Le Langage et l'Action : Dynamique des liens unissant verbes d'action et contrôle moteur

Véronique Boulenger

▶ **To cite this version:**

Véronique Boulenger. Le Langage et l'Action : Dynamique des liens unissant verbes d'action et contrôle moteur. Psychologie. Université Lumière - Lyon II, 2006. Français. NNT : . tel-00363149

HAL Id: tel-00363149
https://theses.hal.science/tel-00363149

Submitted on 20 Feb 2009

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

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

Thèse de Doctorat de
l'Université Lumière Lyon II

Spécialité : Neuropsychologie

Le Langage et l'Action : Dynamique des liens fonctionnels unissant verbes d'action et contrôle moteur

Soutenue publiquement le 7 décembre 2006
par

Véronique Boulenger

Membres du Jury :

Pr O. Koenig, président
Pr L. Fadiga, rapporteur
Dr J.F. Démonet, rapporteur
Pr M. Jeannerod, examinateur
Dr T. Nazir, directrice

Remerciements

Mes premiers remerciements vont naturellement à ma directrice de thèse, Tatjana Nazir, qui m'a accordé sa confiance depuis bientôt cinq ans. Je la remercie de son aide et de ses conseils scientifiques aussi précieux qu'indispensables, qui, j'en suis sûre, me seront utiles tout au long de ma carrière.

Je tiens également à remercier Yves Paulignan, dit aussi « super Yves », sans qui cette recherche n'aurait pu aboutir. Sa petite touche masculine dans notre équipe 100% féminine, non sans être accompagnée de blagues à caractère légèrement sexiste (!), a contribué à la réalisation de ce travail dans la joie et la bonne humeur.

Merci à Marc Jeannerod pour m'avoir accueillie au sein de l'Institut des Sciences Cognitives, pour sa collaboration à nos travaux, et pour me faire l'honneur de participer à mon jury de soutenance. Je remercie également Jean-François Démonet et Luciano Fadiga pour avoir accepté de lire mon manuscrit et de faire partie de mon jury, et Olivier Koenig, président du jury. Merci aussi à Ira Noveck pour m'avoir écoutée et épaulée lors de la recherche d'une bourse de post-doc, mais également pour tenter de faire de cette unité de recherche un labo dynamique et vivant.

Tout particulièrement, mes plus sincères remerciements vont à Alice Roy qui m'a soutenue, encouragée et fait confiance tout au long de ce travail de recherche. Je lui suis infiniment reconnaissante d'avoir été présente chaque fois que j'avais besoin d'elle, tant sur le plan scientifique que personnel, et d'avoir fait de la rédaction de ce manuscrit un moment de moindre stress. Merci d'avoir passé du temps à lire et corriger mon travail, de m'avoir fait profiter de ta méthode infaillible de recrutement de sujets, d'avoir joué à des matchs de « puissance 4 » lors de la pose du bonnet EEG, ou encore de m'avoir envoyé et d'avoir ri aux diaporamas et autres blagues… ! Ce fut un réel plaisir de travailler avec toi et j'espère que la collaboration continuera (promis je repasserai à l'ISC lors de mes allers-retours Lyon-Cambridge !).

Merci au Professeur Broussolle et aux Drs Thobois et Mechtouff de l'hôpital neurologique de Bron pour leur collaboration lors de notre étude menée chez les patients parkinsoniens.

Merci à Nath, Sonia, Clara, Qing et Cristina pour m'avoir conseillée, aidée et écoutée, et pour avoir partagé des discussions scientifiques ou d'un tout autre ordre dans le bureau ou ailleurs. Je remercie également Alexandre, Flavie, Yannick, Bernard, les deux Anne, Thierry, et j'en passe, pour m'avoir accompagnée durant cette thèse. Merci aussi à toutes les personnes qui ont participé, plus ou moins volontairement d'ailleurs, à mes expériences.

Un grand merci à mes amis du Pas-de-Calais/Picardie et de Lyon : Aurélie, Anne, Sabine, Laetitia et JP et leurs deux petits monstres, Romu, Benoît, Toto… Les petites soirées, conversations téléphoniques ou via internet, et longues balades ont été de véritables bouffées d'oxygène pour décompresser !

Je tiens enfin à remercier de tout cœur mes parents qui ont fait de moi ce que je suis et à qui je souhaite autant de bonheur qu'ils m'en ont apporté depuis 25 ans (une pensée également à notre petit Théo) ; ma sœur Sabine et David (je n'arrive toujours pas à croire que vous vous mariez l'an prochain !) pour les conversations sérieuses ou délirantes et les mémorables anecdotes que j'aurais à raconter ; je vous souhaite beaucoup de bonheur ; mes beaux-parents François et Monique (sans oublier Ramsès évidemment !) pour m'avoir soutenue un maximum et fait des retours dans notre région des moments plus qu'agréables. Merci enfin à mon petit homme Mozie, avec qui je partage ma vie depuis plus de cinq ans maintenant, et qui m'a toujours épaulée dans les meilleurs moments comme dans les plus difficiles. Merci de me supporter, d'être là à chaque instant et de faire de ma vie un immense moment de bonheur ! Je ne saurai décrire combien votre présence à tous m'a été précieuse ; ce travail, qui prend tout son sens grâce à vous, vous est dédié, car **«** Le bonheur le plus doux est celui qu'on partage » (Delille).

Résumé

Une perspective récente considère que la compréhension du sens des mots fasse appel, outre aux aires de Broca et Wernicke, au système sensori-moteur. A cet égard, l'étude du traitement des mots d'action apparaît comme un outil adapté à la compréhension des liens fonctionnels unissant langage et motricité. Ce travail de thèse avait pour but d'une part, de déterminer si le traitement des mots d'action implique les aires corticales participant également au contrôle moteur, et d'autre part, d'évaluer le rôle de ces régions dans les processus de récupération des mots. Dans une première étude, des effets différents d'âge d'acquisition des mots ont été observés sur la reconnaissance de noms concrets et de verbes d'action, suggérant l'existence de réseaux neuronaux partiellement distincts pour le traitement de ces mots. Lors d'une seconde étude, nous avons examiné l'influence du traitement de ces catégories de mots sur l'exécution d'un mouvement de préhension. Des analyses cinématiques fines ont révélé une interférence du traitement des verbes d'action sur la performance motrice simultanée, alors qu'une facilitation était obtenue lors de l'exécution subséquente du mouvement. Dans une troisième étude couplant des enregistrements électrophysiologiques et cinématiques, l'influence de la présentation subliminale de noms et de verbes a été mesurée sur la préparation simultanée d'un mouvement de préhension. Une interférence de la perception inconsciente des verbes d'action a été mise en évidence sur le potentiel de préparation motrice et sur l'exécution motrice subséquente. Enfin, notre dernière étude nous a permis d'évaluer le rôle du système moteur dans le traitement des verbes d'action, en comparant les effets d'amorçage répété masqué pour des noms et des verbes chez des patients parkinsoniens. Nos résultats ont révélé une absence d'effet d'amorçage uniquement pour les verbes d'action chez les patients privés de traitement dopaminergique ; la prise médicamenteuse rétablissait ensuite les performances, les patients se comportant alors comme des sujets sains. L'ensemble de ce travail de thèse fournit donc des éléments robustes en faveur d'un partage de substrats neuronaux entre les mots d'action et l'action elle-même, et suggère une contribution des aires motrices au traitement des mots d'action.

