

ANNEE 2005

**APPROCHES EXPERIMENTALES ET ONTOGENETIQUES  
DE LA LATERALISATION DU TRAITEMENT  
DES INFORMATIONS ACOUSTIQUES SPECIFIQUES  
CHEZ LE CHIEN (*Canis familiaris*)**

THESE

pour le

DOCTORAT VETERINAIRE

présentée et soutenue publiquement  
devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

le

.....

par

**Virginie, Marie, Delphine BIDOIS**

Née le 17 octobre 1981 à Harfleur (Seine-Maritime)

**JURY**

Président : M. ....

Professeur à la Faculté de Médecine de Créteil

Membres

Directeur : M. Bertrand L. DEPUTTE

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

Assesseur : Mme Hélène COMBRISON

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

**APPROCHES EXPERIMENTALES ET ONTOGENETIQUES DE LA  
LATERALISATION DU TRAITEMENT DES INFORMATIONS ACOUSTIQUES  
SPECIFIQUES CHEZ LE CHIEN (*Canis familiaris*)**

BIDOIS Virginie

**RESUME :**

Chez l'Homme, l'étude des relations entre le cerveau et le comportement révèle une asymétrie dans l'audition et la vision, ainsi que la préférence pour une main et un pied. Depuis le dix-neuvième siècle, il est connu que l'hémisphère cérébral gauche est dominant dans le traitement du langage. Une latéralisation du contrôle neurologique de la vocalisation est démontrée chez les oiseaux et les amphibiens et une spécialisation de l'hémisphère gauche (L.H.S.) est mise en évidence dans la communication acoustique chez les rongeurs, pinnipèdes et primates.

L'hypothèse selon laquelle une L.H.S. existe chez le Chien et la recherche de son moment d'apparition sont étudiées dans cette expérimentation. 30 vocalisations canines et 45 stimuli acoustiques non spécifiques sont présentés à chacun des 19 chiots (10 mâles, 9 femelles), et 42 vocalisations canines et 63 stimuli acoustiques non spécifiques à chacun des 20 adultes (10 mâles, 10 femelles). Dans les deux groupes, l'indice de latéralité pour l'hémisphère gauche est supérieur à 50 % pour les vocalisations spécifiques de façon significative, alors qu'il n'y a pas de préférence hémisphérique pour le traitement des autres stimuli. De plus, des effets liés au sexe sont relevés chez les adultes.

**MOTS CLES :**

Perception - Audition - Développement - Organisation cérébrale - Latéralisation

**JURY :**

Président

Directeur Pr B.L. Deputte

Assesseur Pr H. Combrisson

**ADRESSE DE L'AUTEUR :**

11 Rue de la Concorde

94700 MAISONS ALFORT

**ONTOGENETIC AND EXPERIMENTAL ASPECTS OF THE LATERALIZATION  
OF THE TREATMENT OF THE SPECIFIC ACOUSTIC INFORMATIONS  
IN THE DOG (*Canis familiaris*)**

BIDOIS Virginie

**SUMMARY :**

In the human species, studies of relationships between brain and behavior showed an asymmetry in auditory and vision and a preference for a foot and a hand. Since the nineteenth century, it was established that the left cerebral hemisphere was dominant in the language. Lateralization of neural control for vocalization was proved by birds and amphibians and a Left Hemispheric Specialization (L.H.S.) was demonstrated in the acoustic communication by Rodentia, Pinnipeds and Primates.

The hypothesis that L.H.S. was existed in *Canis familiaris* and when this appeared were examined in this experiment. 30 specific vocalizations versus 45 non specific acoustic stimuli were presented to every one of the 19 puppies (10 males, 9 females) and 42 specific vocalisations versus 63 non specific acoustic stimuli were presented to every one of the 20 adults dogs (10 males, 10 females). In the 2 groups, indice of left laterality was significantly greater than 50% for the specific vocalizations, whereas there was no difference between the two hemispheres for the other acoustic stimuli. Furthermore there were significant gender effects in the adults.

**KEY-WORDS :**

Perception – Audition – Ontogenesis - Cerebral organization - Lateralization

**JURY :**

President :

Director : Pr B.L. Deputte

Assessor : Pr H. Combrisson

**AUTHOR'S ADRESS :**

11 Rue de la Concorde

94700 MAISONS ALFORT

# *Sommaire*

|  |              |
|--|--------------|
| <b>Table des abréviations.....</b>                     | <b>p. 3</b>  |
| <b>Index des figures.....</b>                          | <b>p. 4</b>  |
| <b>Index des tableaux.....</b>                         | <b>p. 5</b>  |
| <b>1. Introduction.....</b>                            | <b>p. 6</b>  |
| <b>2. Sujets, matériel et méthodes.....</b>            | <b>p. 12</b> |
| <b>2.1. Sujets.....</b>                                | <b>p. 12</b> |
| <b>2.2. Matériel.....</b>                              | <b>p. 13</b> |
| 2.2.1. Matériel audio et vidéo.....                    | p. 13        |
| 2.2.2. Dispositif expérimental.....                    | p. 14        |
| <b>2.3. Méthodes.....</b>                              | <b>p. 16</b> |
| 2.3.1. Etude préalable.....                            | p. 16        |
| 2.3.2. Constitution de la bande sonore de stimuli..... | p. 18        |
| 2.3.3. Protocole expérimental.....                     | p. 20        |
| 2.3.4. Saisie des données.....                         | p. 21        |
| 2.3.5. Dépouillement des données.....                  | p. 22        |
| 2.3.6. Traitement des données.....                     | p. 23        |

|   |              |
|---|--------------|
| <b>3. Résultats.....</b>                                | <b>p. 25</b> |
| <b>3.1. Attractivité des stimuli acoustiques.....</b>   | <b>p. 25</b> |
| <b>3.2. Latéralisation des stimuli acoustiques.....</b> | <b>p. 26</b> |
| 3.2.1. Mise en évidence.....                            | p. 26        |
| 3.2.2. Influence de l'âge.....                          | p. 27        |
| 3.2.3. Influence du sexe.....                           | p. 29        |
| 3.2.4. Variations individuelles.....                    | p. 31        |
| 3.2.5. Récapitulation.....                              | p. 35        |
| <b>4. Discussion.....</b>                               | <b>p. 36</b> |
| Cohérence avec les travaux antérieurs.....              | p. 36        |
| Aspect phylogénétique.....                              | p. 37        |
| Aspect ontogénétique.....                               | p. 39        |
| Les effets du sexe.....                                 | p. 41        |
| Les mécanismes de la latéralité.....                    | p. 42        |
| <b>Conclusion.....</b>                                  | <b>p. 45</b> |
| <b>Bibliographie .....</b>                              | <b>p. 46</b> |
| <b>Annexes .....</b>                                    | <b>p. 48</b> |

## **Table des abréviations**

A.B.R. : Auditory Brain Response

cm. : centimètre

dB : décibel

d.d.l. : degré de liberté

D.O.L. : Degree Of Laterality

Hz : Hertz

j. : jour

L.H.S. : Left Hemispheric Specialization

m. : mètre

O.A.E. : Oto Acoustic Emission

R.E.A. : Right Ear Advantage

W. : Watt

## **Index des figures**

Figure 1 : Schéma des voies auditives nerveuses chez le Chien

Figure 2 : Arbre phylogénétique de quelques espèces de mammifères

Figure 3 : Schéma et vues du dispositif expérimental utilisé pour les chiens adultes (Vincennes, 75) et les chiots (Arronville, 95)

Figure 4 : Composition d'une session de quinze stimuli acoustiques

Figure 5 : Schéma du montage permettant la constitution de la bande sonore

Figure 6 : Latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez le Chien

Figure 7 : Influence de l'âge sur la latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez le Chien

Figure 8 : Influence de l'âge sur la latéralisation du traitement des sous-classes de stimuli acoustiques non spécifiques chez le Chien

Figure 9 : Influence du sexe sur la latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez le Chien

Figure 10 : Influence du sexe sur la latéralisation du traitement des sous-classes de stimuli acoustiques non spécifiques chez le Chien

Figure 11 : Relation entre l'appareil auditif et la spécialisation hémisphérique gauche dans la perception acoustique

## **Index des tableaux**

Tableau 1 : Séquences du développement comportemental précoce chez le Chien

Tableau 2 : Capacités auditives et évaluation de l'audition chez le Chien

Tableau 3 : Comparaison des travaux de mise en évidence de spécialisation hémisphérique sur différents modèles

Tableau 4 : Comparaison du déroulement des séances chez les chiens adultes et les chiots

Tableau 5 : Influence de la classe de stimuli acoustiques sur l'attractivité de ceux-ci

Tableau 6 : Variations individuelles dans la latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez les chiens adultes

Tableau 7 : Variations individuelles dans la latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez les chiots

Tableau 8 : Latéralisation mise en évidence chez le Chien, selon l'âge, le sexe et la classe de stimuli acoustiques

Tableau 9 : Influence des modalités d'expression des résultats sur la mise en évidence d'une préférence hémisphérique dans la perception acoustique



# **1. INTRODUCTION**

La latéralisation se définit comme une préférence hémisphérique dans le traitement d'un type d'informations ; c'est une spécialisation qui vise à accroître les compétences d'un individu. Elle est la résultante des effets combinés de l'ontogenèse et de la phylogenèse. Connue chez l'Homme depuis l'Antiquité, elle concerne, dans cette espèce, à la fois l'habileté manuelle et l'organisation cérébrale anatomique et fonctionnelle, se manifestant ainsi dans les réactions motrices, auditives et visuelles (Gaillard, 1996). Chez les animaux, elle a été plus récemment mise en évidence.

La latéralité manuelle, avec un niveau de 90% de dextérité dans la population pour la plupart des tâches quotidiennes, est l'apanage de l'espèce humaine ; elle repose sur un biais des structures, déjà mis en place *in utero* (Hepper *et al.*, 1998). Cependant, une préférence motrice pour un membre est vérifiée chez des amphibiens, rongeurs, baleines, primates et carnivores (Pike *et al.*, 1997). Chez les primates, elle varie en fonction de la tâche exécutée (Wells, 2003). Chez le Chien, le membre antérieur droit est privilégié par les femelles, alors que les mâles utilisent davantage celui gauche dans la réalisation de trois types de tâches (Wells, 2003). L'apparition de cette préférence motrice est également précoce chez les animaux, observée chez le Hamster entre deux et soixante jours (Uziel *et al.*, 1998).

En ce qui concerne le traitement d'informations visuelles, l'Homme présente une préférence pour un œil ainsi qu'une latéralisation fonctionnelle : l'hémisphère droit a l'avantage pour le traitement des visages et des gestalts, tandis que le gauche prédomine pour le traitement local de l'information (Gaillard, 1996). De même, chez des primates, un œil directeur est mis en évidence (Nedellec-Bienvenue *et al.*, 2004).

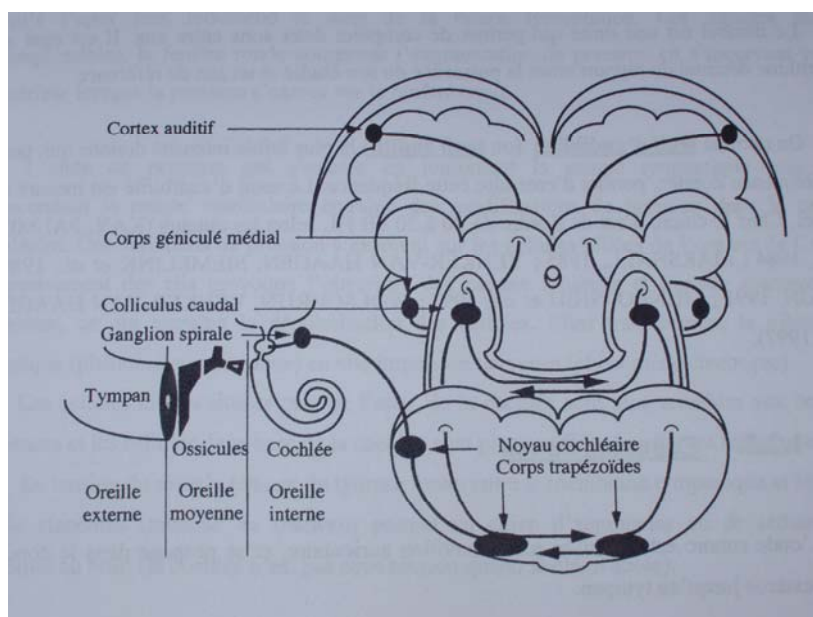
En terme de communication acoustique, Broca et Wernicke montrent, dès le dix-neuvième siècle, la prédominance de l'hémisphère gauche (L.H.S. : Left Hemispheric Specialization) pour la perception et la production langagières, au niveau d'aires cérébrales spécialisées, nommées, ultérieurement, respectivement aires de Wernicke et de Broca, et situées dans le lobe temporal gauche, au niveau du cortex auditif secondaire (Böye *et al.*,

2005). Plus tard, des travaux basés sur des mesures électro-encéphalographiques, puis les méthodes d'imagerie cérébrale confirment le fait que les informations langagières sont traitées dans l'hémisphère gauche, tandis que celles paralinguistiques, musicales notamment, sont traitées préférentiellement dans le droit (Gaillard, 1996).

En outre, la configuration des voies nerveuses auditives chez l'Homme, comme chez tous les mammifères, inclut une décussation, c'est-à-dire un croisement des fibres nerveuses, quasiment totale, qui implique que chaque hémisphère reçoit des projections en majorité contralatérales et en minorité homolatérales. Par conséquent, les informations parvenant à l'oreille droite aboutissent directement à la région corticale du langage, tandis que celles parvenant à l'oreille gauche doivent changer d'hémisphère avant de gagner cette même région. Ainsi, la L.H.S. se traduit pratiquement par un avantage de l'oreille droite (R.E.A. : Right Ear Advantage).

La figure 1 est une représentation schématique des voies nerveuses auditives chez le Chien.

- Figure 1 : Schéma des voies auditives nerveuses chez le Chien, d'après Cauzinille, 1997



L'origine de la latéralité, notamment de la L.H.S. pour le traitement du langage humain, est une question qui constitue encore à ce jour un objet d'étude. Deux hypothèses majeures peuvent être envisagées : premièrement, cette perception du langage est basée sur des adaptations préalables existant déjà chez les animaux et, deuxièmement, elle ne se retrouve que chez l'Homme, de par un accroissement de la taille moyenne du cerveau, propre à cette espèce (Bauer, 1993). Dans le premier cas, il existe des procédés de latéralité fonctionnelle chez les animaux et la recherche du moment de leur émergence peut être envisagée, concept phylogénétique fondamental Darwinien, stipulant que différents organismes résultent d'un ancêtre commun, dont le plan d'organisation est similaire au leur, et qui a évolué par le biais de l'hérédité et de l'adaptation, en constituant une généalogie non linéaire (Northcutt, 2001) ; dans le second cas, la latéralité ne peut être approchée que par des études pointues menées sur l'encéphale humain, permettant de trouver les fondements anatomiques et physiologiques qui la sous-tendent.

