1982) a enregistré l'activité EEG de nourrissons de 10 mois pendant qu'ils regardaient une actrice à qui on avait demandé de produire alternativement des expressions faciales gaies et tristes. Les résultats montrèrent une activation frontale droite préférentielle pour les périodes d'expression triste et gauche pour les périodes d'expression gaie. A nouveau, les électrodes pariétales ne permettaient pas de différencier les deux types d'émotions.

Plus récemment, s'intéressant aux corrélats électrophysiologiques des expressions faciales, Fox et Davidson (1988) ont trouvé une activation frontale droite au cours de sourires forcés et gauche au cours de sourires naturels chez des adultes et des nourrissons de 10 mois. Davidson et al. (1990) ont réalisé une étude assez complexe où ils demandaient à des cotateurs neutres de coder l'expression faciale de sujets dont le visage était filmé pendant que leur était projetés des films à composante émo-

tionnelle positive (amusement) ou négative (dégoût). Utilisant toujours comme indice la diminution de l'activité alpha sur les lobes frontaux, ils retrouvèrent une activation frontale gauche au cours des expressions faciales cotées comme positives et droite au cours des expressions faciales cotées comme négatives.

Un dernier domaine d'étude sur lequel s'est penchée l'équipe de Davidson est celui, particulièrement complexe, des liens entre activation émotionnelle et ce qu'on peut appeler le "tonus affectif de base". Par exemple, dans une nouvelle étude portant sur des enfants de 10 mois, Davidson et Fox (1989) ont recherché l'asymétrie frontale à l'EEG de base, en dehors de toute situation stressante. Puis ces enfants ont été mis en situation de "détresse" par séparation d'avec leurs parents. Ils distinguèrent alors les "pleureurs" et les non-pleureurs, comme deux états affectifs de base, caractérisant la personnalité de chaque enfant. Dans ces circonstances, les "pleureurs" avaient une activation frontale de base droite plus importante que les non pleureurs. Enfin, Jones et Fox (1992) ont réalisé des enregistrements EEG chez de jeunes adultes au cours de présentation de films à contenu émotionnel. Ils ont en outre procédé à une évaluation de leur personnalité (forte affectivité positive ou négative) et coté leur réactivité émotionnelle individuelle. Chez les sujets à personnalité "négative", ils notèrent une activation droite plus importante, proportionnelle au degré de dégoût rapporté par le sujet. Pour les émotions positives, l'activation gauche était plus importante chez les sujets à profil de personnalité positif.

Dans une tentative de synthèse de ses expériences, Davidson (1992) suggère qu'il existe dans les lobes frontaux deux systèmes spécialisés respectivement dans les processus d'approche pour l'hémisphère gauche et d'évitement dans l'hémisphère droit. Pour préciser le rôle des hémisphères dans cette dichotomie, il rapporte un travail de son équipe dont la première étape aboutit, après une analyse comportementale précise de 386 enfants âgés de 31 mois (placés deux par deux dans un environnement nouveau, où un adulte étranger leur proposait des jouets attrayants pendant que leurs mères, présentes dans la pièce, étaient occupées à remplir des questionnaires) à distinguer 3 groupes parmi les enfants, inhibés, non inhibés et intermédiaires. Par exemple, pour caractériser le profil inhibé ou non, des évaluateurs cotaient pour chaque enfant la

latence mise à aborder l'adulte, à toucher un nouveau jouet, à prononcer sa première phrase ... L'enregistrement EEG de ces enfants montra que l'activité frontale gauche était la seule qui variait selon le groupe inhibé ou non, les enfants les plus inhibés étant ceux qui démontraient l'activation frontale gauche la plus faible. Il semble donc que l'activité frontale gauche soit la donnée pertinente qui caractérise l'aptitude à initier des comportements d'approche et les variations individuelles face à cette aptitude. Fox (1994) distingue ainsi quatre possibilités d'équilibre dynamique entre les lobes frontaux droit et gauche (tableau 1).

**Tableau 1. Quatre possibilités de conséquences sur l'humeur et les comportements des relations dynamiques entre différents états d'activation des lobes frontaux.**

<b>activation frontale gauche</b>	<b>activation frontale droite</b>
approche active affect positif exploration sociabilité	évitement actif affect négatif peur/anxiété
<b>hypoactivation frontale gauche</b>	<b>hypoactivation frontale droite</b>
absence d'affect positif dépression	désinhibition de l'approche impulsivité hyperactivité

**Table 1. Four possible consequences on mood and behaviour of dynamic relationships between different activation states in the frontal lobes (Fox, 1994).**

Pour Davidson (1992), il s'agirait là d'un état de base qui représenterait une "vulnérabilité" de certains individus aux pathologies affectives (comme la dépression). En outre, les caractéristiques individuelles de cet état de base d'activation frontale droite et gauche détermineraient une sorte de seuil au-delà duquel les situations peuvent être vécues de manière plus positive ou plus négatives, fournissant un modèle neurologique de la sensibilité au stress.

## ÉMOTIONS ET DYSCONNEXION CALLEUSE

Pour terminer cette revue, il convient de citer quelques données classiques obtenues à l'observation de sujets ayant subi une commissurotomie chirurgicale ("split-brain"). On sait, depuis les travaux fameux de Sperry et Gazzaniga, que ces patients présentent parfois des réactions émotionnelles étranges lorsqu'on leur présente des stimuli à composante émotionnelle. Cela est surtout le cas lors de présentation tachistoscopique à l'hémisphère droit qui, étant déconnecté de l'hémisphère gauche, seul capable de s'exprimer verbalement, démontre ses capacités perceptives de manière parfois contradictoire avec ce que le sujet rapporte verbalement. Tel est le cas de l'expérience classique rapportée par Gazzaniga (1970) d'un individu split-brain à qui on présente une photographie à caractère érotique par stimulation isolée d'un hémisphère. Lors de la présentation à l'hémisphère gauche, sa réaction verbale est plutôt neutre, décrivant froidement le contenu de la photographie, alors que la présentation de la même photographie à l'hémisphère droit donne une absence de réaction verbale, le sujet déclarant n'avoir rien vu, alors que diverses réactions de gêne perceptibles sur son visage et son attitude générale démontrent clairement que le caractère affectif du stimulus a bien été perçu. Lorsque les examinateurs demandent alors au sujet pour quelle raison il paraît gêné, il répond que le projecteur de diapositives "lui a semblé drôle". Il semble donc y avoir eu communication immédiate d'une "aura affective" à l'hémisphère gauche, sans doute par des voies de connexion sous-corticales. Gazzaniga présume que, "du fait que l'hémisphère droit déclenche une réponse globale comprenant très probablement des changements neuro-humoraux et autonomes aussi bien que musculaires, l'hémisphère gauche est avisé qu'il s'est produit quelque chose. Il est cependant incapable de saisir les aspects cognitifs de ce qui a provoqué ce changement".

Une des illustrations les plus convaincantes de la notion de déconnexion entre l'hémisphère droit émotionnel et l'hémisphère gauche verbal est fournie par le concept d'alexithymie, dont il sera question plus en détail plus loin dans cet ouvrage. Chez certains sujets normaux, mais particulièrement chez ceux souffrant à un degré plus ou moins fort de manifestations psychosomatiques, on décrit un profil de personnalité

dont le principal aspect est la difficulté inhabituelle à verbaliser les émotions. Les sujets sont en général conscients de leur trouble de telle sorte que des questionnaires élaborés à cet effet permettent aisément de mettre en évidence cette particularité. Or, Hoppe et Bogen (1977), puis TenHouten et al. (1985) ont montré que les sujets split-brain avaient typiquement un profil alexithymique, suggérant que l'alexithymie puisse s'expliquer, dans ces cas, par la déconnexion entre l'hémisphère droit, qui serait dépositaire des sensations, émotions et sentiments dont l'individu fait l'expérience, et l'hémisphère gauche, seul capable de les exprimer. Ce mécanisme pourrait être généralisable aux cas l'alexithymie sur cerveau intact, mais les arguments expérimentaux allant dans ce sens font défaut à quelques exceptions près, qui seront envisagées dans un prochain article.