Abstract

A recent perspective considers that, besides Broca's and Wernicke's areas, language understanding relies on the sensori-motor system. In this respect, exploring how action words are processed appears as a valuable approach to understand the functional links between language and action. The aim of this work was twofold: on the one hand, it aimed to determine whether processing of action words engages cortical areas also involved in motor control, and on the other hand, it aimed to evaluate the role of these regions in word retrieval. In a first study, we demonstrated different effects of word age-of-acquisition on the recognition of concrete nouns and action verbs, suggesting that partly distinct neural networks underlie the processing of these two word categories. In a second study, we examined the influence of the processing of these words on the execution of a reaching movement. Fined-grained kinematic analyses revealed interference between action verb processing and the concurrent motor performance, whereas a facilitation effect was obtained when the movement was executed subsequently to word processing. In a third study that combined electrophysiological and kinematic recordings, the influence of subliminal presentation of nouns and verbs was measured on the simultaneous preparation of a reaching movement. We demonstrated an interference effect of unconscious perception of action verbs on the motor preparation potential and on the following execution of the movement. Finally, our fourth study allowed us to evaluate the role of the motor system in action word processing, by comparing masked repeated priming effects for nouns and verbs in patients with Parkinson's disease. Our results showed a lack of priming effect only for action verbs in patients deprived of dopaminergic treatment; ingestion of L-Dopa then restored performances, since priming effects for these words in patients became comparable with those in healthy subjects. Overall, this work thus provides strong arguments supporting the existence of common neural substrates for action words and motor action, and suggests that cortical motor regions contribute to action word processing.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE 8
I. L'origine gestuelle du langage 18
I.1. Les arguments 18
I.2. Evolution du langage à partir des gestes manuels 23
I.3. Conclusion 26
II. Le « système miroir » 27
II.1. Les neurones miroir chez le singe 27
II.1.1 Les neurones canoniques 29
II.1.2. Les neurones miroir 29
II.1.3. Rôle fonctionnel des neurones miroir 33
II.2. Le système miroir et le langage 39
II.3. Le système miroir chez l'homme 45
II.3.1. Etudes en TMS 45
II.3.2. Etudes électrophysiologiques 49
II.3.3. Etudes comportementales 54
II.3.4. Etudes d'imagerie cérébrale 55
II.3.5. Système miroir humain et latéralisation hémisphérique 64
II.4. Conclusion 68
III. Liens entre langage et motricité 69
III.1. Productions linguistique et motrice 69
III.2. Perception linguistique et système moteur 75
III.3. Perception du sens des mots et motricité manuelle fine 80
III.4. Conclusion 83
IV. Le traitement des mots d'action 85
IV.1. Modèle du système miroir et traitement des mots d'action 86
IV.2. Modèle de l'apprentissage « hebbien » 87
IV.2.1. L'information phonologique 88
IV.2.2. L'information sémantique 89
IV.2.3. Les prédictions 91
IV.3. Le sens des mots d'action et le cortex moteur 92
IV.3.1 Etudes comportementales 92
IV.3.2. Etudes électrophysiologiques 94
IV.3.3. Etudes d'imagerie cérébrale 98
IV.3.4. Etudes en TMS 101
IV.4. Conclusion 106
V. Le traitement des noms et des verbes 108
V.1. L'acquisition des noms et des verbes 108
V.2. Les études neuropsychologiques : déficits spécifiques aux noms et aux verbes 110
V.2.1. Origine sémantique des déficits 113
V.2.2. Origine grammaticale des déficits 118
V.3. Etudes chez les sujets sains 125
V.3.1. Etudes électrophysiologiques 126
V.3.2. Etudes d'imagerie cérébrale 130
V.3.3. Etudes en TMS 137
V.4. Conclusion 139
VI. Synthèse et Problématique générale 140
VI.1. Synthèse 140

VI.2. Problématique 141
VII. Effets de l'âge d'acquisition des mots sur la reconnaissance des noms concrets et des verbes d'action chez les sujets sains 143
VII.1. Introduction 143
VII.2. Présentation de l'étude et hypothèses 145
VII.3. Expérience 1 de décision lexicale visuelle 146
VII.3.1. Matériels et Méthodes 146
VII.3.1.1. Participants 146
VII.3.1.2. Stimuli 146
VII.3.1.3. Procédure 147
VII.3.1.4. Analyses statistiques 148
VII.3.2. Résultats 149
VII.3.2.1. Pour l'ensemble des 306 mots 149
VII.3.2.2. Pour le groupe de 2*60 mots appris précocement et tardivement 152
VII.3.3. Discussion de l'Expérience 1 155
VII.4. Expérience 2 de décision lexicale visuelle 157
VII.4.1. Matériel et méthodes 157
VII.4.1.1. Participants 157
VII.4.1.2. Stimuli 157
VII.4.1.3. Procédure 159
VII.4.1.4. Analyses statistiques 159
VII.4.2. Résultats 159
VII.4.3. Discussion de l'Expérience 2 160
VII.5. Conclusion 161
VIII. Interaction potentielle entre traitement des verbes d'action et performance motrice 163
VIII.1. Introduction 163
VIII.1.1. Les mots d'action et les aires corticales motrices 163
VIII.1.2. Le mouvement de préhension 164
VIII.2. Présentation de l'étude et hypothèses 167
VIII.3. Matériel et méthodes 168
VIII.3.1. Participants 168
VIII.3.2. Stimuli 168
VIII.3.3. Procédure 169
VIII.3.3.1. Expérience contrôle 170
VIII.3.3.2 Expérience 1 170
VIII.3.3.3. Expérience 2 171
VIII.3.4. Enregistrements cinématiques (Expériences 1 et 2) 172
VIII.3.5. Analyse des données 173
VIII.3.5.1. Expérience contrôle 173
VIII.3.5.2. Expériences 1et 2 173
VIII.4. Résultats 175
VIII.4.1. Expérience contrôle 175
VIII.4.2. Expérience 1 176
VIII.4.3. Expérience 2 178
VIII.4.4. Comparaison des Expériences 1 et 2 181
VIII.5. Discussion 182
VIII.5.1. Interaction entre langage et motricité 182
VIII.5.2. Traitement des verbes d'action ou imagerie motrice ? 183