Aussi, une première approche consiste en des études comparatives entre le langage humain et la communication acoustique spécifique animale (Petersen, 1982), ainsi qu'en des travaux sur la recherche d'une L.H.S. sur des espèces simples invertébrées, puis sur des êtres plus complexes vertébrés (Ghazanfar *et al.*, 1999).

Nottebohm (1977) est le premier à mettre en évidence un phénomène de latéralité animale chez le Pinson, *Fringilla coelebs*, en comparant les effets des sections unilatérales, droite ou gauche, et bilatérale du nerf hypoglosse, lequel innerve le syrinx, organe de production du chant chez les oiseaux ; il constate, en effet, que l'hémisphère gauche joue un rôle majoritaire dans le contrôle de la communication vocale par rapport au droit. A l'issue de ce travail, Bauer (1993) s'interroge sur la présence d'une éventuelle spécialisation hémisphérique chez les amphibiens, groupe considéré comme l'un des premiers à développer la communication vocale ; chez la Grenouille, *Rana pipiens*, il aboutit au même constat, en réalisant une section complète droite ou gauche au niveau de la région génératrice de la vocalisation : la lésion du côté gauche provoque une dégradation accrue des performances par rapport à celle du côté droit.

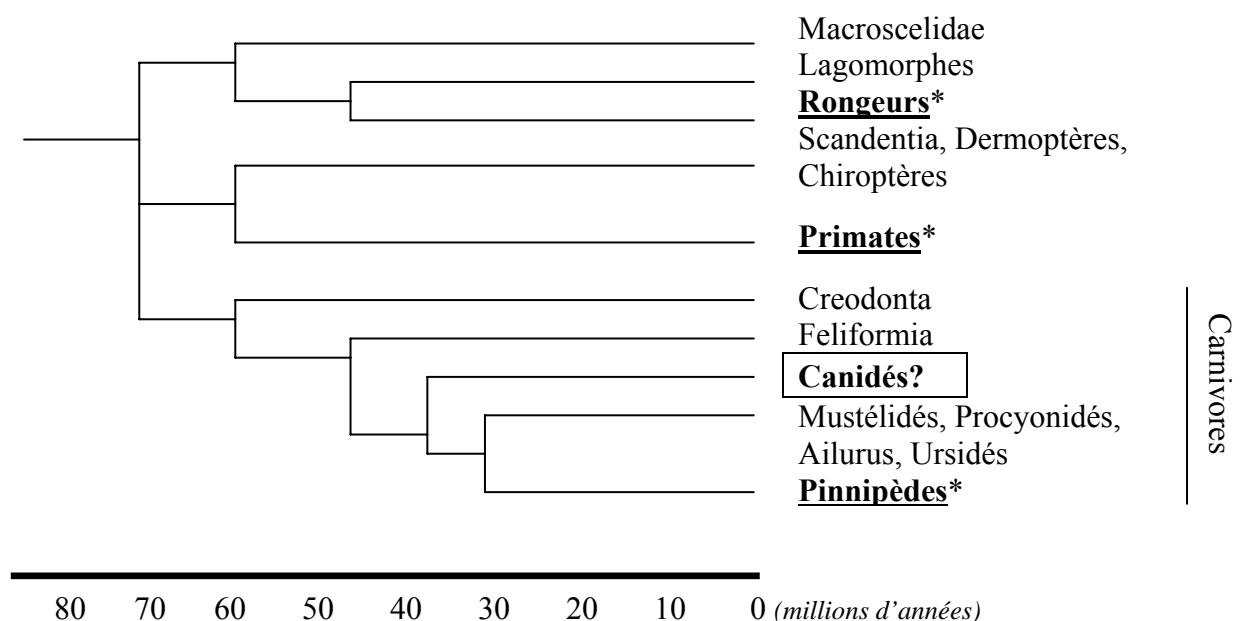
Chez les mammifères, Ehret (2004) établit que des souris allaitantes utilisent préférentiellement l'hémisphère gauche dans le traitement des vocalises de leurs nouveaux nés et que les femelles vierges ne présentent aucune préférence hémisphérique.

Parmi les primates non-humains, une latéralisation à gauche du traitement des stimuli spécifiques est démontrée chez *Macaca mulatta* (Hauser et Andersson, 1994) et *Macaca fuscata* (Beecher *et al.*, 1979, Petersen, 1982 et Heffner *et al.*, 1984).

Enfin, Böye *et al.* (2005) montrent récemment qu'une L.H.S. existe chez l'Otarie à fourrure, *Zalophus californianus*, un mammifère marin à vie semi-aquatique, appartenant à l'ordre des Carnivores.

Aux vues de cet aperçu, il semble que l'hypothèse de l'émergence précoce de la latéralité dans le monde animal se précise. En particulier chez les mammifères, ces dernières données, replacées sur un arbre phylogénétique dans la figure 2, convergent vers l'idée d'une latéralité acoustique, antérieure à l'espèce humaine, pouvant être évaluée à environ 70 millions d'années, date de vie approximative du premier ancêtre commun aux espèces étudiées.

- Figure 2 : Arbre phylogénétique de quelques espèces de mammifères, d'après Böye *et al.*, 2005



\* Espèce où est mise en évidence une spécialisation de l'hémisphère gauche dans la communication acoustique

Le but de ce travail consiste en la recherche d'une préférence hémisphérique dans le traitement des informations acoustiques spécifiques chez le Chien, *Canis familiaris*, et du moment de sa mise en place au cours de l'ontogenèse.

Outre son intérêt phylogénétique, le Chien présente l'avantage d'être une espèce sociale, liée par une relation particulière à l'Homme et dotée d'un développement rapide, dont le tableau 1 dresse l'inventaire des étapes principales.

- Tableau 1 : Séquences du développement comportemental précoce chez le Chien, d'après Scott et Fuller, 1965

| <i>Période de développement</i> | <i>NEO-NATALE</i>                                      | <i>TRAN-SITION</i>                             | <i>SOCIALISATION</i>             | <i>JUVE-NILE</i> |
|---------------------------------|--|--|----------------------------------|------------------|
| <i>Age (en semaines)</i>        | 0    1    2  | 3  | 4    5    6    7    8    9    10 | 11               |
| <i>Audition</i>                 | Ouverture des oreilles                                 | ■<br>Début de la perception sonore             |                                  |                  |
| <i>Vision</i>                   | ■<br>Développement des yeux<br>■<br>Ouverture des yeux | ←<br>Réponse à la lumière et au mouvement<br>→ |                                  |                  |
| <i>Vocalisation</i>             | ■<br>Gémissements, grognements<br>■<br>Jappements      |  | ←<br>Premiers aboiements<br>→    |                  |

Ce modèle présente également certaines contraintes ; notamment, les limites éthiques se posent rapidement par la proximité avec l'Homme et par la domestication ; de plus, les aptitudes du Chien à obéir et à travailler peuvent induire des biais dans les réponses observées.

La mise en place de la communication vocale au cours du développement résulte d'une maturation physique et d'un apprentissage.

Chez le bébé, le développement du langage se fait en plusieurs étapes, entre un et trois ans d'âge, et repose indéniablement sur les apprentissages. En outre, la latéralité langagière, perçue dès l'âge de quatre jours, décroît durant la première année de vie, avant de réapparaître (Gaillard, 1996) ; ce constat est à relier à la maturation du corps calleux, qui régule et homogénéise les relations inter hémisphériques (Uziel *et al.*, 1998).

L'acquisition du chant chez les oiseaux inclut la mise en mémoire du *template* propre à l'espèce, au cours d'une période clé, dite critique, puis la confrontation des vocalises individuelles à ce modèle de référence enregistré, permettant le développement du chant adulte, dit cristallisé (Nottebohm, 1977) ; durant l'apprentissage, les effets de la section du nerf hypoglosse sont réversibles (Nottebohm, 1977).

Chez des macaques et des otaries, la latéralisation est absente chez les jeunes âgés de moins d'un an (Macaque Rhésus, *Macaca mulatta*, Hauser *et al.*, 1994 et Otarie de Californie, *Zalophus californianus*, Böye *et al.*, 2005).

Ces différentes données attestent de la complexité d'étude de la latéralité, mise en place à des stades précoces du développement (Uziel *et al.*, 1998). Cette dernière est difficile à suivre, car elle interagit avec la maturation cérébrale ; elle peut subir, de plus, des fluctuations et est dotée d'une certaine plasticité (Uziel *et al.*, 1998).

A l'instar des résultats obtenus chez des rongeurs, primates et pinnipèdes, l'hypothèse qui peut être formulée est celle de la mise en évidence d'une latéralisation fonctionnelle pour le traitement des émissions sonores spécifiques chez le chien adulte. Par ailleurs, l'ontogenèse acoustique inclut la maturation des aires cérébrales dévolues au traitement de ce type d'informations et un apprentissage du caractère fonctionnel des vocalisations ; aussi, la question de l'existence précoce d'une spécialisation hémisphérique peut être posée chez le chiot.

## **2. SUJETS, MATERIEL ET METHODES**

### **2.1. SUJETS**

L'échantillon comporte deux lots distincts : un premier, qui regroupe vingt sujets adultes, âgés de un à deux ans, comptant dix mâles et dix femelles, et un second, qui regroupe dix-neuf chiots, âgés de cinq à sept semaines, comptant dix mâles et neuf femelles.

Les adultes sont issus de l'Ecole des Chiens Guides d'Aveugles de Paris et appartiennent au groupe racial des Retrievers (Golden, Labrador, Flat Coat). Certains présentent des liens de parenté de type frères/sœurs et tous sont de gabarit homogène ; leur santé est rigoureusement suivie par les éducateurs et les vétérinaires ; leurs aptitudes au dressage sont très bien développées. Ils sont ou seront prochainement stérilisés, ce qui est obligatoire pour un chien guide. Ils sont à cet âge en formation permanente, à l'issue d'une période de travail en alternance au sein d'une famille d'accueil. Une fois le niveau de compétences requises atteint, les chiens sont «remis», c'est-à-dire placés comme guides auprès de personnes malvoyantes.

Les chiots sont issus de l'Elevage de la Vallée Chéron (Arronville, 95), spécialisé et certifié en Labradors Retrievers. Ils appartiennent à deux portées, sont donc frères et sœurs entre eux et tous de robe chocolat.

Les animaux sélectionnés font l'objet d'un examen clinique complet, réalisé par un vétérinaire, afin de s'assurer qu'ils sont en mesure de participer au protocole.

Par ailleurs, leurs compétences auditives, qui doivent être parfaitement intègres et sans biais de latéralité, sont, elles aussi, évaluées au cours d'un examen anatomique (examen otoscopique bilatéral) et fonctionnel (test clinique).

Le tableau 2 résume les caractéristiques des capacités auditives du chien et du chiot, ainsi que les méthodes permettant de les évaluer.

- Tableau 2 : Capacités auditives et évaluation de l'audition chez le Chien, d'après Strain, 1991

|                   |  |   |
|-------------------|--|---|
| <b>Capacité</b>   | <b>Gamme de fréquences audibles</b>  | <b>67- 45000 Hz</b>   |
|                   | <b>Seuil d'audition</b><br>(Pour une fréquence donnée, intensité sonore minimale permettant d'entendre cette fréquence)  | <b>20 - 30 dB</b>   |
|                   | <b>Ontogenèse auditive</b>   | Ouverture des conduits auditifs à 12-14 j.<br>Atteinte du seuil d'audition maximale à 20 j. |
| <b>Evaluation</b> | <ul style="list-style-type: none"> <li>* <b>Clinique</b> : risque d'erreur par excès (stress) et par défaut (méthode), SUBJECTIVE</li> <li>* <b>Examen audiométrique</b> : matériel nécessaire, SUBJECTIVE</li> <li>* <b>Impédancemétrie- tympanométrie</b> : matériel nécessaire, pas d'apport d'informations sur l'oreille interne</li> <li>* <b>Potentiels Evoqués Auditifs</b> : anesthésie générale vivement recommandée</li> </ul> |   |

L'évaluation de l'audition des sujets par la méthode clinique est donc perfectible ; cependant, elle est la seule applicable ici, car l'anesthésie générale est proscrite, aussi bien pour les futurs guides que pour les chiots destinés à la vente.

## 2.2. MATERIEL

### 2.2.1. Matériel audio et vidéo

Il se compose d'un caméscope numérique (*Panasonic®*, modèle *NV-GS70EG*), d'un magnétophone (*Sony®*, modèle *TCD-D8*) et d'un haut-parleur (*Suround®*, 50 Hz, 39 W.). Le caméscope est utilisé pour la saisie des stimuli acoustiques, en vue de la préparation des séquences tests (cf. le montage de la bande sonore), et pour l'enregistrement des réponses du



sujet. Le magnétophone sert au stockage des stimuli et des séquences tests et à la diffusion des stimuli. Il est relié au haut-parleur.

### **2.2.2. Dispositif expérimental**

Le caméscope est fixé sur un trépied, derrière un support, où est posé le haut-parleur à l'aide duquel le stimulus est diffusé. L'ensemble caméscope/haut-parleur se trouve derrière le sujet, qui est assis face à l'expérimentateur, son axe sagittal médian aligné avec le milieu d'un panneau blanc. L'expérimentateur déclenche le magnétophone et la diffusion des stimuli lorsque la tête de l'animal est parfaitement alignée avec l'axe du haut-parleur et du caméscope. L'axe de l'ensemble du dispositif est matérialisé par un trait vertical de couleur sur le panneau blanc.

Pour les adultes, le panneau a un mètre de hauteur, ce qui correspond à peu près au niveau de la tête du Retriever assis. Les sujets se tiennent sur un tapis, au centre de deux chaises, qui préviennent les retournements et les guident vers l'axe du dispositif. Les chiots sont placés dans une boîte en carton dépourvue de couvercle et découpée à l'avant pour la contention de la tête. Ils sont assis devant un panneau de trente centimètres de hauteur, niveau atteint par leur tête.