## TENTATIVE DE SYNTHÈSE

Au terme de cette revue, peut-on aujourd'hui proposer un modèle cohérent du rôle respectif des hémisphères et de leur interaction en matière d'émotions ? A cet égard, il faut reconnaître que depuis la fin des années soixante, les données qui se sont accumulées n'ont pas permis de répondre positivement à cette question. En effet, les intuitions cliniques de Gainotti restent les éléments les plus solides de cette revue, et les faits observés chez les cérébro-lésés les plus incontestables et reproductibles. Dans tous les autres domaines, en particulier expérimentaux, les travaux apportent des résultats partagés, parfois même contradictoires, sans parler des contradictions apparemment insolubles entre des approches expérimentales différentes.

Gainotti (1989b) résume ces données et leur pertinence respective dans un tableau reproduit ci-dessous. La problématique est ici résumée en trois hypothèses, qui, pour Gainotti semblent mutuellement exclusives (la quatrième qui ferait de la totalité des résultats un biais lié à l'influence d'autres variables peut pratiquement être éliminée) :

- hypothèse 1 : l'hémisphère gauche est spécialisé pour les émotions positives et le droit pour les émotions négatives,

- hypothèse 2 : tous les aspects du comportement émotionnel, positifs comme négatifs, sont sous la dépendance de l'hémisphère droit,

- hypothèse 3 : l'hémisphère droit est dominant pour la communication émotionnelle non verbale.

En ce qui concerne les deux premières hypothèses, la question peut se résumer à une interrogation : l'hémisphère gauche a-t-il ou non un rôle spécifique dans les émotions ? La majorité des faits sont, comme le souligne Gainotti, plutôt en faveur de la seconde hypothèse, puisque dans la grande majorité des travaux expérimentaux, en particulier les plus récents, la dominance de l'hémisphère droit concerne soit tous les types de stimuli, soit seulement les stimuli négatifs, mais alors aucun effet n'est généralement trouvé pour les émotions positives. Ce dernier cas de figure peut toujours être interprété comme la conséquence du fait que les stimuli porteurs d'une valence affective négative (peur, dégoût, colère) sont probablement plus fortement "émotiogènes" que des stimuli positifs. Mais, comme le remarque Gainotti lui-même, il est bien difficile de mettre sur le même plan des réactions émotionnelles à un stimulus, telles que celles qui sont attendues après la présentation d'un visage ou d'un film à composante émotionnelle, ou encore d'un mot prononcé sur une prosodie affective (qui sont des états mentaux brefs et "phasiques") et un état affectif tel que la dépression ou l'indifférence, qui sont des tonalités affectives durables, qu'on peut qualifier de "toniques". On peut ainsi aisément imaginer que l'hémisphère droit soit le seul à réagir, pour tous les types d'émotions, dans des conditions expérimentales du premier type, mais que ce qui détermine l'humeur de fond d'un individu à un moment donné, voire même son mode général de relation affective à l'environnement, soit sous la dépendance d'une activité de chaque hémisphère selon la tonalité positive (approche) ou négative (évitement) de sa personnalité. A cet égard, un modèle d'inhibition réciproque est sans doute le mieux à même de rendre compte de faits comme les modifications observées lors du test de Wada ou après lésion latéralisée. On peut en effet considérer que lorsqu'une lésion ou une inactivation droites provoquent un état d'euphorie déplacée ou une indifférence inadéquate aux stimuli normalement plaisants ou déplaisants, on se trouve alors devant un hémisphère gauche livré à lui-même, dégagé des influences de l'hémisphère droit. Donc le comportement observé peut tout aussi bien

être interprété comme la conséquence du défaut d'une fonction hémisphérique droite, que comme la manifestation de la "vraie nature" de l'hémisphère gauche rendu, à la fois par sa rationalité et par son incapacité à traiter la signification affective d'une situation, aveugle à la réalité du monde. A l'inverse, une lésion ou une inactivation gauches laissent l'hémisphère droit livré à lui-même, incapable de gérer la situation avec la logique "positivante" qui caractérise le rapport de l'hémisphère gauche au monde. A l'évidence, les observations de sujets split-brain (que Gainotti n'inclut pas dans son tableau synthétique) inviteraient plutôt à ce type de modèle, même si cela paraît à première vue plus poétique que scientifique !

Ainsi, les deux premières hypothèses ne se trouveraient pas incompatibles. Elles pourraient au contraire être toutes deux exactes mais s'appliqueraient à deux aspects différents de ce qu'on regroupe, sans doute par insuffisance terminologique, sous le même terme d'émotion. Par voie de conséquence, la troisième hypothèse pourrait, elle aussi, se trouver plausible et non exclusive des deux autres, si l'on admet que les résultats des expériences de perception et d'expression émotionnelles, qui en fournissent les principaux arguments, ne font appel qu'à l'aspect instrumental des émotions. Dès lors, on conçoit aisément que l'hémisphère droit, le seul apte à traiter l'information de manière globale et synthétique, utilise cette capacité pour accéder au caractère émotionnel de l'information. Toutefois, ce type d'explication rend plus difficilement compte du rôle de cet hémisphère dans la production d'attitudes émotionnelles, faciales ou prosodiques, par exemple. Quoi qu'il en soit, on voit qu'ici encore les différentes hypothèses sont toutes plausibles et peuvent coexister.

En fait, la question soulevée par l'hypothèse 3 de Gainotti est sans doute plus importante que le débat, somme toute assez futile, de l'exclusivité ou de la non exclusivité de l'hémisphère droit dans les comportements affectifs. Il s'agit en fait, et l'enjeu est ici réel, de décider si la latéralisation hémisphérique des émotions est le fait d'une véritable spécialisation pour le domaine des émotions, ou un simple sous-produit d'un type de traitement cognitif, qui aurait pour seul but de communiquer avec autrui de manière différente et complémentaire de celle de la communication verbale hémisphérique gauche. En d'autres termes, ce qui est

ici en jeu, c'est la notion d'indépendance entre émotion et cognition. Les psychologues sont généralement d'accord pour considérer que les deux niveaux sont étroitement interreliés et que l'un ne peut agir sans l'autre. Mais rien ne nous permet d'affirmer, et c'est probablement là la faiblesse du questionnement tel qu'il est présenté à travers ses trois hypothèses par Gainotti, que la supériorité d'un hémisphère pour le traitement et la communication des émotions soit de même nature que sa supériorité pour contrôler voire ressentir les états émotionnels. Du reste, la constatation que les réponses végétatives sont effondrées après lésion droite, considérée par Gainotti comme la preuve formelle du rôle de l'hémisphère droit tout autant dans l'expérience affective que dans la communication des émotions, ne suffit pas en soi à affirmer que les deux aspects ne sont pas séparables.

Contrairement à ce qui peut se lire dans une littérature purement psychologique, on ne peut répondre à cette question sans adopter un point de vue plus large qui englobe des données neurobiologiques et des considérations phylogénétiques. Il n'est pas contestable que si décoder le contenu affectif d'un visage ou d'une phrase, produire une expression gaie ou triste, peuvent être considérés comme des actes cognitifs complexes, et donc probablement sous la dépendance, au moins partielle, de structures néocorticales hautement différenciées, à l'inverse l'expérience de la peur ou la sensation de plénitude ont toutes chances d'être intégrées à un bas niveau du fonctionnement cérébral, très probablement dans des structures phylogénétiquement anciennes appartenant au lobe limbique. Or, il est une règle en anatomie comparée (voir Galaburda, 1984) que les structures fonctionnellement (et anatomiquement) asymétriques sont d'origine néocorticale, donc les plus récentes dans la phylogénèse. A l'inverse, tout laisse penser que le fonctionnement des structures limbiques est fondamentalement bilatéral et symétrique. Le sens commun voudrait alors que les manifestations latéralisées du contrôle émotionnel soient le fait de structures néo-corticales (schématiquement celles de la région périsylvienne, sur la face latérale de l'hémisphère) et que les sensations plus intimes qui caractérisent l'expérience émotionnelle proprement dite dépendent exclusivement du fonctionnement non latéralisé des régions limbiques plus "anciennes".