VIII.5.3. Les régions motrices sont-elles nécessaires à la compréhension des mots d'action ? ... 186
VIII.6. Conclusion ... 189
IX. Interférence potentielle entre traitement des verbes d'action et préparation motrice : une étude couplant électrophysiologie et cinématique ... 190
IX.1. Introduction ... 190
IX.2. Présentation de l'étude et hypothèses ... 197
IX.3. Matériel et méthodes ... 199
IX.3.1. Participants ... 199
IX.3.2. Stimuli ... 199
IX.3.3. Procédure ... 200
IX.3.4. Enregistrements et analyses EEG ... 202
IX.3.4.1. Introduction générale à l'EEG ... 202
IX.3.4.2 Procédure d'enregistrement dans notre étude ... 204
IX.3.5. Enregistrements et analyses cinématiques ... 205
IX.3.6. Analyses statistiques ... 205
IX.3.6.1. EEG ... 205
IX.3.6.2. Cinématique ... 206
IX.4. Résultats ... 207
IX.4.1. Influence du traitement des mots sur le PPM : EEG ... 207
IX.4.2. Influence du traitement des mots sur l'exécution motrice : Cinématique ... 212
IX.5. Discussion ... 215
IX.5.1. Interférence entre traitement des verbes d'action et préparation motrice ... 215
IX.5.2. L'amorçage : un outil de choix pour révéler les liens unissant le traitement des verbes d'action et le système moteur ... 216
IX.5.3. Activation automatique des régions motrices lors du traitement des verbes d'action ... 217
IX.5.4. Corrélats neuronaux des verbes et des noms et précocité des effets observés ... 218
IX.6. Conclusion ... 220
X. Le traitement des verbes d'action dans la maladie de Parkinson : étude des effets d'amorçage répété masqué ... 222
X.1. Introduction ... 222
X.1.1. La maladie de Parkinson ... 223
X.1.2. Les effets d'amorçage ... 230
X.1.3. Les effets d'amorçage chez les patients parkinsoniens ... 233
X.2. Présentation de l'étude et hypothèses ... 236
X.3. Matériel et méthodes ... 238
X.3.1. Participants ... 238
X.3.2. Evaluation des patients parkinsoniens ... 238
X.3.3. Stimuli ... 240
X.3.4. Procédure ... 241
X.3.5. Analyses statistiques ... 242
X.4. Résultats ... 244
X.4.1. Sujets sains témoins ... 244
X.4.2. Patients parkinsoniens ... 246
X.4.2.1 Phase « OFF » ... 246
X.4.2.2. Phase « ON » ... 249
X.4.2.3. Comparaison des phases OFF et ON ... 251
X.4.3. Comparaison des patients parkinsoniens et des sujets témoins ... 251
X.5. Discussion ... 253

X.5.1. L'absence d'effet d'amorçage pour les verbes d'action : une origine sémantique ou grammaticale ? 254
X.5.2. Traitement automatique des verbes d'action et boucle frontale motrice 256
X.5.3. Boucle motrice ou autres boucles frontales ? 257
X.6. Conclusion 260
XI. Discussion générale 261
XI.1. Effets différents d'âge d'acquisition des mots sur la reconnaissance des noms concrets et des verbes d'action : preuves en faveur de l'existence de réseaux neuronaux distincts 262
XI.2. Dynamique des liens fonctionnels unissant traitement des verbes d'action et contrôle moteur 265
XI.2.1 Partage de substrats neuronaux entre traitement des verbes d'action et performance motrice 265
XI.2.2. Rôle des régions et circuits moteurs dans le traitement des verbes d'action 269
XI.3. Perspectives 272
XI.4. Conclusion générale 275
Bibliographie 277
ANNEXE 1 : Evolution de la lignée humaine 312
ANNEXE 2 : Effets d'AdA sur la reconnaissance des noms concrets et des verbes d'action chez les sujets sains (Etude 1) 313
ANNEXE 3 : Interaction potentielle entre traitement des verbes d'action et performance motrice (Etude 2) 320
ANNEXE 4 : Interaction entre traitement des verbes d'action et préparation motrice : une étude combinant EEG et Cinématique (Etude 3) 322
ANNEXE 5 : Le traitement des verbes d'action dans la maladie de Parkinson : effets d'amorçage répété masqué (Etude 4) 323

INTRODUCTION GENERALE

« C'est le langage qui crée l'homme ».
J.L comte d'Ormesson

« Speech is so essential to our concept of intelligence that its possession is virtually equated with being human. Animals who talk are human, because what sets us apart from other animals is the "gift" of speech".
P. Lieberman (1998)

Comme le mentionne Lieberman (1998), notre société a complètement assimilé le langage comme partie intégrante de l'être humain. C'est même l'un des éléments rassurants qui peut nous différencier des autres animaux. Si la communication n'est pas le propre de l'homme, le langage humain diffère ainsi de la communication animale en ce qu'il nous permet d'exprimer un nombre infini d'idées et de propositions se référant non seulement à l'ici et maintenant, mais aussi au passé, au futur et à l'abstrait. La communication animale est au contraire limitée à des messages simples tels que des cris d'alarme et des signaux à valence émotionnelle caractérisés par une structure peu complexe.

Alors d'où vient cette capacité unique qu'est le langage humain ? Le langage est-il inné ou a-t-il émergé d'autres fonctions déjà établies chez nos ancêtres ? Autrement dit, constitue-t-il en lui-même une adaptation ou un simple sous-produit d'autres évolutions cognitives indépendantes ?

Deux grands courants de pensée se dessinent. Le premier, influencé par les théories chomskiennes au sens large (Chomsky, 1966, 1972, 1986 ; Gopnik & Crago, 1991 ; Pinker, 1994, 1999), suppose que l'espèce humaine telle que nous la connaissons soit née d'une modification génétique survenue il y a environ 100 000 ans. Chomsky refuse ainsi la thèse d'une continuité entre les systèmes de communication animaux et le langage humain, en postulant que ce dernier soit apparu soudainement, sans forme intermédiaire. Autrement dit, l'acquisition du langage ne reposerait pas sur une instanciation de capacités cognitives plus générales. Pour Chomsky, les principes sous-tendant le langage, tels que la grammaire qu'il qualifie d' « universelle », seraient au contraire innés (i.e. déterminés biologiquement), le cerveau étant équipé d'un module spécifique dédié au traitement du langage. Le langage serait donc, pour reprendre l'expression de Pinker (1999), un « instinct transmis génétiquement » : « *Nous parlons comme nous voyons ; nous n'apprenons pas notre langue, elle est innée, inscrite dans notre biologie.* » L'existence d'un

« organe du langage » permettrait notamment d'expliquer pourquoi tout être humain est capable d'acquérir en un temps relativement court et sans effort apparent la langue de la communauté à laquelle il appartient.