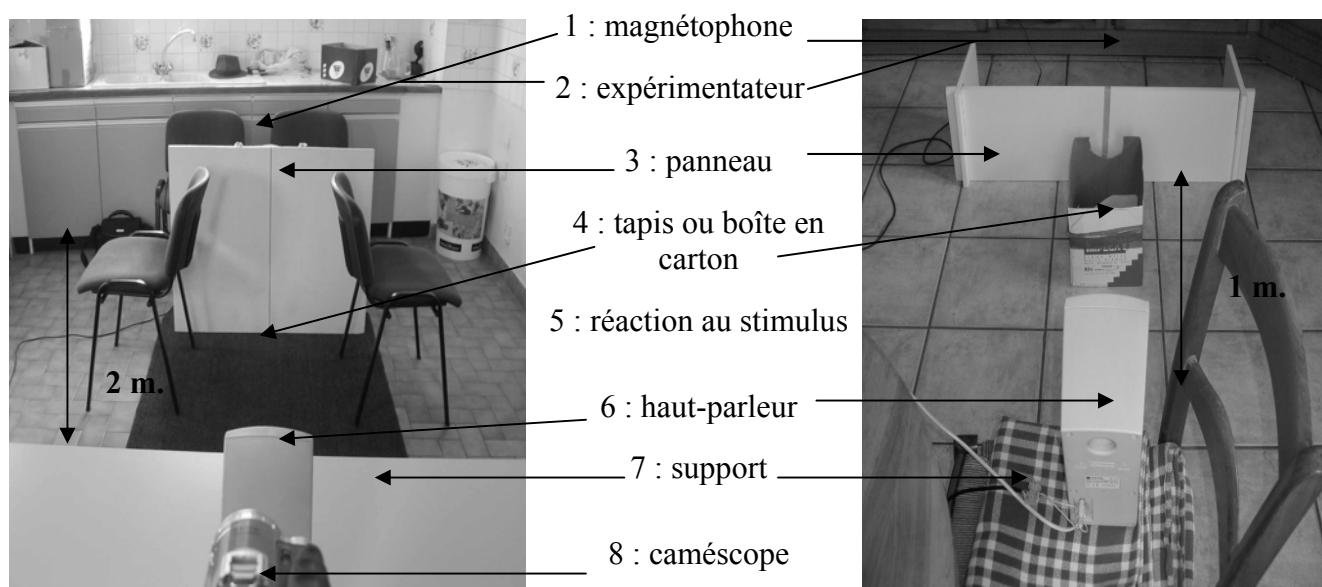
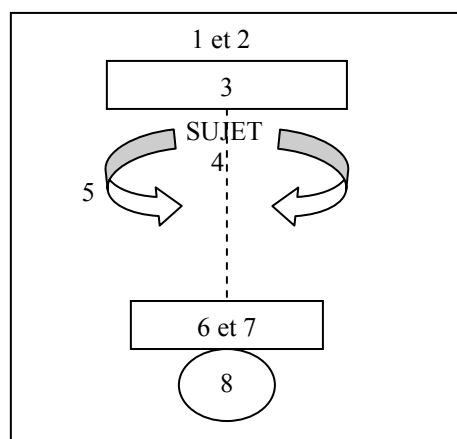
Pour les adultes, le haut-parleur est posé à quatre-vingt centimètres de hauteur, adaptée à celle du sujet, et à une distance de deux mètres de celui-ci. Pour les chiots, le haut-parleur est posé à environ quarante centimètres de hauteur et la pièce, plus exiguë, implique que la distance sujet/haut-parleur ne soit que d'un mètre seulement ; l'intensité sonore est ajustée à cette distance, afin que les deux lots reçoivent la même.

Le dispositif des chiens est installé dans une salle de réunion calme à l'Ecole des Chiens Guides. Toutefois, la salle de tests est entourée par les aires de travail des chiens et

non loin d'une avenue. Les chiots sont testés dans la cuisine d'une maison à la campagne ; les sonneries de la porte d'entrée et du téléphone sont transférées dans une autre pièce au moment des tests.

La figure 3 résume la précédente description du dispositif au moyen d'un schéma et de deux photographies.

- Figure 3 : Schéma et vues du dispositif expérimental utilisé pour les chiens adultes (Vincennes, 75) et pour les chiots, (Arronville, 95)



Pour les jeunes, des règles d'hygiène drastiques s'imposent en vue de prévenir l'intrusion d'un microbisme extérieur au sein de la maternité.

## 2.3. METHODES

### 2.3.1. Etude préalable

Les travaux fondamentaux, réalisés en perception acoustique et visant à mettre en évidence un processus de latéralisation fonctionnelle chez les mammifères, sont étudiés ; cette comparaison vise à déterminer les points forts méthodologiques des divers chercheurs et préside à la mise en place du protocole dans l'espèce choisie.

Le tableau 3 résume ces considérations expérimentales.

Le protocole de Hauser et Andersson sur *Macaca mulatta*, adapté ensuite par Böye sur *Zalophus californianus*, correspond à la méthodologie suivie ici chez le Chien : il s'agit de diffuser une bande sonore, comprenant des stimuli spécifiques et d'autres non spécifiques, à des sujets, jeunes et adultes, mâles et femelles, après avoir obtenu un placement rigoureux dans l'axe caméscope/haut-parleur/sujet/expérimentateur. La variable prélevée dans ces conditions est une rotation de l'oreille, de la tête ou du corps. Il est choisi pour sa simplicité en terme de matériel et d'apprentissage du sujet.

La mise en évidence de la L.H.S. se fait chez l'Homme, de façon idéale, par la méthode de *Dichotic Listening*, correspondant à la diffusion du même stimulus acoustique à la même intensité, simultanément, dans les deux conduits auditifs ; cependant, chez les bébés comme chez les animaux, la coopération du sujet n'est pas possible et le recours à l'orientation de la tête apparaît une alternative, se révélant un très bon indicateur de latéralité (Böye *et al.*, 2005).

• Tableau 3 : Comparaison des travaux de mise en évidence de spécialisation hémisphérique acoustique sur différents modèles

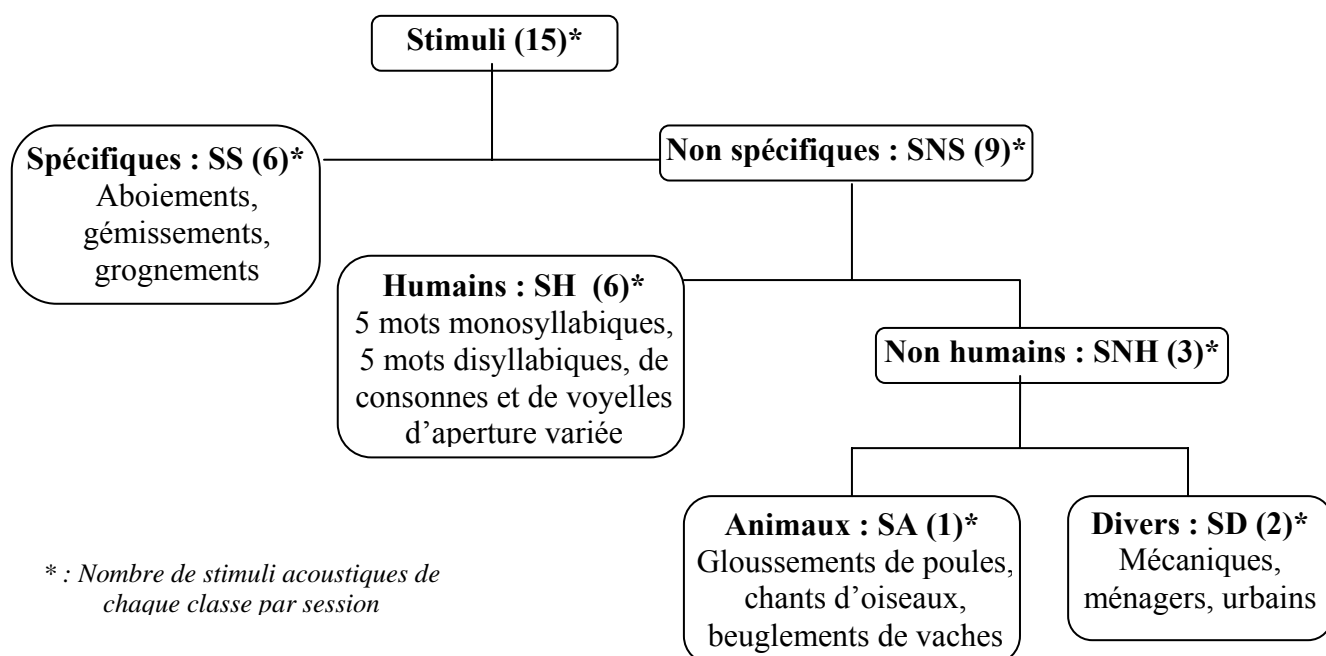
| <i>Auteurs</i>      |                               | <b>Petersen</b>  | <b>Hauser et Andersson</b>   | <b>Heffner</b>   | <b>Ehret</b>   | <b>Böye</b>  |
|---------------------|-------------------------------|--|--|--|--|--|
| <i>Sujets</i>       | <b>Groupe</b>                 | <b>PRIMATES</b>  |  |  | <b>RONGEURS</b>  | <b>PINNIPÈDES</b>  |
|                     | <b>Espèce</b>                 | <i>Macaca fuscata</i> ,<br>témoins : 3 autres espèces  | <i>Macaca mulatta</i>  | <i>Macaca fuscata</i>  | <i>Mus musculus domesticus</i>   | <i>Zalophus californianus</i>  |
|                     | <b>Nombre</b>                 | 2 à 6 par espèce   | 147  | 11   | 22 en lactation, 8 vierges   | 8  |
|                     | <b>Age, sexe</b>              |  | Jeunes et adultes,<br>Sexe ratio : 50%   | 5-7 ans, mâles   | 3-5 mois, femelles   | Jeunes et adultes,<br>6 femelles, 2 mâles  |
| <i>Méthode</i>      | <b>Conditions</b>             | Laboratoire  | Milieu naturel   | Laboratoire  | Laboratoire  | Laboratoire  |
|                     | <b>Stimuli acoustiques</b>    | Spécifiques pour <i>M.fuscata</i><br>non spécifiques pour les témoins («coo» de <i>M.fuscata</i> ) | Spécifiques et non spécifiques   | Spécifiques<br>(«coo» de <i>M.fuscata</i> )  | Spécifiques et non spécifiques (artificiels)   | Spécifiques et non spécifiques   |
|                     | <b>Test réalisé</b>           | Entraînement puis test,<br><i>n</i> X(15 stimuli) par animal,<br>Dichotic listening                | Test unique, 1 stimulus<br>par animal, microphone à<br>9 mètres du sujet   | Entraînement puis test<br>de discrimination avant et<br>après lésion du lobe temporal,<br>d'un ou des 2 côtés                  | Test de double choix : cri<br>du jeune <i>versus</i> son<br>neutre, avec les 2 oreilles,<br>la droite ou la gauche | Test unique, 5 à 27<br>stimuli par animal,<br>microphone à 20 mètres<br>du sujet                               |
|                     | <b>Variable</b>               | Réponse acquise par<br>conditionnement opérant   | Rotation de la tête par<br>conditionnement opérant   | Réponse acquise par<br>conditionnement opérant   | Déplacement orienté<br>≥30 cm.   | Rotation de la tête  |
| <i>Résultats</i>    | <b>Signification</b>          | Latéralisation gauche<br>pour les sons spécifiques   | Latéralisation gauche<br>pour les sons spécifiques<br>et droite pour les autres<br>chez l'adulte, pas d'asymétrie<br>chez le jeune | Discrimination dégradée<br>par une lésion gauche,<br>inchangée par une lésion<br>droite et abolie par une<br>lésion bilatérale | Latéralisation gauche<br>pour le cri du jeune chez<br>les mères uniquement   | Latéralisation gauche<br>pour les sons spécifiques<br>chez l'adulte uniquement                                 |
|                     | <b>Modalités d'expression</b> | En nombre d'individus<br>latéralisés   | En nombre d'individus<br>latéralisés et en nombre de<br>réponses totales latéralisées  | Ratio entre les temps de<br>réponses aux 2 stimuli   | En pourcentage de<br>réponses latéralisées   | En indice de latéralité<br>(D.O.L. : Degree of<br>Laterality) et en nombre de<br>réponses totales latéralisées |
| <b>Points forts</b> |                               |  | Donnée ontogénétique   | Donnée anatomique  | Donnée ontogénétique   | Donnée ontogénétique   |

### 2.3.2. Constitution de la bande sonore

#### \* Définition et classification des stimuli

Un stimulus sonore se définit comme un son, quelle que soit sa nature, susceptible d'être entendu par le Chien, c'est-à-dire, de fréquence incluse entre 47 et 65000 Hz. Les stimuli sont classés en fonction de la source sonore émettrice ; la figure 4 résume la composition d'une session de 15 stimuli. La dichotomie basale (son spécifique *versus* son non spécifique) est capitale, puisque la mise en évidence éventuelle d'un traitement cérébral différent pour ces deux classes est recherchée, Heffner (1998) ayant préalablement montré que le Chien est capable de catégoriser ces deux classes de stimuli ; les sous-classes de stimuli non spécifiques permettent d'étudier l'importance attribuée par le Chien aux voix humaines et aux émissions sonores animales.

• Figure 4 : Composition d'une session de quinze stimuli acoustiques



### \* La prise de sons

De nombreux stimuli sont enregistrés, offrant ainsi une large variété dans la constitution des différentes sessions. Cette précaution vise à contrecarrer une éventuelle habitude des sujets aux stimuli perçus ; il en est de même pour le déroulement des sessions, organisé de manière à empêcher la mémorisation des sons diffusés (cf. protocole expérimental).

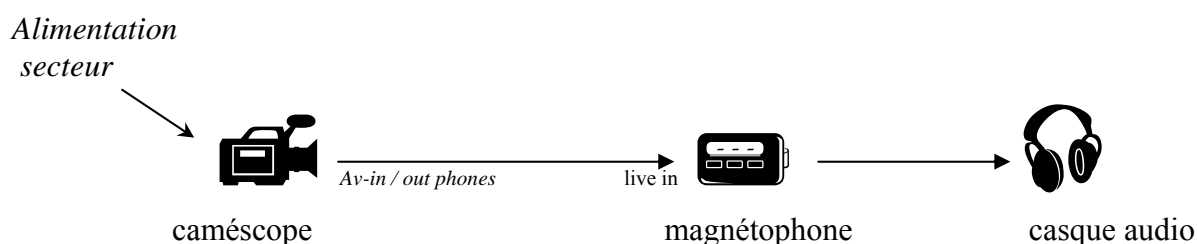
La plupart des stimuli divers, empruntés à la vie quotidienne du logis ou du milieu extérieur, sont connus par les sujets : les adultes sont issus d'un milieu urbain et ont vécu en famille et les chiots sont issus d'un élevage non industriel, pratiquant une stimulation sonore dès la naissance, en vue de prévenir le syndrome de privation sensorielle, fréquent chez les chiots élevés en chenils isolés.

Les émissions sonores animales sont empruntées à trois espèces différentes ; seuls les chants d'oiseaux sont connus par les participants, qui n'ont pas été en contact avec des bovins ou des poules.

### \* Le montage de la bande sonore

Soixante-quinze stimuli acoustiques sont triés qualitativement et quantitativement à partir de la banque constituée et sont regroupés en cinq sessions comparables, qui se suivent sur une bande magnétophone. L'ordre d'enchaînement des stimuli est aléatoire, obtenu par tirage au sort. Deux sons qui se suivent sont séparés par un silence de quatre secondes, compatible avec un temps d'arrêt lors du déroulement de la session. Chaque son est repéré sur la cassette du caméscope puis transféré sur celle du magnétophone : le montage réalisé est schématisé sur la figure 5.