Il semble important de rappeler ici deux travaux qui, au début des années 80, ont en leur temps constitué une avancée considérable dans la compréhension et la modélisation du rôle des hémisphères dans les émotions. Le premier, daté de 1982, est l'article souvent cité de Sackeim et ses collaborateurs (incluant Norman Geschwind, qui, parmi ses innombrables champs d'intérêt en neurologie avait aussi réfléchi sur la question des émotions), qui abordait trois ensembles de faits cliniques afin de répondre à cette question cruciale : est-ce que les différences latérales pour les émotions traduisent une réelle asymétrie au niveau du système limbique, sous-cortical et archaïque, ou sont-elles une simple conséquence des différences de nature cognitive entre les hémisphères, donc à un niveau néo-cortical ? Transposée en un vocabulaire neuropsychologique plus actuel, la question revient à se demander si la supériorité de l'hémisphère droit, en l'occurrence, démontrée dans de nombreux travaux cités, est d'ordre réellement émotionnel, au sens que cet hémisphère est mieux capable que l'autre de traiter, produire et ressentir les émotions, ou alors n'est-ce qu'un sous-produit d'une simple supériorité de l'hémisphère droit dans la communication non verbale ?

Sackeim et al. examinent les données issues de 3 populations pathologiques qui depuis lors n'ont pratiquement plus été considérées dans ce type d'argumentation. La première étude porte sur le siège prédominant des lésions dans le *rire et pleurer spasmodiques*. Depuis plus d'un siècle, on sait que certains patients, en particulier ceux souffrant de lésions vasculaires sous-corticales multiples (lacunes cérébrales), présentent un symptôme surprenant, caractérisé par la survenue d'accès irrépessibles de rire ou de pleurs (le second étant plus fréquent que le premier), symptôme d'autant plus spectaculaire qu'il contraste avec une fréquente apparence d'immobilité du visage et constitue du reste de longue date l'illustration préférée des neurologues du phénomène dit de dissociation automatico-volontaire. Habituellement, on considère ces accès émotionnels involontaires comme la preuve d'un contrôle direct de structures sous-corticales sur les noyaux des nerfs moteurs crâniens du tronc cérébral, déconnectés des afférences corticales qui assurent normalement la contraction volontaire des muscles faciaux. Ainsi, la mise en évidence d'une répartition latéralisée des lésions responsables de l'un ou l'autre de ces symptômes peut fournir une information intéressante sur une éven-

tuelle latéralisation des structures qui les produisent. C'est pourquoi Sackeim et al. ont analysé 119 cas de rires ou pleurs spasmodiques et ont retrouvé : pour le rire, 62 observations parmi lesquelles des lésions hémisphériques droites prédominaient trois fois plus souvent que l'inverse ; dans 29 cas, rire et pleurer coexistaient ; enfin, dans 28 cas de pleurer isolé, la lésion prédominait à gauche plus de deux fois plus souvent qu'à droite. Les auteurs soulignent que ce comportement étant très automatique, on ne peut incriminer des facteurs cognitifs tels qu'une réaction à un déficit comme cela est le cas des dépressions post-hémiplégiques.

La deuxième étude à laquelle se sont livrés les auteurs de cet article concerne les cas d'*hémisphérectomie droite*. A l'époque, ils avaient pu réunir 14 cas qu'ils avaient soumis à l'appréciation de 3 examinateurs séparés. Dans 12 cas, ces derniers ont jugé l'humeur de ces patients comme plutôt euphorique. Enfin, la partie sans doute la plus convaincante de l'article constitue une revue de la littérature alors disponible sur les manifestations émotionnelles extériorisées au cours de *crises épileptiques*. Les manifestations critiques de l'épilepsie temporale sont très diverses, mais parmi elles on individualise parfois des crises de rire (ou crises "gélastiques") et des crises de pleurs (ou "dacrystiques"). Les auteurs ont réuni tous les cas où un foyer latéralisé avait pu être décelé par l'électroencéphalogramme comme étant à l'origine d'une de ces deux manifestations. Sur 103 cas ainsi colligés, 91 crises de rires étaient rapportées, parmi elles 40 fois le foyer était à gauche, 19 fois à droite et 18 fois bilatéral. Quant aux crises dacrystiques (6 cas seulement), 1 fois le foyer était à gauche, 4 fois à droite et une fois bilatéral. De cette étude parfaitement documentée, des différences latérales émergent donc de façon claire et incontestable. Les auteurs interprètent en particulier le rire spasmodique comme une conséquence de la désinhibition de l'hémisphère gauche par des lésions plus importantes de l'hémisphère droit, donnant lieu à la manifestation du pôle émotionnel positif hémisphérique gauche. En fait, une critique majeure dans cette interprétation est que rires ou pleurs (spasmodiques ou épileptiques) ne correspondent pas nécessairement à des émotions vécues (en particulier dans le cas de rire ou pleurer spasmodique où, par définition, la manifestation se fait en dehors de tout contexte émotionnel). Il n'en reste pas moins que, dans

tous les cas, on peut considérer ces données comme prouvant un certain degré de latéralisation de manifestations émotionnelles, même si le niveau intrahémisphérique d'origine est difficile à préciser. Toutefois, concernant plus précisément l'expérience émotionnelle elle-même, il faut remarquer que les études les plus récentes ne montrent pas de latéralisation significative des foyers épileptiques responsables de manifestations ou de sensations affectives autres que le rire et le pleurer.

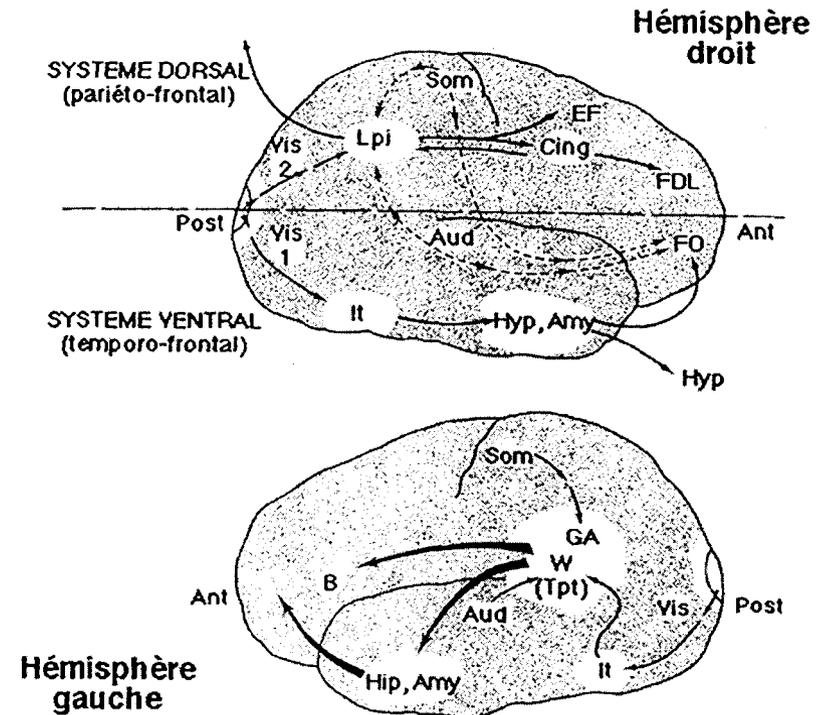
Ainsi, la relecture actuelle du travail de Sackeim et al. (1982) incite à répondre à la question posée de manière plus nuancée qu'ils ne le faisaient, en considérant les preuves, au demeurant incontestables, d'une latéralisation opposée du rire et du pleurer, comme témoignant ni d'un traitement cognitif, ni d'une expérience d'émotions, mais d'un contrôle latéralisé d'un comportement moteur complexe organisé, à un niveau probablement sous-cortical, de manière asymétrique.