Le deuxième courant de pensée privilégie une conception selon laquelle le langage se serait développé à partir de facultés cognitives pré-établies (Bickerton, 1990, 1995 ; Corballis, 1999, 2002, 2003, 2005 ; Rizzolatti & Arbib, 1998). L'apparition du langage au sens moderne du terme ne résulterait donc pas d'une mutation aléatoire mais de son avantage évolutif. Ce courant, contrairement aux théories chomskiennes, suppose l'existence de formes intermédiaires de langage ayant progressivement conduit jusqu'au nôtre. Pour certains, les groupes d'hominidés possédant un langage articulé sophistiqué, leur permettant d'exprimer des propositions abstraites ou se référant au passé, auraient peu à peu supplanté ceux qui ne possédaient encore qu'un protolangage. Le protolangage, défini par Bickerton (1990) par extrapolation à partir de l'observation des pidgins (i.e. langues émergentes de contact entre individus de communautés linguistiques différentes), est une forme d'expression consistant à assembler quelques mots dans un énoncé court, sans support grammatical (i.e. absence de mots grammaticaux, de marques de flexion et d'ordre défini). Le protolangage, vers lequel nous régressons spontanément dès que nous sommes en difficulté linguistique, est ainsi présenté par Bickerton comme un précurseur du langage, une sorte de capacité intermédiaire entre la communication spontanée des primates et le langage proprement dit, universellement pratiqué dans notre espèce. Il s'apparenterait au langage des enfants de 2 ans ou encore à celui que les primates non humains parviennent à maîtriser lorsqu'on leur enseigne la langue des signes. Bickerton (1990, 1995) propose donc que nos capacités linguistiques aient évolué en deux temps : d'abord, l'*Homo erectus* aurait communiqué au moyen d'une protolangue, développée il y a deux millions d'années. Puis, plus récemment, soit il y a environ 50 000 ans, ce protolangage se serait enrichi d'une syntaxe plus formelle ayant permis d'affiner la précision et la clarté de nos échanges (e.g. « empreinte de léopard » et « danger » serait par exemple devenu « si tu vois une empreinte de léopard, sois prudent »). Cette hypothèse du protolangage est à l'heure actuelle la plus couramment admise.

Mais quand et comment le langage est-il apparu ?

Les auteurs considèrent généralement que l'évolution des capacités mentales caractéristiques de l'espèce humaine soit corrélée à la naissance de l'*Homo erectus* en Afrique et en Asie, il y a quelques deux millions d'années (cf. Annexe 1 pour un détail de l'évolution de la lignée des Hominidés). Ainsi, un accroissement rapide de la taille du cerveau des individus se serait produit il

y a environ un million et demi d'années, allant de 457 cm^3 chez les Australopithèques à 1016 cm^3 chez l'*Homo erectus*. La taille du cerveau aurait ensuite augmenté de façon plus graduelle chez l'*Homo sapiens neanderthalensis* (1552 cm^3) et l'*Homo sapiens sapiens* (1355 cm^3 ; Wood & Collard, 1999). Pour Suddendorf et Corballis (1997), de tels changements auraient été dictés par la nécessité de mettre en place des fonctions cognitives telles que la théorie de l'esprit et l'imagerie mentale. Ainsi, les individus, plus exposés aux prédateurs en raison des changements de végétation, auraient dû adapter leur comportement de manière appropriée, en établissant une « niche cognitive » reposant sur la coopération sociale et la planification d'actions nécessaires à la survie (Tooby & De Vore, 1987, cités par Corballis, 2005). Il est alors probable que cette période d'évolution du genre *Homo* se soit caractérisée par le passage d'une forme de protolangage à un langage plus élaboré pourvu d'une grammaire sophistiquée (Corballis, 2005 ; Jackendoff, 2002 ; Pinker, 2003).

Toutefois, les études de fossiles suggèrent que la parole ne soit pas apparue avant la naissance de l'*Homo sapiens sapiens* il y a approximativement 170 000 ans (Corballis, 2005 ; Ingman et al., 2000). Pour certains, un abaissement du larynx coordonné à une flexion de la base du crâne (i.e. raccourcissement de l'os sphénoïde) aurait joué un rôle capital dans l'avènement de cette faculté, en permettant d'élargir le répertoire phonétique à des voyelles telles que « i » ou « u » (Carstairs-Mccarthy, 1998 ; Hauser, 1996 ; Lieberman et al., 1969, 1972 ; Lieberman, 1984, 1998 ; Pinker, 1994). Se fondant sur la forme et la longueur probables des organes vocaux de divers spécimens humains anciens, Lieberman (1994) a notamment suggéré que la capacité d'*Homo sapiens sapiens* à produire la parole ne remonte pas au-delà de 50 000 ans, période à laquelle l'abaissement du larynx serait survenu (mais voir Laitman, 1986, pour des preuves rapportant la présence de cette adaptation chez l'*Homo erectus*). L'étude de l'appareil vocal de l'homme de Néanderthal indique en outre qu'il était probablement incapable de produire les sons des voyelles semblables à ceux qu'émettent les humains actuels (Crelin, 1987 ; Lieberman, 1998 ; Lieberman et al., 1972 ; Lieberman & Crelin, 1971 ; mais voir Gibson & Jessee, 1999, et Honda & Tiede, 1998, pour une discussion). L'idée d'un rôle primordial de l'abaissement du larynx dans l'apparition du langage articulé semble néanmoins difficilement conciliable avec les études récentes ayant rapporté l'existence de tels changements chez les animaux. Aussi les mammifères non humains, comme le singe tamarin et le chien, abaissent-ils leur larynx lors de la production de vocalisations, suggérant que cette modification soit un trait commun à tous les mammifères (Fitch, 2000 ; Hauser et al., 1993 ; pour une revue, voir Fitch, 2002). Un abaissement permanent du larynx a également été observé chez les koalas, les cerfs ou encore les lions (Fitch & Reby, 2001 ; Sonntag, 1921 cité dans Hauser & Fitch, 2003 ; Weissengruber et al., 2002). Par ailleurs, Holloway (1983) a repéré sur un crâne d'*Homo habilis*,

soit avant que le larynx ait adopté une configuration optimale pour la parole, la présence embryonnaire de l'aire de Broca, l'une des zones cérébrales de production du langage, dans l'hémisphère gauche. Un appareil phonatoire capable d'un langage articulé a donc probablement existé presque un demi million d'années avant l'avènement de la parole. Il semble de fait peu probable que les modifications de cet appareil aient constitué une préadaptation nécessaire à l'émergence de la parole. Il ne serait en revanche pas surprenant qu'elles soient une exaptation, c'est-à-dire une adaptation ayant obéi à des pressions sélectives autres que pour favoriser la parole, mais dont le résultat, un larynx descendu, a tout de même facilité l'articulation des mots.