• Figure 5 : Schéma du montage permettant la constitution de la bande sonore



Cinq sessions originales d'une durée d'une minute et trente trois secondes à deux minutes sont ainsi formées.

### **2.3.3. Protocole expérimental**

A chaque sujet est attribué un ordre particulier de déroulement des sessions par tirage au sort. Les adultes sont testés à sept reprises, donc deux des cinq sessions leur sont présentées deux fois. Les chiots sont testés à cinq reprises, soit une fois sur chaque session. Les tests des adultes se déroulent le matin entre dix et douze heures et l'après-midi entre quatorze et dix sept heures, selon les disponibilités et en perturbant *a minima* l'activité des éducateurs. Les chiots sont testés le matin entre dix et treize heures. Un test par jour est effectué ; pour les adultes, le deuxième passage de la session déjà entendue, survient au moins cinq jours après le premier.

Les sujets, respectivement les jeunes et les adultes, entendent au total trente et quarante-deux sons spécifiques, d'une part, et quarante-cinq et soixante-trois sons non spécifiques d'autre part ; sachant que trente sons spécifiques différents et quarante-deux sons non spécifiques différents sont collectés, la probabilité d'entendre deux fois le même son, même chez les adultes, est faible. Le protocole associe un grand nombre de sujets et un grand nombre de stimuli présentés ; il repose sur la répétabilité des tests et des réponses obtenues et reflète ainsi les performances à l'échelle du groupe.

Les adultes participent volontiers au test ; de nombreuses pauses sont toutefois nécessaires à la détente du chien, qui se montre récalcitrant en cas de contrainte. Dans l'ensemble, les sujets sont dociles et coopératifs, se plaçant seuls après quelques séances. Seuls certains posent problème, présentant notamment une indifférence à la récompense alimentaire ou une incompréhension de ce qui leur est demandé.

Les chiots de gabarit et de couleur semblables doivent être identifiés, les marqueurs utilisés sont leur genre et une touffe de poils coupée à un endroit précis de leur corps. La première séance génère un stress particulier. Puis, au fur et à mesure des manipulations et de l'avancée du contact avec

l'expérimentateur, ils prennent de l'assurance et s'agitent davantage; leur attention est obtenue aussi facilement que celle de leurs congénères aînés.

Les adultes vivent en boxes par groupes de deux à quatre congénères de même sexe ; les chiots d'une même portée sont dans un box de maternité avec leur mère.

Le temps moyen passé pour chaque session décroît au fur et à mesure des séances, corrélativement à l'apprentissage du manipulateur et du sujet ; il est d'environ dix minutes à terme.

Le tableau 4 est une synthèse des différences existant entre les deux lots.

• Tableau 4 : Comparaison du déroulement des séances chez les chiens adultes et les chiots

|  | <b>Chiens adultes</b>  | <b>Chiots</b>                                   |
|--|--|---|
| <i><b>Equipement du manipulateur</b></i>       |  | Blouse, chaussures, antiseptique pour les mains |
| <i><b>Bruits parasites</b></i>                 | Chenil à proximité, chiens au travail, travaux de la voierie |   |
| <i><b>Distinction du sujet</b></i>             | Morphologie  | Identification préalable                        |
| <i><b>Obtention du placement</b></i>           | Indiqué  | Imposé  |
| <i><b>Récompense</b></i>                       | Alimentaire, tactile   | Ludique, tactile                                |
| <i><b>Ordre de passage des sujets</b></i>      | Aléatoire (Tirage au sort)                                   |   |
| <i><b>Difficultés</b></i>                      | Incompréhension, indifférence à la récompense, désinvolture  | Incompréhension, agitation, gémissements        |
| <i><b>Atouts</b></i>                           | Aptitudes dues au dressage                                   |   |
| <i><b>Taux de participation des sujets</b></i> | Homogène   | Très variable                                   |
| <i><b>Réponse observée</b></i>                 | Variable en intensité  |   |

### **2.3.4. Saisie des données**

Une fiche élémentaire recensant l'identification de l'animal, l'heure et la date du jour, le numéro de passage et la composition qualitative de la session présentée est complétée à chaque test. Le minutage et la programmation sur la bande magnétophone figurent à côté de chaque intitulé de



son, ce qui permet le repérage rapide de celui-ci. Un exemplaire d'une de ces cinq fiches types, vierge, est fourni en Annexe 1.

Les réponses observées sont retranscrites *in situ* sur la fiche et filmées en même temps ; toute incertitude ou tout échec donnent lieu à une deuxième présentation du stimulus ou de la portion de session concernés. L'observation et la notation des réponses sont capitales, car celles minimales sont mieux visibles de face que de dos, comme c'est le cas sous l'angle de la caméra, laquelle ne peut être placée face au sujet, puisqu'elle assure le contrôle du positionnement de ce dernier dans l'axe du caméscope et du haut-parleur.

### **2.3.5. Dépouillement des données**

La variable prélevée est le côté de la réponse au stimulus émis. L'intensité de cette réponse varie : ce peut être un mouvement très léger de la base de l'oreille, un mouvement de l'axe sagittal de la tête, voire un retournement franc après rotation du corps, du côté gauche ou droit.

Au terme de chaque séance, le film résultant est visionné. Il n'a d'intérêt que pour les réactions ambiguës. En effet, les réponses franches notées sont conservées d'emblée, tandis que celles de faible ampleur sont visualisées plusieurs fois : si le film et l'observation *in situ* concordent, le test est conservé ; sinon, aucune réponse n'est finalement relevée et le test est dit non valide.

Il est important que le dépouillement soit réalisé dans des conditions de neutralité qui garantissent l'objectivité du résultat. Pour ce faire, un second manipulateur, différent de celui qui procède au déroulement des séances, est requis pour le dépouillement de quelques sessions «en sourd» -c'est-à-dire sans le son-, à défaut de ne pouvoir l'être «en aveugle» -c'est-à-dire sans l'image-. Les conclusions des deux observateurs sont confrontées, puis soumises au test statistique de *Kappa*. Celui-ci révèle l'absence de différence significative entre les deux observateurs ( $\kappa=1.7$ ,  $\text{Var}(\kappa)=0.02$ ,  $z=12.09$ ,  $p<3.10^{-4}$ ).

Une banque de données est constituée, par groupe de dix sujets, sous forme de tables *Excel*®, qui rassemblent les réponses individuelles observées pour chaque classe de stimuli. Un modèle de fiches de saisie est fourni en Annexe 2.

### **2.3.6. Traitement des données**

Les données collectées à l'échelle individuelle permettent l'évaluation des performances de chaque sujet ; par sommation, il est ensuite possible de considérer les résultats par classes d'âges et de sexes. Deux variables sont extraites.

Premièrement, l'attractivité des différentes classes de stimuli est évaluée par le calcul du pourcentage de réponse pour chacune de celles-ci. Pour comparer deux classes, l'utilisation du test T de comparaison de pourcentages donne un résultat d'emblée. Pour comparer plus de deux classes, le test du  $\chi^2$  est calculé : il mesure la différence entre le nombre de réponses observé par rapport à celui théorique, correspondant au nombre de réponses obtenues divisé par deux. Sous l'hypothèse nulle, les disparités d'attractivité observées sont nulles ou imputées au hasard ; sous l'hypothèse alternative, il existe une différence d'attractivité entre les classes de stimuli.

Deuxièmement, l'existence d'une latéralisation pour chaque classe de stimuli est étudiée, en calculant un indice de latéralité (D.O.L. : Degree Of Laterality) pour l'hémisphère gauche, similaire à celui de Böye *et al.*, défini comme le ratio du nombre de réponses à droite (nD) sur celui de stimuli présentés (N). Il est noté  $nD / N$  et est exprimé en pourcentages. Cet indice est à comparer à la valeur seuil de 50%, qui représente l'indice de latéralité sous l'hypothèse nulle, signifiant une égalité entre les réponses destinées à l'hémisphère droit et celles destinées à l'hémisphère gauche et donc une absence de latéralisation ; de la même façon, une valeur inférieure à ce seuil correspond à une absence de latéralisation ou à une préférence pour l'hémisphère droit, car le complément à 100 de l'indice de latéralité à gauche correspond à celui de latéralité à droite.

Le D.O.L. permet une première approche de la latéralisation ainsi qu'une représentation graphique aisée des résultats. Afin de tester la puissance du degré de latéralité obtenu, le test du  $\chi^2$  est utilisé à nouveau.

A l'échelle du groupe ou des sous-groupes par âges et sexes, deux calculs sont menés : celui du D.O.L., puis celui du test du  $\chi^2$ . La situation observée est une différence éventuelle entre le nombre de réponses à droite et celui à gauche ; la situation théorique est une absence de différence significative. Sous l'hypothèse nulle, les disparités observées entre les deux côtés sont nulles ou imputées au hasard ; sous l'hypothèse alternative, il existe une différence entre le nombre de réponses pour un côté et celui pour l'autre.

A l'échelle individuelle, les mêmes étapes de calculs du D.O.L. et du test du  $\chi^2$  sont suivies ; elles permettent de mettre en évidence un nombre de sujets latéralisés de façon significative. Ensuite, parmi ceux-ci, le test T de comparaison de pourcentages est utilisé : il oppose le pourcentage d'individus préférant tel hémisphère à celui préférant l'autre ; pour cette dernière étape, le test binomial, calculé sur le nombre de sujets latéralisés, ou le test exact de Fisher, calculé sur le nombre de réponses latéralisées par individu, pourraient convenir également.

### **3. RESULTATS**

#### **3.1. ATTRACTIVITE DES STIMULI ACOUSTIQUES**

Etant donné les fluctuations de l'attention portée par le chien aux stimuli présentés, le paramètre retenu pour évaluer celle-ci est désigné par le terme d'«attractivité».

##### ***\* Attractivité des différentes classes de stimuli acoustiques***

Il existe une différence significative dans l'attractivité des quatre classes considérées ( $\chi^2=352,5$  ; ddl = 3,  $p<0,001$ ) : les chiens portent une attention maximale aux émissions sonores animales, puis aux bruits divers, ensuite aux cris de leurs congénères et en dernier lieu, avec un pourcentage largement plus faible, aux voix humaines.

Ces résultats sont présentés dans le tableau 5.

• Tableau 5: Influence de la classe de stimuli acoustiques sur l'attractivité de ceux-ci

|                 |                | <b>Stimuli<br/>Spécifiques</b> |  | <b>Stimuli Non Spécifiques</b> |  |                            |  |                            |  |
|-----------------|----------------|--------------------------------|--|--------------------------------|--|----------------------------|--|----------------------------|--|
|                 |                |                                |  | <b>Stimuli Humains</b>         |  | <b>Stimuli Animaux</b>     |  | <b>Stimuli Divers</b>      |  |
|                 |                | <i>Nombre<br/>de tests</i>     | <i>Pourcen-<br/>tage de<br/>réponses</i> | <i>Nombre<br/>de tests</i>     | <i>Pourcen-<br/>tage de<br/>réponses</i> | <i>Nombre<br/>de tests</i> | <i>Pourcen-<br/>tage de<br/>réponses</i> | <i>Nombre<br/>de tests</i> | <i>Pourcen-<br/>tage de<br/>réponses</i> |
| <b>Mâles</b>    | <b>Jeunes</b>  | 264                            | <b>55,7</b>                              | 268                            | <b>22,3</b>                              | 45                         | <b>77,8</b>                              | 90                         | <b>81,1</b>                              |
|                 | <b>Adultes</b> | 418                            | <b>63,4</b>                              | 411                            | <b>21,2</b>                              | 70                         | <b>87,1</b>                              | 140                        | <b>67,1</b>                              |
| <b>Femelles</b> | <b>Jeunes</b>  | 293                            | <b>55,0</b>                              | 295                            | <b>20,0</b>                              | 50                         | <b>80,0</b>                              | 99                         | <b>70,7</b>                              |
|                 | <b>Adultes</b> | 414                            | <b>63,0</b>                              | 410                            | <b>21,5</b>                              | 70                         | <b>88,6</b>                              | 138                        | <b>68,8</b>                              |
| <b>Lots</b>     | <b>Jeunes</b>  | 557                            | <b>55,3</b>                              | 563                            | <b>21,3</b>                              | 95                         | <b>79,0</b>                              | 189                        | <b>75,7</b>                              |
|                 | <b>Adultes</b> | 832                            | <b>63,2</b>                              | 821                            | <b>21,3</b>                              | 140                        | <b>87,9</b>                              | 278                        | <b>68,0</b>                              |
| <b>TOTAL</b>    |                | 1389                           | <b>60,0</b>                              | 1384                           | <b>21,3</b>                              | 235                        | <b>84,3</b>                              | 467                        | <b>71,1</b>                              |

*\* Influence de l'âge sur l'attractivité des différentes classes de stimuli acoustiques*

Aucun effet de l'âge sur l'attractivité n'est mis en évidence pour tous les stimuli non spécifiques (Stimuli humains :  $ts=0$ , ns ; Stimuli animaux :  $ts=1,82$ , ns ; Stimuli divers :  $ts=1,81$ , ns). En revanche, un effet est relevé pour les stimuli spécifiques : les jeunes répondent significativement plus aux vocalisations canines que les adultes ( $ts=2,95$ ,  $p<0,01$ ).

*\* Influence du sexe sur l'attractivité des différentes classes de stimuli acoustiques*

L'attractivité des stimuli acoustiques n'est pas influencée par le sexe des sujets, que ceux-ci soient jeunes ou adultes (Adultes : stimuli spécifiques :  $ts=0,17$ , ns ; stimuli humains :  $ts=0,8$ , ns ; stimuli animaux :  $ts=0,27$ , ns ; stimuli divers :  $ts=1,68$ , ns et Jeunes : stimuli spécifiques :  $ts=0,11$ , ns ; stimuli humains :  $ts=0,1$ , ns ; stimuli animaux :  $ts=0,26$ , ns ; stimuli divers :  $ts=0,3$ , ns).