Dans un article paru dans la même revue l'année suivante, Bear (1983) offre pour sa part un modèle neuroanatomique spéculatif, également largement inspiré des conceptions de Norman Geschwind. Dans une perspective évolutionniste, Bear propose que les systèmes cérébraux à l'origine des comportements affectifs sont de deux ordres, répondant à deux besoins fondamentaux des organismes biologiques évolués. Le premier a pour objectif la régulation des pulsions, au sens de la capacité à détecter une proie, un danger, toutes actions nécessaires à la préservation de l'individu et de l'espèce ; le second répondrait à la nécessité de communiquer ses affects pour assurer les interrelations, en particulier sociales. Bear remarque que le premier de ces deux objectifs met en jeu un système de "surveillance attentionnelle" reposant, pour la modalité visuelle, sur les mécanismes perceptifs impliquant les parties latérales du champ visuel, alors que le second requiert une vision maculaire centrale. Or, à l'époque de la parution de cet article, les données commençaient à converger en faveur d'une dualité des systèmes de la perception visuelle, avec un système dorsal, prenant son origine dans les régions périphériques de la rétine et capable de réagir rapidement tout en localisant précisément l'origine topographique des stimuli (circuit occipito-pariétal frontal du "où"), constituant donc un candidat plausible à la fonction de "surveillance", et un système ventral, originaire de la portion maculaire de la rétine, servant aux processus précis d'identification (circuit occi-

bito-temporo-frontal du "quoi") et donc plus apte à assurer la fonction de communication émotionnelle. Bear cite ensuite diverses études, dont celle de son équipe, sur les modifications comportementales intercritiques des épileptiques temporaux. Schématiquement, sa conception est que l'épilepsie temporelle réalise, sans doute par la répétition des crises intéressant des circuits intra-hémisphériques, une hyperconnectivité intercritique qui serait capable de modifier durablement les relations affectives de l'individu à son environnement. Ainsi, les épilepsies temporales gauches se caractériseraient par des traits "idéatifs", avec une propension particulière pour la pensée abstraite et l'expression verbale, et les épilepsies temporales droites par des traits de personnalité de type "émotif-impulsif", avec un investissement affectif plus immédiat aux événements extérieurs. Bear poursuit alors son raisonnement en faisant appel à une hypothèse anatomique déjà formulée par Geschwind, selon laquelle à l'intérieur de chaque hémisphère, des régions corticales symétriques seraient connectées différemment. Plus précisément, dans l'*hémisphère droit*, le mode de connectivité des régions temporo-pariétales associatives avec le système limbique se ferait par une double projection, dorsale et ventrale, configuration qui serait similaire à celle observée dans les deux hémisphères chez le singe. A l'inverse, dans l'*hémisphère gauche*, dont la spécialisation linguistique aurait abouti chez l'homme à une organisation différente, les deux systèmes perceptifs se rejoindraient au niveau du cortex pariétal inférieur qui réaliserait alors une plaque tournante multimodale, recevant des informations provenant des différentes modalités sensorielles, et qui serait inexistante tant sur le cerveau du singe que sur l'hémisphère droit humain. L'idée est donc qu'il existerait dans l'hémisphère gauche un niveau supplémentaire d'interneurones entre l'input sensoriel et sa cible limbique. Ce niveau aurait entraîné la suppression de la voie sensori- limbique dorsale alors que la voie ventrale persisterait, comme en témoigne sa possibilité de véhiculer l'investissement affectif des concepts linguistiques.

L'objectif de cette conceptualisation anatomo-philosophique complexe et totalement spéculative est clair : il s'agit de rendre compte d'un paradoxe qui reste encore aujourd'hui non résolu, celui de voir deux hémisphères fonctionner de manière à ce point différente, sans qu'on puisse trouver de substrat anatomique à cette différence.

Figure 1. Connexions visuo- limbiques selon Bear (1982).



Dans l'hémisphère droit, les deux systèmes visuels donnent naissance à deux voies, l'une dorsale, l'autre ventrale. Dans l'hémisphère gauche, seule persiste la voie ventrale, sur laquelle s'intercale une synapse supplémentaire au niveau du cortex temporo-pariétal associatif.

Vis : visuel, Lpi : lobule pariétal inférieur, It : cortex inféro-temporal, Som : afférence somesthésique, Aud : auditive, Cing : cingulum, FDL : cortex frontal dorso-latéral, FO : cortex fronto-orbitaire, Hip : hippocampe, Amy : amygdala, Hyp : hypothalamus, GA : gyrus angulaire, W(Tpt) : aire de Wernicke et planum temporale, B : aire de Broca.

Figure 1. Visuo-limbic connections according to D. Bear (1982).

Restée dans l'oubli depuis plusieurs années, cette conception anatomo-fonctionnelle a été reprise plus récemment à propos d'un syndrome très particulier, mais riche d'enseignements, bien que de mécanisme inconnu, le syndrome de Capgras ou "illusion des sosies". Dans ce syndrome, un individu pense qu'un ou plusieurs de ses proches se présente à lui de manière dédoublée, l'un étant le "vrai", l'autre un "imposteur" qui a pris son apparence. Dans ce cas, une interprétation souvent avancée, est que l'identification de l'individu et sa reconnaissance en tant que personne familière ne vont pas de pair : le patient sait que le visage qu'il est en train de voir est celui de telle personne connue de lui, mais à la fois ne ressent pas à la vue de ce visage l'impression de familiarité qui fait qu'on identifie la personne comme un individu donné. Alors que ce syndrome était longtemps considéré comme une perturbation psychiatrique essentiellement rencontrée au cours d'états délirants chroniques, des arguments de plus en plus nombreux en font aujourd'hui une conséquence d'un dysfonctionnement cérébral, probablement hémisphérique droit, sans qu'on puisse cependant aller plus avant en précision dans l'explication. Ellis et de Pauw (1994) ont donné une interprétation reposant sur le modèle anatomique de Bear. Ils opposent point par point la prosopagnosie, perte de reconnaissance des visages avec préservation du sentiment (non explicité consciemment) de familiarité, et le syndrome de Capgras, perte du sentiment de familiarité avec préservation de l'identification consciente. Le premier serait dû à une déconnexion visuo-limbique intéressant la voie ventrale, le second à une déconnexion de la voie dorsale. Récemment, une confirmation de cette conception a été apportée par l'étude de la conductance cutanée dans un cas de syndrome de Capgras (Hirstein et Ramachandran, 1997) : lorsqu'on lui présentait des photographies de personnes familières, le sujet ne présentait pas plus de réaction galvanique que pour des visages inconnus, ce qui réalise la dissociation exactement inverse de la prosopagnosie. En outre, le mécanisme de déconnexion visuo-limbique était confirmé par le fait que ce sujet déclarait n'avoir aucune impression d'imposture lorsqu'il entendait ses proches au téléphone, suggérant le caractère unimodalitaire du déficit.

Bien que la notion de familiarité d'un visage puisse être dissociée de celle d'émotionnalité, le syndrome de Capgras n'en représente pas moins

un terrain d'étude potentiellement intéressant pour la compréhension des mécanismes hémisphériques droits du traitement émotionnel, ne serait-ce qu'en raison du statut particulier, déjà évoqué dans cet article, du visage humain dans la vie émotionnelle de l'individu. Du reste, l'étude neuropsychologique de cas de ce syndrome montre souvent un déficit de l'identification d'expressions émotionnelles (Young, 1993). L'interprétation que l'on peut alors donner du syndrome est que le "délire de duplication" que présentent ces patients n'est pas un délire au sens psychiatrique du terme, mais une tentative de concilier deux informations contradictoires, d'une part la reconnaissance de l'individu, d'autre part l'absence de réaction émotionnelle normalement provoquée par cette reconnaissance. Ainsi, le syndrome de Capgras fournit un argument puissant en faveur de la théorie selon laquelle il existerait au sein de l'hémisphère droit plusieurs circuits connectant le système visuel au système limbique, circuits qui ne seraient pas présents dans l'hémisphère gauche. Nous avons rapporté il y a quelques années (Habib, 1986) l'observation d'une femme de 71 ans, Mme G, chez qui une lésion occipitale droite (voir la figure 4 du premier article), détruisant à la fois le cortex visuel et le splenium du corps calleux, avait eu pour conséquence l'isolement total de son hémisphère droit de toute afférence visuelle. Ce mécanisme a été à l'origine d'un double déficit : d'une part une prosopagnosie complète avec incapacité d'identifier les expressions émotionnelles faciales, et d'autre part une "hypoémotionnalité visuelle", la patiente se déclarant incapable, depuis son accident vasculaire, d'éprouver le moindre plaisir, en particulier esthétique, sur entrée visuelle. Du point de vue anatomique, on pouvait donc faire l'hypothèse, d'une part que ce déficit était dû à la déafférentation visuelle des structures limbiques de l'hémisphère droit et, d'autre part, que le système visuo-limbique gauche était incapable d'assurer les fonctions altérées par la lésion droite. En d'autres termes, il existe bien, au moins chez cette personne, une asymétrie massive de l'organisation fonctionnelle des connexions visuo-limbiques. Malheureusement, nous n'avons pas pu explorer la réactivité végétative de cette patiente, mais dans un cas similaire d'hypo-émotionnalité visuelle (Bauer, 1982), sans toutefois de données utilisables quant à la latéralisation des mécanismes, le syndrome clinique s'accompagnait de fait d'une perte de réactivité galvanique spécifique à