En dépit d'une littérature florissante, quoique loin d'être consensuelle, les études de fossiles sur les capacités phonétiques de nos ancêtres ne semblent donc que peu concluantes, soulignant les difficultés à « reconstruire le comportement vocal » de façon certaine (Fitch, 2000), et par là même à dater l'apparition du langage articulé. A cet égard, les études génétiques de comparaison des génomes des primates humains et non humains offrent une perspective intéressante.

Nous partageons 98.5 à 99 % de notre patrimoine génétique avec notre voisin le plus proche, le chimpanzé (Ebersberger, 2002 ; Fujiyama et al., 2002 ; King & Wilson, 1975). Soit 1 à 1.5 % seulement pour se différencier des autres primates principalement par la marche debout et bien sûr la parole. Si la culture doit jouer un certain rôle, elle n'explique pourtant pas l'émergence de cette remarquable faculté qui nous caractérise, en atteste l'incapacité des chimpanzés, élevés dans un environnement humain, à acquérir une quelconque compétence linguistique (Hayes & Nissen, 1971 ; Terrace et al., 1979). S'il n'existe probablement pas un gène unique du langage humain, des chercheurs ont identifié un premier candidat, le gène FOXP2 situé sur le chromosome 7, impliqué dans l'acquisition du langage articulé (Lai et al., 2001 ; Watkins et al., 2002 ; pour une revue, voir Marcus & Fischer, 2003). Au sein d'une même famille (KE), une mutation de ce gène chez des membres issus de trois générations successives a en effet résulté en un déficit développemental d'acquisition de la parole, caractérisé par des troubles sévères d'articulation (i.e. dyspraxie orofaciale, ou difficultés à coordonner les mouvements de la bouche et du visage ; Vargha-Khadem et al., 1995, 1998 ; Watkins et al., 2002) et des déficits purement grammaticaux (i.e. utilisation des temps verbaux, du genre et du nombre ; Gopnik, 1990 ; Gopnik & Crago, 1991) et linguistiques (e.g. décision lexicale, soit la capacité à distinguer un mot d'un pseudo-mot[1], lecture de pseudo-mots, compréhension de phrases à structure syntaxique complexe, etc. ; Vargha-Khadem et al., 1995, 1998). Confortant l'idée d'un trouble du langage et non d'un trouble purement moteur chez

[1] Un pseudo-mot est une chaîne de caractères respectant les règles phonotactiques de la langue mais ne possédant pas de représentation lexico-sémantique en mémoire. Il est généralement construit en changeant une ou plusieurs lettres d'un mot (e.g. cateau).

les membres de cette famille, de récentes études ont démontré l'existence d'anomalies cérébrales (i.e. réduction du volume de substance grise) dans le gyrus frontal inférieur, incluant notamment l'aire de Broca, mais aussi dans le noyau caudé et le cervelet (Belton et al., 2003 ; Vargha-Khadem et al., 1998), ou encore un déficit d'activation de l'aire de Broca lors de tâches de génération silencieuse de verbes (Liégeois et al., 2003). La question qui s'est alors posée était de déterminer si ce gène était unique à l'homme – et dans ce cas, quand est-il apparu – ou s'il était partagé par d'autres espèces – l'apparition du langage articulé peut-elle alors s'expliquer par sa mutation chez l'homme ? En réponse à cette question, des études ont rapporté la présence d'un tel gène, dont la version est à 93.5 % identique à la nôtre, chez la souris mais aussi chez le singe (Enard et al., 2002), pourtant incapables de parler. Alors, le fait que FOXP2 existe chez des animaux non dotés de la parole réfute-t-il l'idée qu'il soit impliqué dans l'émergence de cette faculté chez l'homme ? La comparaison des versions de ce gène chez la souris, le chimpanzé et l'homme a au contraire permis de démontrer qu'en dépit de sa longue conservation chez les vertébrés, le gène FOXP2 humain aurait subi trois mutations par rapport à celui de la souris et deux par rapport à celui du singe (Enard et al., 2002 ; Zhang et al., 2002). Ces deux dernières mutations seraient survenues suite à la séparation des lignées des hominidés et des chimpanzés dans les 200 000 dernières années, la plus récente étant estimée à pas moins de 100 000 ans (Enard et al., 2002). Il aurait donc suffi de deux mutations sur un gène, permettant un meilleur contrôle du larynx et de la bouche, pour que le langage articulé vienne aux humains il y a environ 200 000 ans. Le gène FOXP2 ne peut toutefois être considéré comme *le* gène du langage humain, d'autres gènes impliqués dans cette fonction restant encore indéniablement à découvrir.

Si la parole a effectivement émergé il y a 200 000 ans, comment alors expliquer le délai d'un à deux millions d'années qui la sépare des premières adaptations observées chez les hominidés, telles que l'augmentation de la taille du cerveau ?

Une première hypothèse prévoit que le langage articulé soit apparu de manière soudaine (Bickerton, 1995 ; Crow, 2002). Cette « *théorie du big bang* », souvent attribuée à Bickerton (1995), stipule que « le langage moderne, via l'émergence de la syntaxe, serait un évènement catastrophique survenu chez les premières générations d'*Homo sapiens sapiens* ». Crow (2002) propose même qu'une mutation génétique ait donné naissance à l'espèce *sapiens*, dotée de capacités cognitives originales telles que le langage moderne, l'asymétrie cérébrale ou encore la théorie de l'esprit. Selon Bickerton, ce scénario d'évolution permettrait de rendre compte du passage assez brusque du protolangage de l'enfant à un langage quasi adulte (au vocabulaire près). En outre, il pourrait expliquer la rapide évolution technique constatée autour de la transition *Homo*

erectus/Homo sapiens sapiens. Ainsi, le protolangage maîtrisé par l'*Homo erectus* lui aurait permis de construire des outils plus performants (e.g. hache biface symétrique) que les outils rudimentaires d'*Homo habilis.* Les limites de ce protolangage (i.e. absence de syntaxe, impossibilité d'exprimer des relations spatio-temporelles) l'auraient toutefois empêché de faire progresser sa production d'outils pendant près d'un million d'années. L'apparition du langage au sens moderne du terme chez l'*Homo sapiens sapiens* aurait en revanche constitué un élément déclencheur permettant des avancées technologiques remarquables, comme la fabrication d'outils et d'armes perfectionnés et l'apparition de l'art (e.g. peinture de Lascaux datées de 30 000 ans). Un important problème de concordance entre la date d'apparition présumée de l'espèce *sapiens* (entre -300 000 et -140 000 ans) et la transition technique (-40 000 ans) vient toutefois nuancer cette proposition. Il semble ainsi plus probable que le langage articulé ait favorisé ces progrès techniques, mais que d'autres facteurs, environnementaux par exemple, aient pu les déclencher.