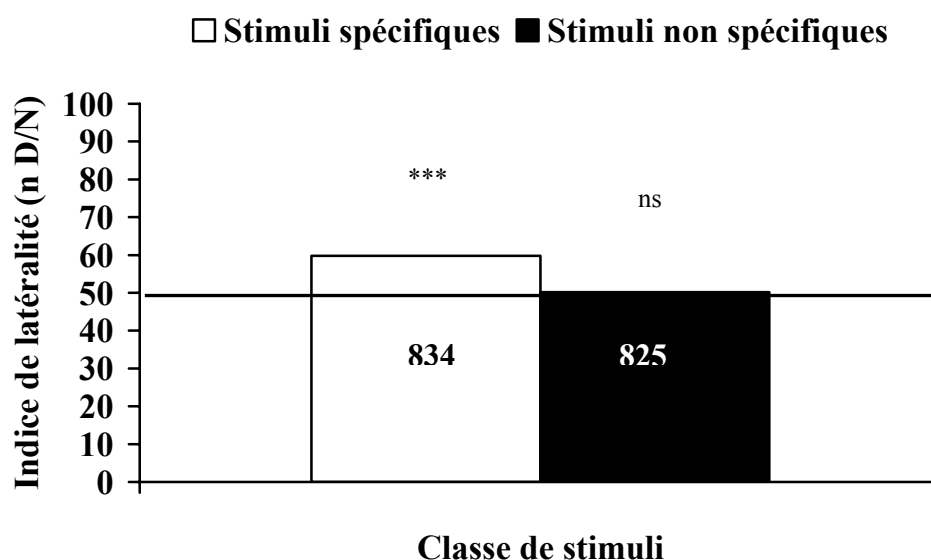
## **3.2. LATERALISATION DE LA PERCEPTION DES STIMULI ACOUSTIQUES**

### **3.2.1. Mise en évidence**

Les chiens montrent une latéralisation à l'hémisphère gauche -préférence de l'oreille droite- dans la perception des stimuli spécifiques (cris de chiens) ( $\chi^2=32,3$ ,  $ddl=1$ ,  $p<0,001$ ), alors qu'ils ne montrent pas de préférence, gauche ou droite, dans le traitement des stimuli sonores non spécifiques.

Cela est représenté sur la figure 6.

- Figure 6 : Latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez le Chien ; le trait noir horizontal représente le seuil de 50% et le nombre total de tests *N* figure au centre de chaque colonne ; ns : non significatif, \* :  $p < 0,05$  \*\* :  $p < 0,01$  \*\*\* :  $p < 0,001$

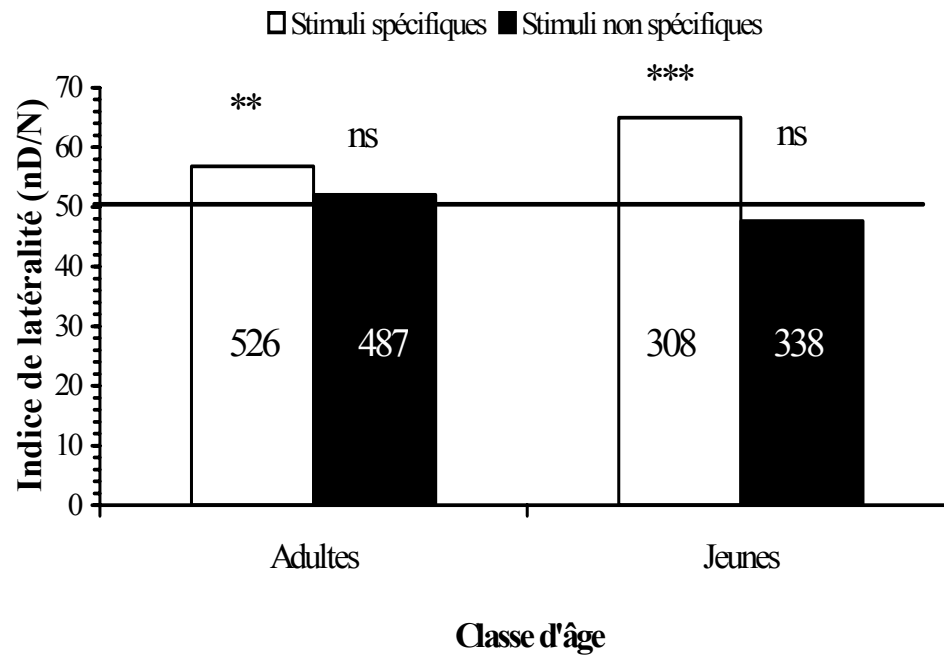


### 3.2.1. Influence de l'âge

Le traitement des stimuli acoustiques spécifiques se fait préférentiellement dans l'hémisphère gauche -avantage de l'oreille droite-, quel que soit l'âge des sujets (Adultes :  $\chi^2=9,9$ , ddl=1,  $p < 0,01$  et Jeunes :  $\chi^2=27,5$ , ddl=1,  $p < 0,001$ ). Aucune différence hémisphérique n'existe dans le traitement des stimuli non spécifiques à tous âges (Adultes :  $\chi^2=1$ , ddl=1, ns et Jeunes :  $\chi^2=0,8$ , ddl=1, ns). En outre, les jeunes ont un indice de latéralité plus élevé que celui des adultes pour les stimuli spécifiques (65% *versus* 56,8% ;  $t_s=2,31$ ,  $p < 0,05$ ), ce qui suggère que la variabilité dans les réponses produites augmente avec l'âge des sujets.

Cela est illustré dans la figure 7.

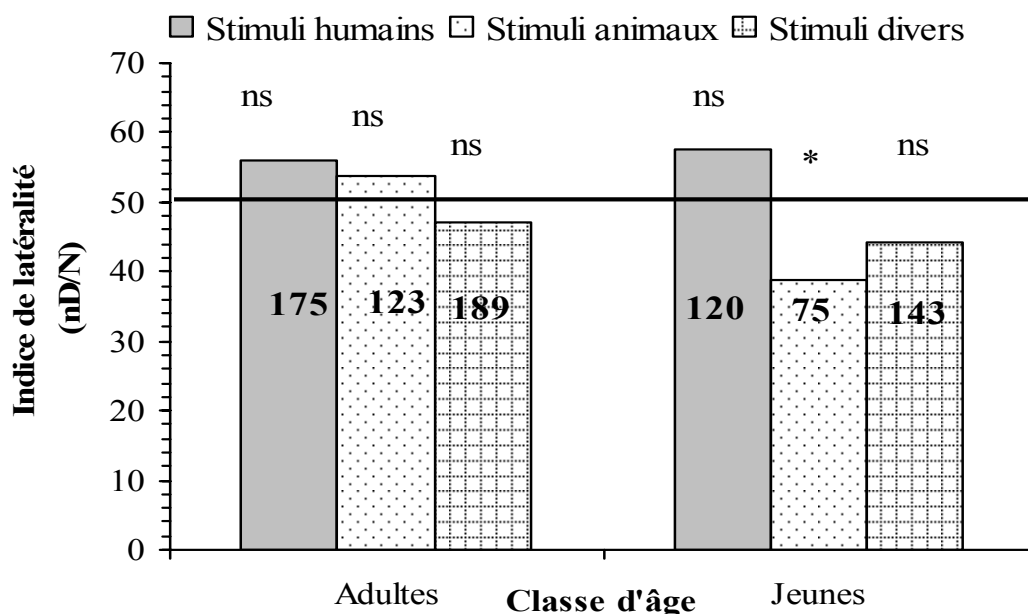
- Figure 7 : Influence de l'âge sur la latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez le Chien ; le trait noir horizontal représente le seuil de 50% et le nombre total de tests *N* figure au centre de chaque colonne ; ns : non significatif, \* :  $p < 0,05$  \*\* :  $p < 0,01$  \*\*\* :  $p < 0,001$



Aucune des sous classes de stimuli acoustiques non spécifiques n'est traitée préférentiellement par un hémisphère cérébral chez les adultes ; en revanche, les jeunes sujets traitent les émissions sonores des autres animaux préférentiellement dans l'hémisphère droit - avantage de l'oreille gauche- ( $\chi^2=3,85$ , ddl=1,  $p < 0,05$ ).

La figure 8 représente ces différents résultats.

- Figure 8 : Influence de l'âge sur la latéralisation du traitement des sous-classes de stimuli acoustiques non spécifiques chez le Chien ; le trait noir horizontal représente le seuil de 50% et le nombre total de tests *N* figure au centre de chaque colonne ; ns : non significatif, \* :  $p < 0,05$  \*\* :  $p < 0,01$  \*\*\* :  $p < 0,001$



Ainsi, une L.H.S. est mise en évidence dans le traitement des informations acoustiques spécifiques dès l'âge de cinq semaines chez *Canis familiaris*. A l'opposé, les autres stimulations sonores sont, soit traitées à droite chez le jeune uniquement, soit non latéralisées.

### 3.2.2. Influence du sexe

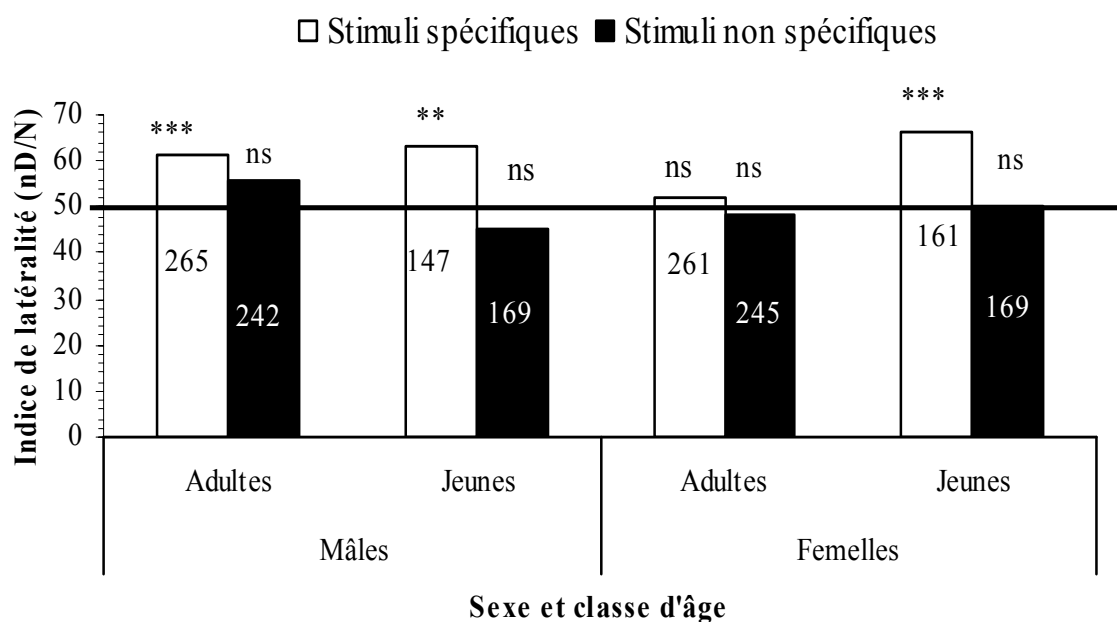
Comme à l'échelle du groupe, les jeunes mâles et les jeunes femelles présentent une préférence pour l'hémisphère gauche dans le traitement des seuls stimuli spécifiques (Mâles :  $\chi^2=10,4$ , ddl=1,  $p < 0,01$  et Femelles :  $\chi^2=17,5$ , ddl=1,  $p < 0,001$ , respectivement). Chez les chiots, il n'y a donc pas d'influence du sexe sur le traitement des informations acoustiques. Il en est



autrement pour les adultes, chez lesquels les mâles montrent une L.H.S. contrairement aux femelles (Mâles :  $\chi^2=14$ , ddl=1,  $p<0,001$  et Femelles :  $\chi^2=0,5$ , ddl=1, ns).

Cela est résumé dans la figure 9.

- Figure 9 : Influence du sexe sur la latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez le Chien ; le trait noir horizontal représente le seuil de 50% et le nombre total de tests  $N$  figure au centre de chaque colonne ; ns : non significatif, \* :  $p<0,05$  \*\* :  $p<0,01$  \*\*\* :  $p<0,001$

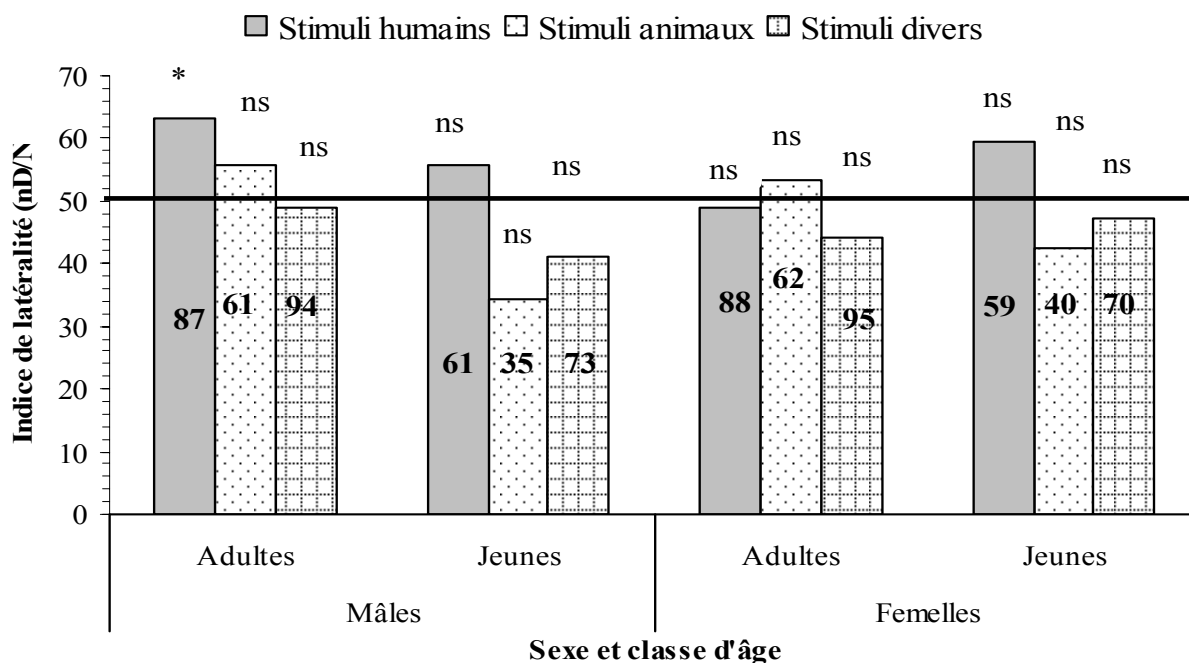


Aucune des sous-classes ne donne lieu à un traitement cérébral latéralisé chez les jeunes femelles et les jeunes mâles ; cela, à la différence de l'ensemble des jeunes, présentant un avantage de l'hémisphère droit observé sur la figure 9 ; ce résultat obtenu sur le groupe de chiots constitue donc une tendance.

En revanche, chez les adultes, des différences existent une fois de plus : les femelles ne présentent aucune préférence hémisphérique, alors que les mâles présentent une latéralisation à gauche significative pour le traitement des voix humaines (Mâles :  $\chi^2=6,1$ , ddl=1,  $p<0,02$  et Femelles :  $\chi^2=0,04$ , ddl=1, ns).

La figure 10 reprend ces résultats.

- Figure 10 : Influence du sexe sur la latéralisation du traitement des sous-classes de stimuli acoustiques non spécifiques chez le Chien ; le trait noir horizontal représente le seuil de 50% et le nombre total de tests  $N$  figure au centre de chaque colonne ; ns : non significatif, \* :  $p < 0,05$  \*\* :  $p < 0,01$  \*\*\* :  $p < 0,001$



Ainsi, la L.H.S. dans le traitement des vocalises spécifiques est présente, indépendamment du sexe, pour les jeunes ; en revanche, à l'âge adulte, les mâles présentent une extension de ce travail cérébral aux voix humaines, tandis que les femelles ne présentent pas de L.H.S..