la modalité visuelle. Ainsi, l'observation de cette patiente, jointe aux données obtenues dans les cas de syndrome de Capgras, incitent à penser que la spécificité de l'hémisphère droit quant à la production d'expériences émotionnelles se situe bien au niveau des connexions cortico- limbiques. Deux autres possibilités paraissent moins plausibles : une asymétrie des aires néocorticales associatives, qui, selon ce qui a été discuté plus haut, rendrait plus difficilement compte de l'expérience émotionnelle décrite par les patients ; une asymétrie au niveau des régions limbiques elles-mêmes (en particulier le noyau amygdalien, cible préférentielle des afférences visuelles) est également peu probable eu égard aux données obtenues tant en pathologie (Adolphs et al., 1995) qu'en imagerie fonctionnelle (voir premier article). Finalement, il est concevable que ces connexions visuo- limbiques puissent se façonner progressivement, sans doute sous l'influence du mode de fonctionnement affectif de chacun, ce qui laisse prédire d'importantes variations individuelles à ce niveau.

Ainsi, s'il n'est pas encore possible de dégager un véritable modèle anatomo-fonctionnel capable de rendre compte de tous les faits décrits à propos de la latéralisation hémisphérique des émotions, il semble que les caractéristiques générales du fonctionnement perceptif de l'hémisphère droit puissent rendre compte d'une partie de ces faits, en particulier ceux concernant la supériorité de l'hémisphère droit dans le traitement de stimuli émotionnels, et peut-être, par voie de conséquence, sa supériorité dans l'expérience émotionnelle ressentie. Les manifestations affectives négatives consécutives à une lésion ou une inactivation hémisphériques gauches peuvent s'expliquer de manière "économique" par la suppression d'une influence inhibitrice normalement exercée par cet hémisphère sur un hémisphère droit isolé et hypersensible au caractère particulièrement traumatisant de ces circonstances inhabituelles. Quant aux résultats électrophysiologiques, principale source d'arguments en faveur d'une répartition interhémisphérique des émotions selon leur valence, ils concernent probablement un domaine différent, tant au niveau de la fonction sous-tendue (distinction humeur/émotion) qu'à celui des structures impliquées (voies dopaminergiques sous-cortico-frontales plutôt que structures limbiques proprement dites).

Un scénario plausible serait le suivant : l'aptitude particulière de l'hémisphère droit à traiter les stimuli émotionnels, visuels ou autres, mais probablement tout particulièrement les visages, découlerait de la nature même, holistique et immédiate de son mode préférentiel de traitement. Cette aptitude étant présente dès les premiers moments de la vie, probablement bien avant l'apparition du langage, renforcerait les connexions, à l'intérieur même de l'hémisphère droit entre le néocortex et les structures limbiques et participerait ainsi, très tôt dans la vie de l'enfant, à la création des associations stimulus - renforcement au niveau amygdalien et leur différentes conséquences somatiques, végétatives et expérientielles, renforçant en retour, de manière probablement plus ou moins prononcée selon les individus, une latéralisation perceptive et motrice qui, dans certains cas, pourrait être presque exclusive, mais dans d'autres cas pourrait être beaucoup moins franche, selon l'investissement plus ou moins important du sujet dans un mode perceptif de vie affective. En ce qui concerne l'expérience émotionnelle, l'hypothèse la plus plausible, malgré quelques arguments et opinions contraires, est qu'elle est sous-tendue de manière probablement symétrique par des structures limbiques très profondes et peu latéralisées, telles que les régions limbiques du tronc cérébral, le septum et l'hypothalamus, ce dernier étant responsable des manifestations viscérales d'accompagnement. Que ces manifestations périphériques soient plus intenses lorsque le stimulus est traité par l'hémisphère droit ou plus volontiers abolies par les lésions de cet hémisphère ne signifie en aucun cas que le fonctionnement des structures limbiques soit lui-même latéralisé. De même, l'observation d'un abaissement des réactions affectives après lésion droite n'est pas un argument suffisant pour dire, comme le soutient Gainotti, que l'expérience affective est sous la dépendance de l'hémisphère droit. En fait, la seule diminution des réactions végétatives, qui pourrait tout aussi bien être la manifestation d'une baisse globale du niveau d'activation attentionnelle, selon la thèse soutenue par Heilman, peut expliquer que le sujet ait en retour l'impression de non stimulation affective, par le simple effet, selon une conception jamésienne, de l'absence de feed-back viscéral.

Quoi qu'il en soit, une meilleure connaissance du substrat cérébral de chacun de ces niveaux de traitement proviendra très certainement des études en imagerie fonctionnelle. Les premiers résultats disponibles (voir

premier article) permettent d'ores et déjà de confirmer le rôle primordial des structures limbiques, qui sont activées, parfois exclusivement, dans toutes les expériences réalisées à ce jour où un état émotionnel était induit d'une manière ou d'une autre. Toutefois, ces résultats sont parfois en nette contradiction avec les résultats expérimentaux et les études cliniques cités dans le présent article. En particulier, les principaux effets de latéralisation signalés l'ont été en faveur de l'hémisphère gauche, qu'il s'agisse d'activation préfrontale ou amygdalienne. Du reste une telle latéralisation, lorsqu'elle est retrouvée, semble plus nette lors de stimuli ou d'états émotionnels à consonance négative, ce qui va à l'encontre à la fois d'une hypothèse de dominance hémisphérique droite pour tous les types d'émotions et d'une hypothèse de dominance droite pour les émotions négatives et gauche pour les émotions positives. À l'évidence, les années à venir devraient apporter d'importantes précisions quant à ces contradictions et éclairer les nombreuses zones d'ombres persistant dans le domaine de la latéralisation hémisphérique des émotions.

### REMERCIEMENTS

Cet article a fait l'objet d'une première publication dans le rapport de neurologie intitulé "Neurologie des émotions et de la motivation", qui a été présenté en mai 1998 à la 96<sup>ème</sup> session du Congrès de Psychiatrie et de Neurologie de Langue Française à La Réunion.

### ABSTRACT

One of the most intriguing features of the organization of the brain substrate of emotional processes is that of the lateralization of emotion, strongly suggested by the well-documented positive effects of right hemisphere lesions on mood regulation. A large amount of neuropsychological studies have dealt with different aspects of this issue, showing converging evidence for a lateralized control of perception, expression and visceral components of emotion. Most results suggest a model according to which the right hemisphere is dominant for all these aspects of mental activity. Others, however, seem to favor an alternative model

postulating different specializations for the right and left hemispheres. One of the most convincing arguments in favor of the latter model is derived from repeated observations that left frontal lesions, especially those resulting from cerebrovascular accidents, specifically produce depressive states whose symptoms are very similar to those of endogenous depression. The notion that the left hemisphere may have specific affective functions is also supported by electrophysiological evidence of left-biased frontal activity during positive emotional experiences. The opposite position, that the right hemisphere is dominant for any type of emotional activity, is supported in particular in the visual modality by a large number of studies devoted to the perception and expression of facial emotions. Similarly, besides the clinical condition known as aprosodia (loss of emotional component of language due to right hemisphere lesions), lateralized effects have been obtained in the auditory modality using the dichotic paradigm. Here again, it seems that the right hemisphere superiority for emotional stimuli is independent of their emotional valence. Finally, a model of interaction between mostly unilateral limbic structures and largely dominant right neocortical structures is proposed to account for the still unresolved issue of the real neural substrate of this asymmetry.