Parmi les tenants de l'hypothèse d'une apparition rapide du langage articulé, certains proposent que la parole ait émergé à partir des vocalisations des primates (Cheney & Seyfarth, 1988, 1990 ; Ghazanfar & Hauser, 1999 pour une revue ; Hauser, 1998). Ainsi, les modifications de la bouche et du pharynx, couplées à une augmentation du volume cérébral, auraient conduit, il y a environ 100 000 ans, au contrôle volontaire des productions vocales qui étaient jusque là plutôt des cris instinctifs. Cette hypothèse a été formulée suite à l'observation que les primates non humains, dans leur habitat naturel, produisent des cris d'alerte distincts pour signaler la présence de prédateurs différents (e.g. aigle, léopoard, serpent), ces sons étant en outre associés à des comportements de fuite différents (e.g. se cacher dans les buissons à la vue d'un aigle, grimper dans les arbres face à un léopard etc. ; Cheney & Seyfarth, 1988 ; Seyfarth et al., 1980). Des travaux ont également démontré que les singes produisent des vocalisations distinctes en fonction de leur appréciation ou non de la qualité de la nourriture (Cheney & Seyfarth, 1988 ; Hauser, 1998 ; Zuberbuhler et al., 1999). Les auteurs ont alors suggéré que les vocalisations des primates non humains contiennent un aspect référentiel (i.e. capacité à se référer à des objets ou évènements de l'environnement ; Hauser, 1998 ; Seyfarth et al., 1980), formant les précurseurs des mots que nous utilisons pour communiquer. Dans cette optique, de telles vocalisations auraient bien plus en commun avec le langage humain que n'importe quel signal non vocal. Cette hypothèse semble confortée par les études ayant rapporté, chez les primates non humains, un biais hémisphérique en faveur de l'hémisphère gauche, dominant du langage humain, lors de la perception de vocalisations produites par des congénères (Hauser & Andersson, 1994 ; Petersen et al., 1984 ; Poremba et al., 2004), un développement plus important de la scissure sylvienne gauche (Heilbroner & Holloway, 1988 ; LeMay et Geschwind, 1975), ou encore l'existence de déficits de discrimination de ces cris suite à

des lésions du cortex auditif gauche (Heffner & Heffner, 1984). Toutefois, l'hypothèse d'une émergence du langage articulé à partir des vocalisations ne permet pas de rendre compte de l'aspect référentiel « au passé » et « au futur » caractérisant le langage humain. Le fait que les primates non humains ne puissent combiner leurs vocalisations pour former des propositions complexes semble également constituer une limite à ce postulat (Hauser, 1996).

MacNeilage (1998 ; MacNeilage & Davis, 2000, 2001) suppose quant à lui, dans sa *théorie du « cadre et du contenu » (« Frame/Content »)*, que la syllabe consonne-voyelle, forme centrale de la parole humaine, trouverait sa préfiguration évolutive dans les cycles de fermeture (consonnes) et d'ouverture (voyelles) alternés de la bouche, associés aux processus d'ingestion et de mastication de nourriture. L'auteur appuie notamment sa proposition sur le fait que les changements cérébraux associés au développement de la parole chez l'homme se sont produits dans ou à proximité de l'aire de Broca, dont le précurseur contrôle les mouvements d'ingestion de nourriture chez les mammifères. Les mouvements mandibulaires cycliques avaient donc pour première fonction de se nourrir, mais ils auraient ensuite acquis une valeur communicative (i.e. communication visuo-faciale) sous forme de claquements de langue et des lèvres (« lip-smacking ») et d'autres bruits produits par le jeu des structures buccales antérieures (les dents notamment). Puis, ces alternances d'ouverture et de fermeture auraient été associées à des vocalisations, pour former un « cadre » ou « squelette » protosyllabique (e.g. bababa), caractéristique du babillage chez les nourrissons (Davis & MacNeilage, 1995). Enfin, un « contenu », constitué de consonnes et de voyelles, aurait été inséré dans des cadres successifs, donnant naissance à des formes de type « bodega ». MacNeilage (1998) émet également des hypothèses au niveau anatomique et propose une implication notable des régions prémotrices latérales et médianes. Le cortex prémoteur latéral, incluant la région de Broca, serait crucial pour l'apprentissage du langage en permettant la répétition. Le cortex prémoteur médian (aire motrice supplémentaire, ou AMS, et cortex cingulaire) présiderait à la production du langage guidée par des stimuli internes (i.e. motivationnels). L'un des points forts de la proposition de MacNeilage réside dans son adéquation aux données issues de la neuropsychologie. Ainsi, le mutisme des patients porteurs d'une lésion de l'AMS, mais dont les capacités de répétition sont préservées, s'oppose aux déficits de répétition des patients souffrants d'une aphasie de Broca (Geschwind, 1968 ; Passingham, 1987**)**. Son modèle présente néanmoins des points de faiblesse. D'abord, l'articulation ne constitue pas le langage (Arbib, 2004), le scénario de MacNeilage n'apportant aucun élément sur l'évolution de la parole en tant que telle, et non comme la capacité à articuler des syllabes. En outre, l'auteur ne formule aucune hypothèse sur la manière dont les sons ont été associés à un sens pour former des mots. Enfin, ce modèle n'explique pas l'émergence de la capacité d'abstraction : les vocalisations diffèrent en effet du langage tel qu'il

est présent chez l'homme moderne en ce qu'elles véhiculent uniquement des émotions et états motivationnels liés à l'ici et maintenant, et ne semblent donc pas intrinsèquement symboliques.