### 3.2.2. Variations individuelles

L'étude des performances individuelles est une étape indispensable. Ici, les résultats exprimés en nombre de sujets latéralisés sont confrontés à ceux obtenus ci-avant, par les calculs d'indices de latéralité et de tests du  $\chi^2$ , effectués par cumul des performances de groupes

d'individus. La dichotomie basale -stimuli spécifiques *versus* stimuli non spécifiques confondus- est seule prise en compte, en raison des faibles effectifs au niveau des sous-classes de stimuli non spécifiques, qui rendent les calculs moins pertinents. Par ailleurs, les variations inter individuelles peuvent aussi être étudiées.

\* Les adultes

Parmi les vingt sujets considérés, huit individus, cinq mâles et trois femelles, traitent les stimuli acoustiques spécifiques préférentiellement ( $\chi^2$  compris entre 3,9 et 20,2 ; ddl=1 ; p compris entre 0,05 et 0,001 respectivement), six par l'hémisphère gauche et deux par le droit, ce qui ne permet pas de conclure à une L.H.S. significativement (ts=2,09, ns).

Les stimuli non spécifiques confondus sont, quant à eux, traités dans un hémisphère préférentiel chez dix sujets ( $\chi^2$  compris entre 5 et 26,1 ; ddl=1 ; p compris entre 0,05 et 0,001 respectivement), six mâles et quatre femelles, mais autant le gauche que le droit ; ce qui correspond, comme au niveau du groupe, à une absence de spécialisation hémisphérique pour le traitement des informations non spécifiques chez les mâles et femelles adultes (ts=0, ns).

La conclusion à une préférence hémisphérique gauche par le test de  $\chi^2$  correspond à un indice de latéralité d'au moins 70%, pour chaque individu. L'évaluation des performances d'un sujet ne peut donc être faite par le seul examen du D.O.L. confronté à 50%. Pour les émissions sonores canines, douze sujets ont un D.O.L. supérieur à 50%, il en est de même pour les sons non spécifiques pris dans leur ensemble.

Le tableau 6 récapitule ces conclusions.

- Tableau 6 : Variations individuelles dans la latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez les chiens adultes

| Sexe    | Sujet  | Stimuli spécifiques |          |                          | Stimuli non spécifiques |          |                          |
|---------|--------|---------------------|----------|--------------------------|-------------------------|----------|--------------------------|
|         |        | D.O.L.              | $\chi^2$ | Latéralité hémisphérique | D.O.L.                  | $\chi^2$ | Latéralité hémisphérique |
| Mâle    | Teddy  | <b>0,84</b>         | 14.2***  | <b>Gauche</b>            | <b>0,65</b>             | 2.5      |                          |
|         | Titan  | <b>0,96</b>         | 20.2***  | <b>Gauche</b>            | <b>0,97</b>             | 26.1***  | <b>Gauche</b>            |
|         | Thalès | 0,31                | 3.85*    | <i>Droite</i>            | 0,26                    | 4.3*     | <i>Droite</i>            |
|         | Tango  | <b>0,50</b>         | 0        |                          | <b>0,71</b>             | 3.9*     | <b>Gauche</b>            |
|         | Turf   | <b>0,77</b>         | 7.5**    | <b>Gauche</b>            | <b>0,63</b>             | 0.5      |                          |
|         | Usson  | <b>0,50</b>         | 0        |                          | <b>0,58</b>             | 0.6      |                          |
|         | Urus   | <b>0,79</b>         | 8.2**    | <b>Gauche</b>            | <b>0,80</b>             | 7.2**    | <b>Gauche</b>            |
|         | Ulien  | 0,47                | 0.06     |                          | 0,20                    | 7.2**    | <i>Droite</i>            |
|         | Uri    | 0,39                | 1.8      |                          | 0,32                    | 4.2*     | <i>Droite</i>            |
|         | Uston  | <b>0,65</b>         | 2.6      |                          | 0,43                    | 0.5      |                          |
| Femelle | Tara   | <b>0,70</b>         | 3.2      |                          | <b>0,58</b>             | 0.5      |                          |
|         | Tosa   | <b>0,77</b>         | 9.3**    | <b>Gauche</b>            | <b>0,72</b>             | 7.1**    | <b>Gauche</b>            |
|         | Toria  | <b>0,54</b>         | 0.3      |                          | 0,48                    | 0.04     |                          |
|         | Toupie | <b>0,69</b>         | 3.9*     | <b>Gauche</b>            | <b>0,50</b>             | 0        |                          |
|         | Tulipe | 0,36                | 1.14     |                          | 0,35                    | 1.5      |                          |
|         | Uffie  | 0,32                | 2.6      |                          | 0,25                    | 5*       | <i>Droite</i>            |
|         | Utica  | 0,18                | 14.2***  | <i>Droite</i>            | 0,20                    | 10.8**   | <i>Droite</i>            |
|         | Ubie   | <b>0,50</b>         | 0        |                          | <b>0,70</b>             | 5.1*     | <b>Gauche</b>            |
|         | Urbie  | 0,26                | 1.8      |                          | <b>0,64</b>             | 2        |                          |
|         | Unga   | 0,47                | 0.05     |                          | <b>0,58</b>             | 0.7      |                          |

\* :  $p < 0,05$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \*\*\* :  $p < 0,001$

**D.O.L.  $\geq 50\%$**

#### \* Les jeunes

La même étude chez les jeunes montre des variations individuelles moindres, relativement à celles des adultes : là encore, seulement peu de sujets sont latéralisés, mais le côté préféré est plus constant que chez les aînés.

Les stimuli spécifiques sont traités préférentiellement dans le seul hémisphère gauche pour cinq sujets ( $\chi^2$  compris entre 4,6 et 10,9 ; ddl=1 ; p compris entre 0,05 et 0,001 respectivement),

deux mâles et trois femelles, ce qui montre significativement l'existence d'une L.H.S. dès cinq semaines d'âge ( $t_s=4,97$ ,  $p<0,001$ ), comme les calculs au niveau du groupe.

Le traitement des stimuli non spécifiques confondus est latéralisé chez deux sujets ( $\chi^2$  égaux à 4,8 et 12,3 ; ddl=1 ; p compris entre 0,05 et 0,001 respectivement) et toujours du côté cérébral droit, ce qui valide là encore le précédent résultat d'une absence de L.H.S. chez les jeunes mâles et femelles ( $t_s=3,14$ ,  $p<0,01$ ).

Le tableau 7 reprend les performances individuelles des chiots.

• Tableau 7 : Variations individuelles dans la latéralisation du traitement des stimuli acoustiques chez les jeunes

| Sexe    | Sujet | Stimuli spécifiques |          |                          | Stimuli non spécifiques |          |                          |
|---------|-------|---------------------|----------|--------------------------|-------------------------|----------|--------------------------|
|         |       | D.O.L.              | $\chi^2$ | Latéralité hémisphérique | D.O.L.                  | $\chi^2$ | Latéralité hémisphérique |
| Mâle    | 1     | <b>0,73</b>         | 3.3      |                          | 0,23                    | 3,8      |                          |
|         | 2     | <b>0,73</b>         | 2.3      |                          | <b>0,55</b>             | 0,2      |                          |
|         | 3     | <b>0,71</b>         | 2.9      |                          | 0,39                    | 0,9      |                          |
|         | 4     | <b>0,89</b>         | 10.9***  | <b>Gauche</b>            | <b>0,61</b>             | 1,1      |                          |
|         | 5     | 0,47                | 0.06     |                          | 0,28                    | 3,6      |                          |
|         | 6     | <b>0,56</b>         | 0.2      |                          | <b>0,57</b>             | 0,4      |                          |
|         | 7     | <b>0,79</b>         | 4.6**    | <b>Gauche</b>            | <b>0,53</b>             | 0,1      |                          |
|         | 8     | 0,32                | 2.6      |                          | 0,24                    | 4,8*     | <i>Droite</i>            |
|         | 9     | <b>0,61</b>         | 0.9      |                          | <b>0,50</b>             | 0        |                          |
| Femelle | 10    | <b>0,89</b>         | 10.9***  | <b>Gauche</b>            | <b>0,71</b>             | 2,9      |                          |
|         | 11    | <b>0,79</b>         | 6.4*     | <b>Gauche</b>            | 0,45                    | 0,2      |                          |
|         | 12    | <b>0,67</b>         | 2        |                          | <b>0,57</b>             | 0,3      |                          |
|         | 13    | 0,47                | 0.05     |                          | <b>0,57</b>             | 0,4      |                          |
|         | 14    | <b>0,67</b>         | 1.3      |                          | 0,33                    | 1,7      |                          |
|         | 15    | <b>0,77</b>         | 3.8      |                          | <b>0,68</b>             | 2,6      |                          |
|         | 16    | <b>0,56</b>         | 0.2      |                          | <b>0,50</b>             | 0        |                          |
|         | 17    | <b>0,78</b>         | 2.8      |                          | <b>0,56</b>             | 0,1      |                          |
|         | 18    | <b>0,92</b>         | 9.3**    | <b>Gauche</b>            | <b>0,58</b>             | 0,3      |                          |
|         | 19    | 0,36                | 1.7      |                          | 0,06                    | 12,3***  | <i>Droite</i>            |

\* :  $p<0,05$  ; \*\* :  $p<0,01$  ; \*\*\* :  $p<0,001$

**D.O.L.  $\geq 50\%$**

A l'échelle individuelle, les variations des performances entre sujets adultes sont importantes, alors que les réponses des jeunes sont plus constantes. Dans les deux lots, peu de sujets

présentent une préférence hémisphérique significativement. Les calculs statistiques appliqués à chaque sujet permettent de renforcer significativement les conclusions établies à l'échelle du groupe, pour les stimuli non spécifiques, à tout âge et, pour les vocalisations de chiens, seulement chez les jeunes.

### **3.2.4. Récapitulation des résultats**

Le tableau 8 se propose de résumer l'ensemble de ce qui a été dit dans ce chapitre sur la latéralisation des stimuli acoustiques chez le Chien.

- Tableau 8 : Latéralisation mise en évidence chez le Chien selon l'âge, le sexe et la classe de stimuli acoustiques

| Classe de stimuli | ADULTES |         |          | JEUNES  |         |          |
|-------------------|---------|---------|----------|---------|---------|----------|
|                   | Groupe  | Mâles   | Femelles | Groupe  | Mâles   | Femelles |
| SS                | Gauche* | Gauche* |          | Gauche* | Gauche* | Gauche*  |
| SNS               |         |         |          |         |         |          |
| SH                |         | Gauche* |          |         |         |          |
| SA                |         |         |          | Droite* |         |          |
| SD                |         |         |          |         |         |          |

\* : latéralité hémisphérique

## **4. DISCUSSION**

### *Cohérence avec les résultats antérieurs*

Le travail sur le Chien peut être comparé aux deux précédents déjà mentionnés : celui de Hauser et Andersson chez le Macaque rhésus à Porto Rico, et celui de Böye reprenant le même protocole sur l'Otarie de Californie dans un parc zoologique à Nuremberg.

Les trois équipes concluent à une préférence pour l'hémisphère gauche dans le traitement des sons spécifiques et à l'absence de différence inter hémisphérique pour les sons non spécifiques. En revanche, alors que les nouveaux nés otaries et les jeunes macaques ne présentent pas les spécialisations des adultes, les chiots de cinq semaines sont bien latéralisés.

Par ailleurs, chez les chiens adultes exclusivement, un certain paradoxe est mis en évidence dans l'expression des résultats : lorsque les tests statistiques sont calculés pour chaque sujet et non plus par somme des réponses du groupe, la L.H.S. n'est plus retrouvée. En analysant les deux autres études, ce fait se retrouve.

Hauser et Andersson calculent un test du  $\chi^2$  global, significatif pour les seules vocalises de congénères, ainsi qu'un pourcentage d'individus tournant l'oreille droite, c'est-à-dire présentant le R.E.A. ; ils réalisent donc une approche populationnelle et les performances individuelles restent inconnues des lecteurs.

Böye présente ses résultats, en calculant un D.O.L. individuel, comparé à 50% et non soumis à épreuve statistique, et en calculant le test du  $\chi^2$  au seul niveau du groupe. La lecture des D.O.L. par sujet révèle qu'ils sont supérieurs à 50% pour les six sujets, mais significatifs d'une latéralité pour la moitié des animaux ( $\chi^2=17,6$  ; ddl=1 ;  $p<0,001$ .  $\chi^2=7,1$  ; ddl=1 ;  $p<0,01$ .  $\chi^2=4,5$  ; ddl=1 ;  $p<0,05$ ) ; ce qui correspond au même paradoxe que celui rencontré dans l'analyse menée chez le Chien. L'approche est donc populationnelle et partiellement individuelle.

Le tableau 9 résume cette comparaison de l'expression des résultats entre ces deux travaux et démontre ainsi leur cohérence.

- Tableau 9 : Influence des modalités d'expression des résultats sur la mise en évidence d'une préférence hémisphérique dans la perception acoustique

| Protocole                | Hauser et Andersson   | Böye  | Protocole réalisé ici  |
|--------------------------|---|---|--|
| Espèce                   | <i>Macaca mulatta</i>   | <i>Zalophus californianus</i>                                 | <i>Canis familiaris</i>  |
| Nombre de sujets         | 169   | 8   | 49   |
| Nombre de tests :        |   |   |  |
| Total                    | 176   | 371   | 1659   |
| Spécifiques              | 95  | 194   | 834  |
| Non spécifiques          | 81  | 177   | 825  |
| Variable prélevée        | Rotation de l'oreille, de la tête ou du corps d'un côté                           |   |  |
| Expression du résultat   | Test du $\chi^2$ calculé sur le nombre de réponses du groupe à droite et à gauche |   |  |
|                          | Pourcentage de sujets tournant l'oreille droite                                   | D.O.L. par sujet comparé à 50%, sans test statistique associé | D.O.L. collectif et D.O.L. par sujet avec test statistique associé |
| Conclusion               | L.H.S. pour les sons spécifiques, pas de L.H.S. pour les autres sons              |   |  |
| Approche populationnelle | +   | +   | +  |
| Approche individuelle    | -   | ±   | +  |

## *Aspect phylogénétique*

Le constat de la latéralisation du traitement des stimuli spécifiques à l'hémisphère gauche chez le Chien s'inscrit dans la logique des travaux précédents, menés sur d'autres groupes de mammifères, et infléchit l'hypothèse de mécanismes préalables à la spécialisation hémisphérique dans le monde animal. Au-delà du groupe des mammifères, il faut vraisemblablement remonter davantage l'échelle phylogénétique pour dater l'émergence de la dichotomie dans les fonctions hémisphériques, dans la mesure où le Pinson, *Fringilla coelebs*, et la Grenouille, *Rana pipiens*, ont fourni des résultats significatifs de latéralité acoustique (Nottebohm, 1977 et Bauer, 1993) ; les amphibiens anoues constituent, d'ailleurs, un groupe primitif de vertébrés, transitionnel entre ceux aquatiques et terrestres, et dont l'origine peut être évaluée à cent soixante-dix millions d'années.