### RÉFÉRENCES

- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., & Damasio, A.R. (1995). Fear and the human amygdala. *Journal of Neuroscience*, 15 (9), 5879-5891.
- Adolphs, R., Damasio, H., Tranel, D., & Damasio, A.R. (1996). Cortical systems for the recognition of emotion in facial expressions. *Journal of Neuroscience*, 16, 7678-7687.
- Ahern, G.L., Schomer, D.L., Kleefield, J., Blume, H., Cosgrove, G.R., Weintraub, S., & Mesulam, M.M. (1991). Right hemisphere advantage for evaluating emotional facial expressions. *Cortex*, 27, 193-202.
- Babinski, J. (1914). Contribution à l'étude des troubles mentaux dans l'hémiplégie organique cérébrale (anosognosie). *Revue Neurologique*, 27, 845-848.
- Bauer, R.M. (1984). Autonomic recognition of names and faces in prosopagnosia: a neuropsychological application of the guilty knowledge test. *Neuropsychologia*, 22, 457-469.

- Bear, D.M. (1983). Hemispheric specialization and the neurology of emotion. *Archives of Neurology*, *40*, 195-202.
- Blonder, L.X., Bowers, D., & Heilman, K.M. (1991). The role of the right hemisphere in emotional communication. *Brain*, *114*, 1115-1127.
- Blumstein, S., & Cooper, W. (1974). Hemispheric processing of intonation contours. *Cortex*, *10*, 146-150.
- Borod, J.C., & Caron, H.S. (1980). Facedness and emotion in relation to lateral dominance, sex, and expression type. *Neuropsychologia*, *18*, 237-241.
- Borod, J.C., Caron, H.S., & Koff E. (1981). Asymmetry in positive and negative facial expressions: sex differences. *Neuropsychologia*, *19*, 819-824.
- Borod, J.C., Kent, J., Koff, E., Martin, C., & Alpert, M. (1988). Facial asymmetry while posing positive and negative emotions: support for the right hemisphere hypothesis. *Neuropsychologia*, *26*, 759-764.
- Borod, J.C., Koff, E., Perlman Lorch, M., & Nicholas, M. (1986). The expression and perception of facial emotion in brain-damaged patients. *Neuropsychologia*, *24*, 169-180.
- Borod, J.C., Koff, E., & White, B. (1983). Facial symmetry in posed and spontaneous expressions of emotion. *Brain and Cognition*, *2*, 165-175.
- Bowers, D., Bauer, R.M., Coslett, H.B., & Heilman, K.M. (1985). Processing of faces by patients with unilateral hemisphere lesions. I. Dissociation between facial affect and facial identity. *Brain and Cognition*, *4*, 258-272.
- Bowers, D., Bauer, R.M., & Heilman, K.M. (1993). The nonverbal affect lexicon: theoretical perspectives from neuropsychological studies of affect perception. *Neuropsychologia*, *25*, 317-328.
- Braun, C.M.J., Baribeau, J.M.C., Ethier, M., Guérette, R., & Proulx, R. (1988). Emotional facial expressive and discriminative performance and lateralization in normal young adults. *Cortex*, *24*, 77-90.
- Brody, N., Goodman, S.E., Halm, E., Krinzman, S., & Sebrechts, M.M. (1987). Lateralized affective priming of lateralized affectively valued target words. *Neuropsychologia*, *25*, 935-946.
- Bryden, M.P., Free, T., Gagne, S., & Groff, P. (1991). Handedness effects in the detection of dichotically-presented words and emotions. *Cortex*, *27*, 229-235.
- Bryden, M.P., & MacRae, L. (1988). Dichotic laterality effects obtained with emotional words. *Neuropsychiatry, Neuropsychology, and Behavioral Neurology*, *1*, 171-178.
- Bulman-Fleming, M.B., & Bryden, M.P. (1994). Simultaneous verbal and affective laterality effects. *Neuropsychologia*, *32* (7), 787-797.
- Burton, L.A., & Levy, J. (1989). Sex differences in the lateralized processing of facial emotion. *Brain and Cognition*, *11*, 210-228.
- Caltagirone, C., Zoccolotti, P., Originale, G., Daniele, A., & Mammucari, A. (1989). Autonomic reactivity and facial expression of emotion in brain-

- damaged patients. In G. Gainotti & C. Caltagirone (Eds.), *Emotions and the brain* (pp. 205-221). Berlin: Springer.
- Cancelliere, A.E.B., & Kertesz, A. (1990). Lesion localization in acquired deficits of emotional expression and comprehension. *Brain and Cognition*, *13*, 133-147.
- Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. London: John Murray.
- Davidson, R.J. (1992). Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion. *Brain and Cognition*, *20*, 125-151.
- Davidson, R.J. (1992). Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion. *Brain and Cognition*, *20*, 125-151.
- Davidson, R.J., Ekman, P., Saron, C., Senulis, J., & Friesen, W. (1990). Approach/withdrawal and cerebral asymmetry: emotional expression and brain physiology. *Journal of Personality and Social Psychology*, *58*, 330-341.
- Davidson, R.J., & Fox, N.A. (1982). Asymmetrical brain activity discriminates between positive and negative affective stimuli in human infants. *Science*, *218*, 1235-1237.
- Davidson, R.J., & Fox, N.A. (1989). Frontal brain asymmetry predicts infants' response to maternal separation. *Journal of Abnormal Psychology*, *98*, 127-131.
- Davidson, R.J., & Schwartz, G.E. (1976). Patterns of cerebral lateralization during cardiac biofeedback versus the self-regulation of emotion: sex differences. *Psychophysiology*, *13*, 62-68.
- Davidson, R.J., Schwartz, G.E., Saron, C., Bennett, J., & Goleman, D.J. (1979). Frontal vs. parietal EEG asymmetry during positive and negative affect. *Psychophysiology*, *16*, 202-203.
- Davidson, R.J., & Tomarken, A.J. (1989). Laterality and emotion: an electrophysiological approach. In F. Boller & J. Grafman (Eds.), *Handbook of neuropsychology* (Vol. 3, pp. 419-441). Amsterdam: Elsevier.
- De Schonen, S., & Mathivet, E. (1990). Hemispheric specialization in face recognition in human infants. *Child Development*, *61*, 112-158.
- Dimond, S.J., & Farrington, L. (1977). Emotional response to films shown to right or left hemisphere of the brain measured by heart rate. *Acta Psychologica*, *41*, 255-260.
- Dimond, S.J., Farrington, L., & Johnson, P. (1976). Differing emotional response from right and left hemispheres. *Nature*, *261*, 690-692.
- Dopson, W.G., Beckwith, B.E., Tucker, D.M., & Bullard-Bates, P.C. (1984). Asymmetry of facial expression in spontaneous emotion. *Cortex*, *20*, 243-251.
- Ekman, P., Levenson, R.W., & Friesen, W.V. (1983). Autonomic nervous system activity distinguishes among emotions. *Science*, *221*, 1208-1210.