A ces théories d'apparition soudaine du langage s'oppose une deuxième hypothèse, celle d'une *origine gestuelle*, selon laquelle le langage aurait évolué de manière graduelle et aurait été initialement basé sur les gestes manuels (Arbib, 2002, 2005 ; Armstrong et al., 1995 ; Armstrong, 1999 ; Corballis, 1992, 1999, 2002, 2003, 2005 ; Hewes, 1973 ; McNeill, 1992 ; Rizzolatti & Arbib, 1998). L'utilisation des gestes manuels plutôt que des vocalisations comme moyen de communication aurait été dictée par un meilleur contrôle cortical de la motricité manuelle, mais aussi par le caractère référentiel plus ouvert et la flexibilité des gestes manuels, en opposition à la rigidité du système de communication vocal. Dans ce sens, la parole, et non le langage en tant que tel, caractériserait et définirait la condition humaine (Corballis, 2005). Selon cette hypothèse, le passage à la bipédie aurait eu pour première conséquence de libérer les membres antérieurs et de les rendre disponibles pour la communication gestuelle. Pour Corballis (2002), l'un des avantages d'une communication manuelle plutôt que vocale aurait été de mieux se préserver d'éventuels prédateurs, d'alerter en silence les congénères de la présence d'un de ces prédateurs ou encore de traquer plus facilement les proies. Dans un second temps, le langage oral se serait à son tour développé, rendant ainsi les mains libres pour d'autres usages, tels que la fabrication et l'utilisation d'outils dont l'apparition est estimée à 2.5 millions d'années (Semaw et al., 1997). Les gestes auraient toutefois continué d'accompagner la parole, comme en atteste leur fréquente production lors de nos échanges verbaux quotidiens (Goldin-Meadow, 1999 ; Kendon, 1980). Confortant l'existence de liens étroits entre gestes et langage, la préférence pour la main droite, présente chez la majorité de la population (90 %), est associée à un contrôle hémisphérique gauche, dominant du langage (Corballis, 2003 ; Hewes, 1973 ; Knecht et al., 2000 ; Steklis & Harnad, 1976). Knecht et al. (2000) ont notamment démontré que l'incidence de l'asymétrie cérébrale gauche lors de la génération de mots est corrélée au degré de latéralité manuelle en faveur de la main droite. Les recherches ont par ailleurs révélé une préférence de la main droite dans la production des gestes communicatifs chez les sujets droitiers (Kimura, 1973), suggérant que le langage parlé et sa gestuelle soient contrôlés par un système commun latéralisé à gauche. Cette préférence manuelle est également constatée chez les adultes sourds pratiquant la langue des signes et chez les enfants (Bellugi, 1991 ; Blake et al., 1994). Les études menées chez les primates non humains ont de surcroît rapporté un biais en faveur du membre supérieur droit lors de la communication gestuelle (Hopkins & de Waal, 1995 ; Hopkins & Leavens, 1998 ; Hopkins & Cantero, 2003 ; Vauclair, 2004 ; pour une revue, voir Hopkins & Cantalupo, 2005). Aussi les chimpanzés utilisent-ils

préférentiellement leur patte droite pour quémander de la nourriture à l'expérimentateur, cet avantage étant renforcé lors de la production simultanée de vocalisations. Les gestes s'accompagnent également d'alternances du regard entre l'expérimentateur et la nourriture, indiquant qu'ils soient intentionnels et possèdent un caractère référentiel (Leavens et al., 1996 ; Leavens & Hopkins, 1998). Les auteurs (Hopkins & Leavens, 1998) n'ont enfin rapporté aucune corrélation entre les préférences manuelles lors de la réalisation de tâches motrices et lors de ces échanges, suggérant un avantage de la patte droite, et donc de l'hémisphère gauche, dans la fonction de communication, qui ne résulte pas simplement d'une spécialisation manuelle préexistante pour des fonctions à visée non communicative. Une asymétrie anatomique en faveur de l'hémisphère gauche a enfin été mise en évidence dans une zone homologue de l'aire de Broca chez les grands singes (Cantalupo & Hopkins, 2001) ; les auteurs ont alors suggéré que cette asymétrie soit associée à l'utilisation préférentielle de la patte droite lors de la production de gestes communicatifs, ayant probablement donné naissance à la dominance hémisphérique gauche pour le langage humain. Confortant cette hypothèse, Taglialatela et al. (2006) ont récemment mis en évidence, en IRM, un développement plus important d'une aire homologue de l'aire de Broca dans le gyrus frontal inférieur *gauche* chez les chimpanzés qui utilisaient leur membre supérieur droit pour communiquer. L'ensemble de ces données suggère donc une *prédisposition biologique en faveur de l'hémisphère gauche pour la communication gestuelle chez les primates non humains et humains*, précurseur probable du langage et de la préférence manuelle droite.

Corroborant encore l'hypothèse d'un langage gestuel ayant précédé le langage oral, les travaux menés sur la langue des signes utilisée par les malentendants ont démontré que ce système de communication était aussi sophistiqué sur le plan grammatical que le langage oral (Emmorey, 2002 ; Neidle et al., 2000). McNeill (1992) cite quant à lui le cas d'un patient ayant perdu le sens de la proprioception suite à une infection virale, qui, bien qu'il ait du réapprendre à réaliser les mouvements même les plus simples, continuait de produire des gestes manuels de manière spontanée lorsqu'il parlait. Ces comportements moteurs n'étaient en outre pas abolis lorsque les chercheurs l'empêchaient de voir ses propres mains ou lorsqu'il était conscient que celles-ci n'étaient pas accessibles visuellement à son interlocuteur. Pour McNeill (1992), « les mains seraient donc précisément liées à la parole », « les gestes ne constituant pas un fossile comportemental qui aurait été supplanté par le langage oral, mais un élément indispensable au langage ». Il considère que la parole n'aurait pu se développer sans les gestes et réciproquement. Au contraire, MacNeilage (1998 ; MacNeilage & Davis, 2001), s'il postule également une origine motrice du langage en termes de mouvements mandibulaires, rejette l'hypothèse d'une origine gestuelle, arguant que motricité manuelle et langage soient deux systèmes qui auraient évolué en parallèle mais sans y voir

de relation particulière entre les deux. Selon lui, la fonction de la motricité manuelle dans l'évolution serait limitée à la fabrication et l'utilisation d'outils, et les gestes auraient toujours été ce qu'ils sont aujourd'hui : un support ponctuant de l'articulatoire. En outre, il propose que ce transfert du gestuel au vocal sous-estimerait l'importance du contrôle volontaire de l'appareil phonatoire qui nous distingue des autres primates.

Comme nous l'avons décrit, la question de l'origine du langage humain est loin d'être résolue, les théories proposées pour rendre compte de son évolution étant diverses. S'il semble établi que le langage articulé a émergé récemment chez l'Homo sapiens sapiens, son évolution graduelle à partir des gestes manuels ou plus rapide à partir des vocalisations reste encore sujette à discussion. Dans ce travail destiné à révéler la dynamique des liens unissant le traitement des mots d'action et l'action elle-même, nous adopterons le point de vue selon lequel un langage manuel a probablement précédé le langage oral. Dans la suite, après avoir présenté les arguments en faveur de cette hypothèse, nous en détaillerons plus précisément les fondements en décrivant le scénario d'évolution du langage à partir des gestes manuels proposé par Corballis (1999, 2002, 2003).