Cette particularité de l'encéphale se retrouve ainsi chez des individus vertébrés, plus ou moins évolués, et de modes de vie très différents. Les mammifères présentent tous un système nerveux hiérarchisé, pourvu d'un axe neural central de commande et d'un réseau d'axones périphérique ; par ailleurs, leur encéphale est séparé en deux hémisphères distincts et connectés, et possède un cortex plus ou moins évolué à circonvolutions. L'évolution du cerveau est un débat encore d'actualité ; certes, il peut être appréhendé selon le principe de l'homologie structure/fonction, défendu dans le modèle d'extrapolation de Dickerman et retrouvé en biologie moléculaire, notamment dans l'étude de l'homologie fonctionnelle des gènes du développement, mais il doit nécessairement inclure la notion de changement et d'évolution. Aussi, est retenue l'idée, encore partiellement élucidée, d'encéphalisation fonctionnelle, c'est-à-dire, d'une évolution des fonctions comportementales concomitante à la complexification des espèces et au perfectionnement du neuraxis (Striedter, 2002). L'émergence de la spécialisation hémisphérique apparaîtrait comme un phénomène majeur au cours de ce développement, et relativement précoce chez les vertébrés.

D'un point de vue fonctionnel, l'asymétrie engendre une spécialisation hémisphérique, tandis que la symétrie permet, quant à elle, une coordination hémisphérique ; ces deux mécanismes se complètent donc, en vue de la réalisation d'un projet cognitif commun (Gaillard, 1996). La station debout pourrait correspondre à un moment charnière entre les intelligences humaine et animale, et lié à la mise en place de la latéralisation fonctionnelle. Effectivement, les membres antérieurs, libérés, peuvent porter et former des objets et le crâne se développe, ce qui avance nécessairement le moment de la mise bas et augmente le temps dévolu aux apprentissages ; de cette façon, une organisation neurocomportementale basée sur l'expérience apparaît, avec une symétrisation et une maturation particulières de l'hémisphère gauche (Gaillard, 1996).

L'ancienneté et la conservation phylogénétiques de la L.H.S, qui non seulement a anticipé d'autres transformations morphologiques, anatomiques ou physiologiques, survenues au cours de l'évolution, mais encore, n'a pas subi d'altération, relativement à l'apparition de celles-ci, suggèrent qu'il s'agit d'un mécanisme majeur de la communication intraspécifique, offrant des atouts indéniables aux individus chez qui elle existe. A ce titre, si les dyslatéralités ne jouent pas de rôle cognitif chez les sujets humains sains, elles sont cependant associées de façon significative à l'autisme et à la schizophrénie (Gaillard, 1996).

La comparaison des performances entre les chiots et les chiens démontre que l'âge entraîne une baisse d'attractivité pour les cris de congénères, une augmentation de la variabilité et la modification de la latéralisation, étendue au traitement de la voix humaine chez les mâles et absente chez les femelles adultes.

La différence sur le degré d'attention peut être attribuée au fait que les sujets de cinq à sept semaines d'âge sont essentiellement exposés à ce type de stimuli acoustiques, vivant en box avec la mère et la fratrie, même en dépit d'une stimulation sonore variée et du contact avec les soigneurs.

La différence sur la latéralisation peut être interprétée comme la dégradation des caractéristiques naturelles de la communication acoustique exprimées par les chiots, relativement à l'omniprésence de l'Homme. A ce titre, une étude comparative des canidés met en évidence une conservation génétique entre le Coyote, *Canis latrans*, et le Loup, *Canis vulpus*, et une divergence nette chez le Chien, due à une accélération des remaniements du génome et de l'expression de celui-ci, particulièrement dans l'hypothalamus ; la domestication, notamment la forte pression sélective sur les traits génétiques comportementaux, est à l'origine de profonds changements fonctionnels dans le système nerveux de *Canis familiaris* (Saetre *et al.*, 2004). Cela peut être d'autant plus marqué dans cette étude, réalisée sur des sujets futurs chiens guides, en contact permanent avec la voix humaine. L'application du protocole à des chiens adultes de compagnie permettrait d'éliminer un éventuel artefact dû à la qualité de chiens de travail ; sur des canidés sauvages, elle permettrait de noter les effets de la seule domestication.

## **Aspect ontogénétique**

La L.H.S existe très tôt chez le Chien, puisqu'elle est mise en évidence expérimentalement chez le jeune de cinq semaines. Cette espèce étant nidicole, le système auditif n'est fonctionnel que dès l'âge d'au moins trois semaines. Ce qui permet de conclure, vraisemblablement, à la présence d'une latéralisation dans la perception acoustique dès la naissance.

Dans l'espèce humaine, des mesures non invasives de réponse auditive du tronc cérébral (A.B.R. : Auditory Brainstem Response) attestent sa présence chez les nouveaux-nés (Sininger *et al.*, 1998). La distribution des rôles spécifiques aux deux côtés du corps et l'asymétrie

neurofonctionnelle reposent sur un biais des structures anatomiques du fœtus humain, manifeste dès seize et trente et une semaines *in utero* (gyrus sylvien et sulcus de Heschl's respectivement) ; ce que corrobore le fait que la surface temporale fœtale est dans 54% des cas plus grande à gauche, contre 18% à droite et 28% de symétrie (Gaillard, 1996).

Cependant, cela semble s'opposer aux résultats obtenus chez des macaques et des pinnipèdes, pour qui la L.H.S. n'existe que chez les adultes de plus d'un an. A ce titre, Hauser et Andersson émettent l'hypothèse d'un délai d'apparition de la latéralisation acoustique, relatif à une exposition nécessaire au répertoire spécifique et à sa compréhension, ainsi qu'à une maturation complète de l'encéphale (Hauser et Andersson, 1994).

Dans le même sens, les travaux de Ehret montrent que la latéralisation pour la reconnaissance du cri spécifique du jeune ne se met en place qu'à la condition de la réalisation de l'expérience maternelle (Ehret, 2004) ; ce qui sous-tend, là encore, la nécessité d'un apprentissage préalable à la mise en place de la spécialisation hémisphérique.

De plus, Shtyrov *et al.* stipulent que la latéralité du langage humain reposerait sur les processus de mémorisation à long terme ; ce point sera développé dans le quatrième paragraphe.

Enfin, des études sur les latéralisations visuelle et auditive chez des enfants à différents âges, mettent en évidence certaines fluctuations des préférences hémisphériques au fil des expériences vécues ; en outre, les prédominances manuelle et podale sont observées chez le bébé entre quatre et dix huit mois, celle auditive, après un an, et, celle visuelle, après deux ans. L'activité de l'enfant agit donc sur la latéralisation cérébrale et atteste du rôle capital de l'expérience dans ces mécanismes (Gaillard, 1996).

Chez le Chien, il pourrait être intéressant d'obtenir des performances de latéralisation à d'autres moments du développement, afin de noter d'éventuelles variations. De plus, la durée de l'ontogenèse canine étant bien plus courte que celle des macaques et des pinnipèdes, l'hypothèse de Hauser et Andersson peut valoir également, chez ce modèle d'étude, durant la période comprise entre le début du fonctionnement auditif et celui de la réalisation des premiers tests, c'est-à-dire entre trois et cinq semaines d'âge.

## *Les effets du sexe*

Des disparités entre les mâles et les femelles, présentes à l'âge adulte et absentes chez le jeune, sont observées. De prime abord, il semble que la seule hypothèse explicative soit une différence réelle dans les caractéristiques cérébrales, à relier au constat que les mâles et les femelles présentent parfois des aptitudes différentes au travail et au dressage.

Cela étant, certains faits, permettant de comprendre ces différences chez l'Homme, pourraient être examinés chez *Canis familiaris*. En effet, il est établi que les capacités auditives des hommes et des femmes adultes diffèrent : la sensibilité féminine est meilleure à fréquences élevées (>1000 Hz), tandis que celle masculine est optimale à fréquences basses (<500 Hz) ; en outre, la dégradation de l'ouïe avec l'âge est exacerbée chez les sujets masculins, lesquels présentent enfin une latéralisation plus nette du langage à l'hémisphère gauche. Si ces faits ont longtemps été attribués à une différence d'exposition sonore entre les hommes et les femmes, des disparités sexuelles obtenues chez des populations non exposées remettent en cause cette explication. Chez les nouveaux-nés, des différences nettes entre les garçons et les filles sont observées, mais opposées à celles des adultes, à savoir une sensibilité auditive meilleure chez les garçons. Néanmoins, à tout âge, une plus large amplitude et une latence plus brève des réponses féminines sont retrouvées, ce qui correspond respectivement à une activité neuronale supérieure par unité de temps et à un trajet plus court le long de la membrane basilaire (Sininger *et al.*, 1998).

Aussi, ce seraient des disparités anatomiques cochléaires qui permettraient de justifier les effets du sexe dans la latéralité, les femmes ayant une cochlée plus courte et avec une membrane basilaire plus rigide que les hommes (Sininger *et al.*, 1998).

D'autres explications relatives aux facteurs de croissances et aux hormones, qui diffèrent qualitativement et quantitativement en fonction du sexe, sont avancées pour justifier des différences observées entre garçons et filles, au cours du suivi de la latéralisation du langage humain à cinq, sept et neuf ans (Gaillard, 1996).

Aussi, plusieurs hypothèses justifient les effets du sexe sur la latéralisation de la perception acoustique chez l'Homme ; de telles différences d'anatomie cochléaire, devenant manifestes avec

l'âge, pourraient exister aussi dans l'espèce canine comme chez d'autres animaux, de même, des facteurs hormonaux pourraient intervenir.

## ***Les mécanismes de la latéralité***

Tandis que les sons non spécifiques sont perçus indifféremment par les deux oreilles, l'avantage de l'oreille droite dans la perception des sons spécifiques est démontré. Cela signifie biologiquement, de par l'asymétrie corticale et la décussation des voies auditives nerveuses, que l'hémisphère gauche est privilégié dans les informations acoustiques spécifiques. En outre, cela est en faveur de l'hypothèse selon laquelle une région équivalente aux aires de Broca et Wernicke, dévolues spécialement au traitement des vocalises canines, pourrait exister dans l'hémisphère gauche du Chien. Pour autant, aucune certitude n'a pu confirmer ce fait chez *Canis familiaris*, comme pour l'ensemble du règne animal non humain jusqu'à ce jour (Heffner *et al.*, 1984).

Concernant les mécanismes de la latéralisation acoustique chez l'Homme, deux théories justifient les résultats expérimentaux. D'une part, la latéralité acoustique stipule que les propriétés physiques des stimuli langagiers sont perçus par l'hémisphère gauche spécialement ; d'autre part, la latéralité phonologique soutient que les stimuli langagiers sont traités indépendamment au niveau d'un module cortical gauche, qui reconnaît la familiarité du stimulus, notamment son contexte langagier natif et la configuration articulaire qui lui est associée (Shtyrov *et al.*, 2005).

Ces concepts peuvent être retrouvés dans le monde animal : en effet, Hauser et Andersson ainsi que Böye *et al.*, pensant que des propriétés physiques (fréquence de modulation, amplitude de l'harmonique) sont perçues par l'hémisphère gauche et que la valeur sémantique du stimulus n'intervient pas dans la préférence, sont partisans de la latéralité acoustique ; cette hypothèse peut aussi valoir chez le Chien, puisque que les différentes vocalises canines (abolement, grognement, gémissement), de valeurs sociales bien distinctes, sont perçues indifféremment à gauche, et que les stimuli présentés, traités dans des hémisphères différents, ont des propriétés physiques différentes.

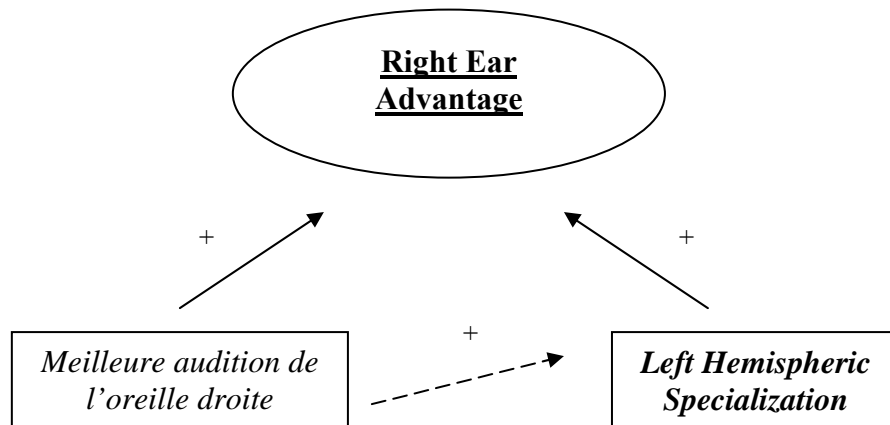
Cependant, une étude récente sur un échantillon de Finlandais avère que quatre stimuli acoustiques, de propriétés physiques semblables, dont deux seulement langagiers, sont traités différemment : les vrais mots de langue native sont traités préférentiellement par l'hémisphère gauche, le pseudo mot de langue native et le stimulus non langagier, par le droit ; cela démontre que, ni les propriétés physiques, ni la familiarité, ne suffisent à la discrimination hémisphérique. Aussi, la mise en jeu de la mémorisation à long terme dans la latéralité peut être une explication : les sons étant traités comme des unités, pourvues d'un sens et d'une fréquence d'apparition, et donnant lieu à un apprentissage et à un stockage cérébraux gauches (Sininger *et al.*, 1998).

Les résultats sur les mécanismes qui sous-tendent et déclenchent la latéralité chez les animaux font encore défaut ; il n'est pas invraisemblable que la mémoire à long terme intervienne aussi chez eux, ce qui serait, en outre, compatible avec la mise en place progressive de la latéralisation acoustique au cours de l'ontogenèse et n'exclurait pas l'influence des propriétés physiques sur celle-ci.

Enfin, l'appareil auditif lui-même doit être considéré dans l'étude des mécanismes de la latéralité. En effet, la conduction nerveuse auditive est très largement dépendante de la sensibilité cochléaire, laquelle peut varier selon le sexe (cf. les effets du sexe) ; la cochlée, suite à l'arrivée d'une stimulation acoustique, émet, au niveau de cellules spécialisées dans la réception sonore et situées dans l'organe de Corti, un écho appelé émission oto-acoustique (O.A.E. : Oto Acoustic Emission), qui peut être recueilli par différentes méthodes ; chez l'Homme, le Chat, le Chien et le Cochon d'Inde, cette activité est connue (Sims *et al.*, 1993). Les résultats de cette approche de l'intégrité cochléaire démontrent l'existence d'une latéralité existant déjà au niveau de l'appareil auditif, c'est-à-dire, à un niveau sensoriel et non pas seulement neurologique. Ainsi, le système olivocochléaire efférent serait à l'origine d'une inhibition plus grande de l'oreille gauche et donc de la préférence observée de l'oreille droite (Sininger *et al.*, 1998).