- Ellis, H.D., & De Pauw, K.W. (1994). The cognitive neuropsychiatric origins of Capgras delusion. In A.S. David & J.C. Cutting (Eds.), *The neuropsychology of schizophrenia*. Hove (UK): Lawrence Erlbaum.
- Etcoff, N.L. (1984). Selective attention to facial identity and facial emotion. *Neuropsychologia*, 22, 281-295.
- Etcoff, N.L. (1989). Asymmetries in recognition of emotion. In F. Boller & J. Grafman (Eds.), *Handbook of neuropsychology* (Vol. 3, pp. 363-382). Amsterdam: Elsevier.
- Fox, N.A. (1994). Dynamic cerebral processes underlying emotion regulation. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, 59 (2-3), 152-166.
- Fox, N.A., & Davidson, R.J. (1988). Patterns of brain electrical activity during facial signs of emotion in ten-month-old infants. *Developmental Psychology*, 23, 233-240.
- Gainotti, G. (1969). Réactions 'catastrophiques' et manifestations d'indifférence au cours des atteintes cérébrales. *Neuropsychologia*, 7, 195-204.
- Gainotti, G. (1972). Emotional behavior and hemispheric side of the lesion. *Cortex*, 8, 41-55.
- Gainotti, G. (1989a). Disorders of emotions and affect in patients with unilateral brain damage. In F. Boller & J. Grafman (Eds.), *Handbook of neuropsychology* (Vol. 3, pp. 345-361). Amsterdam: Elsevier.
- Gainotti, G. (1989b). The meaning of emotional disturbances resulting from unilateral brain injury. In G. Gainotti & C. Caltagirone (Eds.), *Emotions and the brain* (pp. 147-167). Berlin: Springer.
- Gainotti, G. (1994). Bases neurobiologiques et contrôle des émotions. In X. Seron & M. Jeannerod (Eds.), *Neuropsychologie humaine* (pp. 471-486). Liège: Mardaga.
- Gainotti, G. (1997). Emotional disorders in relation to unilateral brain damage. In T.E. Feinberg & M.J. Farah (Eds.), *Behavioral neurology and neuropsychology* (pp. 691-698). New York: McGraw-Hill.
- Galaburda, A.M. (1984). The anatomy of language: lessons from comparative anatomy. In D. Caplan, A.R. Lecours, & A. Smith (Eds.) *Biological perspectives in language* (pp. 290-302). Cambridge, MA: MIT Press.
- Gazzaniga, M. (1970). *Le cerveau dédoublé*. Bruxelles: Mardaga.
- Gilbert, C., & Bakan, P. (1973). Visual asymmetry in perception of faces. *Neuropsychologia*, 11, 355-362.
- Goldstein, K. (1948). *Language and language disturbances*. New York: Grune & Stratton.
- Habib, M. (1986). Visual hypoemotionality and prosopagnosia associated with right temporal lobe isolation. *Neuropsychologia*, 24, 577-582.

- Haggard, M.P., & Parkinson, A.M. (1971). Stimulus and task factors in the perceptual lateralization of speech signals. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 23, 168-177.
- Hannequin, D., Goulet, P., & Joannette, Y. (1987). La contribution de l'hémisphère droit à la communication verbale. In *Rapport de Neurologie, LXXXVe Congrès de Psychiatrie et Neurologie de Langue Française*. Paris: Masson.
- Hécaen, H. (1962). Clinical symptomatology in right and left hemisphere lesion. In V.B. Mountcastle (Ed.), *Interhemispheric relations and cerebral dominance*. Baltimore, MD: John Hopkins.
- Heilman, K.M., Scholes, R., & Watson, R.T. (1975). Auditory affective agnosia: disturbed comprehension of affective speech. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 38, 69-72.
- Heilman, K.M., Schwartz, H., & Watson, R.T. (1978). Hypoarousal in patients with the neglect syndrome and emotional indifference. *Neurology*, 28, 229-232.
- Hirshman, R.S., & Safer, M.A. (1982). Hemisphere differences in perceiving positive and negative emotions. *Cortex*, 18, 569-580.
- Hirstein, W., & Ramachandran, V.S. (1997). Capgras syndrome: a novel probe for understanding the neural representation of the identity and familiarity of persons. *Proceedings of the Royal Society, London, B* 264 (1380), 437-444.
- Hoppe, K.D., & Bogen, J.E. (1977). Alexithymia in twelve commissurotomy patients. *Psychotherapy and Psychosomatics*, 28, 148-155.
- Hugdahl, K., Broman, J.E., & Franzon, M. (1983). Effects of stimulus content and brain lateralization on the habituation of the electrodermal orienting reaction. *Biological Psychology*, 17, 153-168.
- Jones, N.A., & Fox, N.A. (1992). Electroencephalogram asymmetry during emotionally evocative films and its relation to positive and negative affectivity. *Brain and Cognition*, 20, 280-299.
- Klouda, G.V., Robin, D.A., Graff-Radford, N.R., & Cooper, W.E. (1988). The role of callosal connections in speech prosody. *Brain and Language*, 35, 154-171.
- Kolb, B., & Milner, B. (1981). Observations on spontaneous facial expressions after focal excisions and after intra-carotid injection of Sodium Amytal. *Neuropsychologia*, 19, 505-514.
- Ladavas, E., Nicoletti, R., Umiltà, C., & Rizzolatti, G. (1984). Right hemisphere interference during negative affect: a reaction time study. *Neuropsychologia*, 22, 479-485.
- Ladavas, E., Umiltà, C., & Ricci-Bitti, P.E. (1980). Evidence for sex differences in right-hemisphere dominance for emotions. *Neuropsychologia*, 18, 361-366.

- Landis, T., Assal, G., & Perret, C. (1979). Opposite cerebral hemispheric superiorities for visual associative processing of emotional facial expressions and objects. *Nature*, 278, 739-740.
- Lee, G.P., Loring, D.W., Meader, K.J., & Brooks, B.B. (1990). Hemispheric specialization for emotional expression: a reexamination of results from intracarotid administration of Sodium Amobarbital. *Brain and Cognition*, 12, 267-280.
- Levy, J., Heller, W., Banich, M.T., & Burton, L.A. (1983). Asymmetry of perception in free viewing of chimeric faces. *Brain and Cognition*, 2, 404-419.
- Ley, R.G., & Bryden, M.P. (1979). Hemispheric differences in processing emotions and faces. *Brain and Language*, 7, 127-138.
- Ley, R.G., & Bryden, M.P. (1982). A dissociation of right and left hemispheric effects for recognizing emotional tone and verbal content. *Brain and Cognition*, 1, 3-9.
- Mammucari, A., Caltagirone, C., Ekman, P., Friesen, W., Gainotti, G., Pizzamiglio, L., & Zoccolotti, P. (1988). Spontaneous facial expression of emotion in brain damaged patients. *Cortex*, 24, 521-533.
- Mandal, M.K., Mohanty, A., & Pandey, R. (1996). Emotion-specific processing deficit in focal brain-damaged patients. *International Journal of Neuroscience*, 84, 87-95.
- Mandal, M.K., Tandon, S.C., & Asthana, H.S. (1991). Right brain damage impairs recognition of negative emotions. *Cortex*, 27, 247-253.
- McLaren, J., & Bryson, S.E. (1987). Hemispheric asymmetries in the perception of emotional and neutral faces. *Cortex*, 23, 645-654.
- Moretti, M.M., Charlton, S., & Taylor, S. (1996). The effects of hemispheric asymmetries and depression on the perception of emotion. *Brain and Cognition*, 32, 67-82.
- Morrow, L., Vrtunsky, P.B., Kim, Y., & Boller F. (1982). Arousal responses to emotional stimuli and laterality of lesion. *Neuropsychologia*, 20, 77-81.
- Pizzamiglio, L., Zoccolotti, P., Mammucari, A., & Cesaroni, R. (1983). The independence of face identity and facial expression recognition mechanisms: relation to sex and cognitive style. *Brain and Cognition*, 2, 176-188.
- Rapcsak, S.Z., Comer, J.F., & Rubens, A.B. (1993). Anomia for facial expressions: neuropsychological mechanisms and anatomical correlates. *Brain and Language*, 45, 233-252.
- Rapcsak, S.Z., Kaszniak, A.W., & Rubens, A.B. (1989). Anomia for facial expressions. Evidence for a category specific visual-verbal disconnection syndrome. *Neuropsychologia*, 27, 1031-1041.
- Renault, B., Signoret, J.L., Debruille, B., Breton, F., & Bolgert, F. (1989). Brain potentials reveal covert facial recognition in prosopagnosia. *Neuropsychologia*, 27, 905-912.