Ces résultats peuvent être schématisés par la figure 11.

- Figure 11 : Relation entre l'appareil auditif et la spécialisation hémisphérique gauche dans la perception acoustique



# **CONCLUSION**

Le Chien est un bon modèle d'étude en éthologie, car sa coopération s'obtient relativement aisément ; les résultats qu'il fournit sont satisfaisants tout comme nécessaires, devant la montée croissante des troubles du comportement et des affirmations sans résultats scientifiques préalables dans cette espèce.

Le protocole de Hauser et Andersson, remarquable par sa simplicité d'application, permet l'obtention de résultats significatifs en terme de mesure de latéralisation acoustique dans cette espèce, comme chez le Macaque rhésus et l'Otarie à fourrure.

La problématique ontogénétique est vraisemblablement élucidée par la conclusion expérimentale à une latéralisation hémisphérique de la perception acoustique spécifique, inhérente à l'apparition de la fonction auditive et/ou suite à une maturation ou un apprentissage chez *Canis familiaris*.

Le Chien, dont l'existence est à ce jour largement déterminée par son rapport à l'Homme, reste cependant un canidé à part entière, puisque son système nerveux traite spécialement les sons de congénères et traite indistinctement les voix humaines, les vocalisations d'autres animaux et les bruits du quotidien.

Enfin, cette étude peut être la porte ouverte à de nombreuses autres, appliquées sur des sujets de mode de vie, d'âges ou de degré de domestication différents, lesquelles permettraient de mieux comprendre l'évolution neurocomportementale et neuroanatomique des canidés au cours de la domestication.

D'autres travaux sur la latéralité acoustique, chez l'Homme, tout comme dans d'autres espèces, sont nécessaires pour comprendre la fonction cognitive, l'apparition phylogénétique et les mécanismes de fonctionnement de celle-ci.



# **BIBLIOGRAPHIE**

- BAUER, R.H. 1993. Lateralization of neural control for vocalization by the frog (*Rana pipiens*). *Psychobiology* 21: 243-248.
- BEECHER, M.D., PETERSEN, M.R., ZOLOTH, S.R., MOODY, D.B. & STEBBINS, W.C. 1979. Perception of conspecific vocalizations by Japanese macaques. *Brain Behav. Evol.* 16: 443-460.
- BOYE, M., GUNTURKUN, O. & VAUCLAIR, J. 2005. Right ear advantage for conspecific calls in adults and subadults, but not infants, California sea lions (*Zalophus californianus*) : hemispheric specialization for communication ? *European Journal of Neuroscience*, 21: 1727-1732.
- CAUZINILLE, L. 1997. La mesure des potentiels évoqués du tronc cérébral : une méthode objective pour tester l'audition. *Point Vét.* 28 : 1065-1068.
- EHRET, G. 1987. Left hemisphere advantage in the mouse brain for recognizing ultrasonic communication calls. *Nature* 325 : 249-251.
- GAILLARD, F. 1996. Ontogenesis of lateralities. A review and an attempted interpretation. *Arch. Pédiatr.* 3 : 714-722.
- GHAZANFAR, A.A. & HAUSER, M.D. 1999. The neuroethology of primate vocal communication : substrates for the evolution of speech. *Trends in Cognitive Sciences* 3-10.
- HAUSER, M.D. & ANDERSSON, K. 1994. Left hemisphere dominance for processing vocalizations in adult, but not infant, rhesus monkeys : Field experiments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 91: 3946-3948.
- HEFFNER, H.E. 1998, Auditory awareness. *Applied Animal Behaviour Science* 57 : 259-268.
- HEFFNER, H.E. & HEFFNER, R.S., 1984. Temporal Lobe Lesions and Perception of Species-Specific Vocalizations by Macaques. *Science* 226 : 75-76.
- HEPPER, P.G., Mc CARTNEY, G.R. & SHANNON, E.A. 1998. Lateralised behaviour in first trimester human foetuses. *Neuropsychologia*, 36 : 531-534.
- LABORDERIE, N. 2004. *Précis de phonétique historique*. Paris : Nathan.
- NEDELLEC-BIENVENUE, D. & BLOIS-HEULIN, L. 2004. Eye Preferences in Red-Capped Mangabeys. *Folia Primatol* 864.

- NORTHCUTT, R.G. 2001. Evolution of the Nervous System. Changing views of brain evolution. *Brain Research Bulletin* 55-6: 663-674.
- NOTTEBOHM, F. 1977. Neural Lateralization of Vocal Control in a Passerine Bird. I. Song. *J. Exp. Zool.* 177 : 229-261.
- PETERSEN, M.R. 1982. The perception of species-specific vocalizations by primates : A conceptual framework. In : *Primate communication* (Ed. by SNOWDON, C.T., BROWN, C.H. & PETERSEN, M.R.), pp. 171-211. New York : Cambridge University Press.
- PIKE, A.V.L. & MAITLAND, D.P. 1997. Paw preferences in cats (*Felis silvestris catus*) living in a household environment. *Behavioural Processes* 39 : 241-247.
- POREMBA, A., MALLOY, M., SAUNDERS, R.C., CARSON, R.E., HERSCOVITCH, P. & MISHKIN, M. 2004. Species-specific calls evoke asymmetric activity in the monkey's temporal poles. *Nature* 427 : 448-451.
- SAETRE, P., LINDBERG, J., LEONARD, J.A., OLSSON, K., PETTERSSON, U., ELLEGREN, H., BERGSTROM, T.F., VILA, C. & JAZIN, E. 2004. From wild wolf to domestic dog : gene expression changes in the brain. *Molecular Brain Research* 126 : 198-206.
- SCOTT, J.P. & FULLER, J.L. 1965. *Genetics and the Social Behavior of the Dog*. Chicago: The University of Chicago Press.
- SIEGEL, S. & CASTELLAN, N.J. Jr. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*. 2<sup>nd</sup> edition. New York : Mc Graw-Hill International Editions.
- SIMS, M.H., ROGERS, R.K. & THELIN, J.W. 1993. Transiently Evoked Otoacoustic Emissions in Dogs. *Progress in Veterinary Neurology*. 5-2 : 49-56.
- SININGER, Y.S., CONE-WESSON, B. & ABDALA, C. 1998. Gender distinctions and lateral asymmetry in the low-level auditory brainstem response of the human neonate. *Hearing Research* 126 : 58-66.
- STRIEDTER, G. F. 2002, Brain homology and function : An uneasy alliance. *Brain Research Bulletin* 57-3/4 : 239-242.
- SHTYROV, Y., PIHKO, E. & PULVERMBLLER, F. 2005. Determinants of dominance : Is language laterality explained by physical or linguistic features of speech? *NeuroImage*, article in press.
- UZIEL, D., LOPES-CONCEICAO, M. C., SIMPSON, D. & LENT, R. 1998. Ontogenesis of lateralized rotational behaviour in hamsters : a time series study. *Behavioural Brain Research* 92 : 47-53.
- WELLS, L.D. 2003. Lateralised behaviour in the domestic dog, *Canis familiaris*. *Behavioural Processes* 61 : 27-35.

# ANNEXES

## ANNEXE 1 : Un modèle de fiche élémentaire vierge

CHIEN N° : \_\_\_\_\_ DATE : \_\_\_\_ / \_\_\_\_ / 2005

EDUCATEUR : \_\_\_\_\_ HEURE : \_\_\_\_ : \_\_\_\_

### SEQUENCE N°1

| RANG | N° PRGM | TIME-CODE         | NATURE STIMULUS    | Catégorie | REACTION ATTENDUE | REACTION OBSERVÉE | NOTES |
|------|---------|-------------------|--------------------|-----------|-------------------|-------------------|-------|
| 1    | 1       | 01 - 05 s         | Gémissement Chien  | SS        | D                 |                   |       |
| 2    | 1-2     | 12s               | "Mouton" Pauline 1 | SNSH      |                   |                   |       |
| 3    | 2-3     | 19-24s            | Chasse d'eau       | SNSNH     |                   |                   |       |
| 4    | 3-4     | 30-36s            | Poules             | SNSNH     |                   |                   |       |
| 5    | 5       | 42-44s            | Gémissement Chien  | SS        | D                 |                   |       |
| 6    | 6       | 46-48s            | Abollement Chien   | SS        | D                 |                   |       |
| 7    | 7       | 56s               | "Oiseau" William   | SNSH      |                   |                   |       |
| 8    | 7       | 1mn               | "Vin" Pauline 2    | SNSH      |                   |                   |       |
| 9    | 8-7     | 1mn 04s           | "Gag" Stéphane 2   | SNSH      |                   |                   |       |
| 10   | 8       | 1mn 07s-1mn 11s   | Abollement Chien   | SS        | D                 |                   |       |
| 11   | 9       | 1mn13s-1mn 18s    | Horloge            | SNSNH     |                   |                   |       |
| 12   | 9-10    | 1mn 20s           | "Vin" Sarah        | SNSH      |                   |                   |       |
| 13   | 11      | 1 mn 23s          | "Tom" Virginie     | SNSH      |                   |                   |       |
| 14   | 11-12   | 1mn 25s           | Abollement Chien   | SS        | D                 |                   |       |
| 15   | 12      | 1mn 30s - 1mn 33s | Abollement Chien   | SS        | D                 |                   |       |

## ANNEXE 2 : Un modèle de fiche de saisie des données rempli (Portée 1)

|      | N |   |   |   |   | D |   |   |   |   | G |   |   |   |   | NR |   |   |   |   |      |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|---|---|---|---|------|
| SS   | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1  | 2 | 3 | 4 | 5 | SS   |
| J    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 2 | 2 | 5 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 3  | 2 | 1 | 6 | 3 | J    |
| I    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 4  | 1 | 5 | 5 | 4 | I    |
| H    | 5 | 6 | 6 | 5 | 6 | 2 | 2 | 4 | 1 | 3 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1  | 4 | 1 | 3 | 2 | H    |
| G    | 6 | 6 | 5 | 6 | 6 | 1 | 5 | 4 | 2 | 4 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 5  | 1 | 0 | 4 | 1 | G    |
| F    | 5 | 6 | 6 | 6 | 5 | 1 | 0 | 4 | 2 | 1 | 2 | 4 | 1 | 0 | 2 | 2  | 2 | 1 | 4 | 2 | F    |
| E    | 5 | 6 | 6 | 6 | 6 | 2 | 3 | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 4 | 2 | 2  | 3 | 3 | 1 | 2 | E    |
| D    | 5 | 6 | 5 | 6 | 6 | 1 | 3 | 3 | 6 | 3 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 4  | 3 | 0 | 0 | 3 | D    |
| C    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 2 | 5 | 4 | 3 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 3  | 1 | 1 | 2 | 4 | C    |
| B    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 4 | 2 | 4 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 1 | 2 | 1  | 2 | 2 | 5 | 2 | B    |
| A    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 3 | 0 | 3 | 2 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 4 | 2  | 5 | 0 | 3 | 1 | A    |
| SNS  | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1  | 2 | 3 | 4 | 5 | SNS  |
| J    | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 2 | 3 | 1 | 2 | 5  | 7 | 6 | 8 | 6 | J    |
| I    | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 0 | 2 | 1 | 6 | 3 | 3 | 2 | 2 | 0 | 3 | 6  | 5 | 6 | 3 | 3 | I    |
| H    | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 1 | 2 | 1 | 0 | 3 | 3 | 1 | 3 | 4 | 0 | 5  | 6 | 5 | 5 | 6 | H    |
| G    | 9 | 9 | 9 | 9 | 8 | 3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 0 | 2 | 4  | 5 | 3 | 6 | 3 | G    |
| F    | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 3 | 5 | 1 | 3 | 1 | 4  | 3 | 7 | 5 | 8 | F    |
| E    | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 0 | 0 | 5 | 4 | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 6  | 6 | 3 | 4 | 5 | E    |
| D    | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 2 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 5  | 7 | 6 | 6 | 4 | D    |
| C    | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 4 | 2 | 2 | 6  | 5 | 3 | 5 | 4 | C    |
| B    | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 3 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 1 | 2 | 0 | 6  | 4 | 8 | 7 | 6 | B    |
| A    | 9 | 9 | 9 | 7 | 9 | 5 | 3 | 3 | 1 | 1 | 0 | 2 | 4 | 2 | 2 | 4  | 4 | 2 | 4 | 6 | A    |
| SNSH | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1  | 2 | 3 | 4 | 5 | SNSH |
| J    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 4  | 6 | 6 | 6 | 5 | J    |
| I    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 0 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 5  | 4 | 5 | 3 | 3 | I    |
| H    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 5  | 6 | 5 | 5 | 6 | H    |
| G    | 6 | 6 | 6 | 6 | 5 | 2 | 0 | 2 | 2 | 3 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 4  | 5 | 3 | 4 | 2 | G    |
| F    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 3 | 0 | 1 | 1 | 4  | 3 | 6 | 5 | 5 | F    |
| E    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 0 | 0 | 3 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 6  | 5 | 3 | 4 | 5 | E    |
| D    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 5  | 6 | 5 | 4 | 4 | D    |
| C    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 6  | 4 | 3 | 5 | 4 | C    |
| B    | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 5  | 3 | 6 | 5 | 6 | B    |
| A    | 6 | 6 | 6 | 5 | 6 | 3 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 3  | 4 | 2 | 3 | 6 | A    |
| SNSA | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1  | 2 | 3 | 4 | 5 | SNSA |
| J    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0  | 0 | 0 | 1 | 0 | J    |
| I    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0 | 1 | 0 | 0 | I    |
| H    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | H    |
| G    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0  | 0 | 0 | 1 | 0 | G    |
| F    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 1 | F    |
| E    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | E    |
| D    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0 | 1 | 0 | 0 | D    |
| C    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | C    |
| B    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0  | 0 | 1 | 0 | 0 | B    |
| A    | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0  | 0 | 0 | 1 | 0 | A    |
| SNSD | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1  | 2 | 3 | 4 | 5 | SNSD |
| J    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1  | 1 | 0 | 1 | 1 | J    |
| I    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0  | 1 | 0 | 0 | 0 | I    |
| H    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0 | 0 | H    |
| G    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0  | 0 | 0 | 1 | 1 | G    |
| F    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0  | 0 | 1 | 0 | 2 | F    |
| E    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0  | 1 | 0 | 0 | 0 | E    |
| D    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 1 | 0 | 2 | 0 | D    |
| C    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0  | 1 | 0 | 0 | 0 | C    |
| B    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1  | 1 | 1 | 2 | 0 | B    |
| A    | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1  | 0 | 0 | 0 | 0 | A    |

N : nombre de réponses D : nombre de réponses à droite G : nombre de réponses à gauche NR : nombre de non réponses