- Reuter-Lorenz, P., & Davidson, R.J. (1981). Differential contribution of the two cerebral hemispheres to the perception of happy and sad faces. *Neuropsychologia*, 19, 609-613.
- Reuter-Lorenz, P., Givis, R.P., & Moscovitch, M. (1983). Hemisphere specialisation and the perception of emotions. Evidence from right-handers and from inverted and non-inverted left-handers. *Neuropsychologia*, 21, 687-692.
- Rey, M., Dellatolas, G., Bancaud, J., & Talairach, J. (1991). Manifestations émotionnelles et asymétrie fonctionnelle hémisphérique: analyse de 73 tests bilatéraux à l'amytal. *Revue de Neuropsychologie*, 1 (2), 177-192.
- Robinson, R.G., Kubos, K.L., Starr, L.B., Reo, K., & Price, T.R. (1984). Mood disorders in stroke patients. Importance of localisation of lesion. *Brain*, 107, 81-93.
- Robinson, R.G., & Szetele D. (1981). Mood change following left hemispheric brain injury. *Annals of Neurology*, 9, 447-453.
- Ross, E.D. (1981). The aprosodias: functional-anatomic organization of the affective components of language in the right hemisphere. *Archives of Neurology*, 38, 561-569.
- Ross, E.D., & Mesulam, M.M. (1979). Dominant language functions of the right hemisphere? Prosody and emotional gesturing. *Archives of Neurology*, 36, 144-148.
- Ross, E.D., & Rush, A.J. (1981). Diagnosis and neuroanatomical correlates of depression in brain-damaged patients: implications for a neurology of depression. *Archives of General Psychiatry*, 38, 1344-1348.
- Ross, E.D., Thompson, R.D., & Yenkosky, J. (1997). Lateralization of affective prosody in brain and the callosal integration of hemispheric language functions. *Brain and Language*, 56, 27-54.
- Rossi, G.F., & Rosadini, G. (1967). Experimental analysis of cerebral dominance in man. In C.J. Millikan & F.L. Darley (Eds.), *Brain mechanisms underlying speech and language* (pp. 167-174). New York: Grune & Stratton.
- Ruben, D.A., & Ruben, R.T. (1980). Differences in asymmetry of facial expression between left and right handed children. *Neuropsychologia*, 18, 373-377.
- Sackeim, H.A., Greenberg, M.S., Weiman, A.L., Gur, R.C., Hungerbuhler, J.P., & Geschwind, N. (1982). Hemispheric asymmetry in the expression of positive and negative emotions. *Archives of Neurology*, 39, 210-218.
- Sackeim, H.A., & Gur, R.C. (1978). Lateral asymmetry in intensity of emotional expression. *Neuropsychologia*, 16, 473-481.
- Sackeim, H.A., Gur, R., & Saucy, M.C. (1978). Emotions are expressed more intensely on the left side of the face. *Science*, 202, 434-436.

- Safer, M.A. (1981). Sex and hemisphere differences in access to codes for processing emotional expressions and faces. *Journal of Experimental Psychology: General*, *110*, 86-100.
- Saxby, L., & Bryden, M.P. (1984). Left-ear superiority in children for processing auditory emotional material. *Developmental Psychology*, *20*, 72-80.
- Schiff, B.B., & Lamon, M. (1989). Inducing emotion by unilateral contraction of facial muscles: a new look at hemispheric specialization of emotion. *Neuropsychologia*, *27*, 923-935.
- Schiff, B.B., & MacDonald, B. (1990). Facial asymmetries in the spontaneous response to positive and negative emotional arousal. *Neuropsychologia*, *28*, 777-785.
- Schiff, B.B., & Rump, S.A. (1995). Asymmetrical hemispheric activation and emotion: the effects of unilateral forced nostril breathing. *Brain and Cognition*, *29*, 217-231.
- Schiff, B.B., & Truchon, C. (1993). Effect of unilateral contraction of hand muscles on perceiver biases in the perception of chimeric and neutral faces. *Neuropsychologia*, *31*, 1351-1365.
- Schmitt, J.J., Hartje, W., & Willmes, K. (1997). Hemispheric asymmetry in the recognition of emotional attitude conveyed by facial expression, prosody and propositional speech.
- Sergent, J., Ohta, S., & MacDonald, B. (1992). Functional neuroanatomy of face and object processing. A positron emission tomography study. *Brain*, *115*, 15-36.
- Silberman, E.K., & Weingartner, H. (1986). Hemispheric lateralization of functions related to emotion. *Brain and Cognition*, *5*, 322-353.
- Spence, S., Shapiro, D., & Zaidel, E. (1996). The role of the right hemisphere in the physiological and cognitive components of emotional processing. *Psychophysiology*, *33*, 112-122.
- Starkstein, S.E., Robinson, R.G., & Price, T.R. (1987). Comparison of cortical and subcortical lesions in the production of poststroke mood disorders. *Brain*, *110*, 1045-1059.
- Strauss, S., & Moscovitch, M. (1981). Perception of facial expressions. *Brain and Language*, *13*, 308-332.
- Tenhouten, W.D., Hoppe, K.D., Bogen, J.E., & Walter, D. (1985). Alexithymia: an experimental study of commissurotomy patients and normal control subjects. *American Journal of Psychiatry*, *143*, 312-316.
- Terzian, H. (1964). Behavioral and EEG effects of intracarotid sodium amytal injection. *Acta Neurochirurgica (Wien)*, *12*, 230-239.
- Thompson, J.K. (1984). Visual field, exposure duration and sex as factors in the perception of emotional facial expressions. *Cortex*, *19*, 293-308.
- Thompson, J.K. (1985). Right brain, left brain; left face, right face: hemisphericity and the expression of facial emotion. *Cortex*, *21*, 281-299.

- Tranel, D., Damasio, A.R., & Damasio, H. (1988). Intact recognition of facial expression, gender, and age in patients with impaired recognition of face identity. *Neurology*, *38*, 690-696.
- Tucker, D.M., Watson, R.T., & Heilman, K.M. (1977). Affective discrimination and evocation in patients with right parietal disease. *Neurology*, *27*, 947-950.
- Van Lancker, D., & Sidtis, J.J. (1992). The identification of affective-prosodic stimuli by left- and right-damaged subjects: all errors are not created equal. *Journal of Speech Hearing Research*, *35*, 936-970.
- Walker, B.B., & Sandman, C.A. (1982). Visual evoked potential change as heart rate and carotid pressure change. *Psychophysiology*, *19*, 520-527.
- Weniger, D. (1993). Disorders of prosody in aphasia. In G. Blanken & J. Dittmann (Eds.), *Linguistic disorders and pathologies*. Berlin: de Gruyter.
- Wittling, W. (1989). Psychophysiological correlates of human brain asymmetry: blood pressure changes during lateralized presentation of an emotionally laden film. *Neuropsychologia*, *28*, 457-470.
- Wittling, W., & Roschmann, R. (1993). Emotion-related hemisphere asymmetry: subjective emotional responses to laterally presented films. *Cortex*, *29*, 431-448.
- Yokoyama, K., Jennings, R., Ackles, P., Hood, P., & Boller, F. (1987). Lack of heart rate changes during attention demanding task after right hemisphere lesions. *Neurology*, *37*, 624-630.
- Yoon, B.-W., Morillo, C.A., Cechetto, D.F., & Hachinski, V. (1997). Cerebral hemispheric lateralization in cardiac autonomic control. *Archives of Neurology*, *54*, 741-744.
- Young, A.W., Reid, I., Wright, S., & Hellawell, D.J. (1993). Face-processing impairments and the Capgras delusion. *British Journal of Psychiatry*, *162*, 695-698.
- Zajonc, R.B. (1985). Emotion and facial efferences: a theory reclaimed. *Science*, *228*, 15-21.
- Zamrini, E.Y., Meador, K.J., & Foring, D.W. (1990). Unilateral cerebral inactivation produces differential left/right heart rate responses. *Neurology*, *40*, 1408-1411.
- Zoccolotti, P., Caltagirone, C., Benedetti, N., & Gainotti, G. (1986). Perturbation des réponses végétatives aux stimuli émotionnels au cours des lésions hémisphériques unilatérales. *L'Encéphale*, *12*, 263-268.
- Zoccolotti, P., Scabini, D., & Violani, V. (1982). Electrodermal responses in patients with unilateral brain damage. *Journal of Clinical Neuropsychology*, *4*, 143-150.
- Zurif, E.B. (1974). Auditory lateralization: prosodic and syntactical factors. *Brain and Language*, *1*, 391-396.