I. L'origine gestuelle du langage

Il est remarquable et presque banal de constater que les échanges verbaux chez l'homme s'accompagnent de gestes. Ces gestes manuels semblent ainsi étroitement corrélés au langage humain, formant une composante visuelle qui fournit un complément ou un supplément d'information aux locuteurs (Corballis, 1999 ; Goldin-Meadow et al., 1993 ; Goldin-Meadow, 1999 ; McNeill, 1992). En l'absence de stimulus sonore, l'on se surprend en effet à jauger l'intensité du discours d'un individu en évaluant l'amplitude et la fréquence de ses gestes. La présence de tels gestes coverbaux dans toutes les langues et cultures (Feyereisen & de Lannoy, 1991 ; Iverson & Goldin-Meadow, 1998), mais aussi avant le développement du langage chez les enfants (Acredolo, 1988 ; Bates, 1976), laisse penser qu'il s'agisse là de l'expression d'un lien enraciné entre motricités manuelle et orofaciale. Quelle est donc la place de la motricité manuelle dans l'évolution du langage et dans l'apparition du langage verbal ?

I.1. Les arguments

Un premier argument en faveur de l'existence de liens étroits entre langage et motricité manuelle est apporté par la démonstration, chez les primates humains et non humains, de représentations corticales des mouvements manuels et oraux adjacentes, ou se recouvrant partiellement, dans les régions frontales et pariétales, à savoir le cortex moteur primaire (M1), le cortex prémoteur ventral (PM), le sillon intrapariétal et les aires pariétales inférieures (Cavada, 2001 ; Matelli & Luppino, 2001 ; Rizzolatti et al., 1988). En outre, les troubles apraxiques (i.e. troubles de la réalisation de gestes dirigés vers des objets ou de gestes symboliques) surviennent principalement suite à des lésions hémisphériques gauches, la co-occurrence avec les troubles aphasiques (i.e. linguistiques) étant fréquente (Bell, 1994 ; De Renzi et al., 1980 ; Goldenberg, 2001 ; Haaland et al., 2000). Alors, le fait de tirer la langue lors de la réalisation d'un travail manuel requérant une grande précision manuelle, co-activation des motricités manuelle et orofaciale retrouvée chez le chimpanzé (Waters & Fouts, 2002), est-il uniquement le fruit d'une organisation anatomique particulière, ou faut-il y voir les traces d'une fonction commune, vestige d'une communication tant manuelle que vocale ?

Les études comportementales s'étant attachées, depuis les années 70, à révéler les liens unissant les gestes et le développement précoce du langage fournissent un élément de réponse. Elles ont ainsi

démontré que *chaque évènement marquant du développement linguistique qui se produit entre 6 et 30 mois est précédé ou accompagné de gestes spécifiques* (Bates & Snyder, 1987 ; Iverson et al., 1994 ; Iverson & Thelen, 1999 ; Locke et al., 1995 ; Masataka, 2001 ; voir Bates & Dick, 2002 pour une revue). D'abord, le babillage, caractérisé par la production de segments répétés de type consonne-voyelle (e.g. bababa) et se produisant entre 6 et 8 mois chez les nourrissons, s'accompagne de mouvements rythmiques de battement des mains (Locke et al., 1995 ; Petitto & Marentette, 1991 ; Petitto et al., 2001, 2004). Entre 8 et 10 mois, le développement d'une nouvelle capacité linguistique, la compréhension de mots, est corrélé à la production de gestes déictiques (i.e. gestes de pointage d'une entité dans l'espace environnant, McNeill, 1992 ; Bates, 1979 ; Bates & Snyder, 1987). Des études ont par ailleurs décrit un retard d'apparition de ces deux fonctions chez des enfants accusant un retard mental (syndrome de Williams et syndrome de Down ; Singer et al., 1997) ou un retard d'acquisition du langage parlé (Thal & Bates, 1988 ; Thal & Tobias, 1994), et chez des enfants cérébro-lésés (Dall'Oglio et al., 1994). Plus tard, entre l'âge de 12 et 18 mois, les enfants commencent à nommer les objets de leur environnement, et produisent parallèlement des actions simples associées à ces objets (e.g. porter une tasse à la bouche ; Iverson & Goldin-Meadow, 2005). Iverson et Goldin-Meadow (2005) ont notamment révélé que les gestes étaient produits en moyenne trois mois avant les premiers mots, suggérant que *le développement du répertoire lexical de l'enfant dépende du répertoire gestuel préexistant*. Les résultats d'études menées chez des enfants souffrant de retard mental (Singer et al., 1997), d'autisme (Happé & Frith, 1996) ou porteurs de lésions (Dall'Oglio et al., 1994 ; Marchman et al., 1991) ont là encore rapporté que la production des mots ne se développe qu'une fois que les gestes correspondants ont été produits. Ensuite, dès l'âge de 18 à 20 mois, les premières combinaisons de deux mots sont formées, précédées ou accompagnées d'associations de gestes et de mots isolés (e.g. pointage lors de la dénomination ; Goldin-Meadow & Butcher, 2003 ; Iverson & Goldin-Meadow, 2005 ; Shore et al., 1984). L'âge auquel les enfants produisent ces associations de gestes, à caractère informatif supplémentaire plus que complémentaire, et de mots prédit d'ailleurs l'âge auquel ils produiront leurs premières combinaisons de mots (Goldin-Meadow & Butcher, 2003 ; Iverson & Goldin-Meadow, 2005). Une « explosion » de la grammaire survient enfin vers l'âge de 24-30 mois, corrélée à la capacité des enfants à se remémorer ou à imiter des séquences arbitraires d'actions manuelles (Bauer et al., 1998, 2000).

En résumé, avant le développement des capacités linguistiques, les gestes se présentent d'abord comme le moyen pour l'enfant de communiquer l'information qu'il ne peut exprimer verbalement (Iverson & Goldin-Meadow, 2005). Ils viennent ensuite accompagner les premiers mots, fournissant une information redondante à celle donnée oralement (e.g. pointage vers un objet tout en le

nommant), mais aussi supplémentaire (e.g. pointage vers un objet tout en produisant le mot « donne » ; Goldin-Meadow, 1999). Iverson et Goldin-Meadow (2005) ont alors suggéré que *les gestes facilitent l'apprentissage du langage : le développement gestuel ne précèderait pas seulement, mais prédirait aussi le développement linguistique*.

Mais comment les gestes peuvent-ils faciliter l'apprentissage ? Comment expliquer le fait, par exemple, qu'un instituteur, qui produit des gestes lorsqu'il apprend une tâche à ses élèves, a de grandes chances de les voir produire eux-mêmes ces gestes et apprendre plus facilement à résoudre cette tâche (Singer & Goldin-Meadow, 2005) ? Goldin-Meadow et Wagner (2005) ont formulé l'hypothèse selon laquelle les gestes et la parole seraient ancrés dans un système de communication unique, dans lequel la production de gestes accompagnant la parole allègerait la charge cognitive, les ressources pouvant alors être allouées à d'autres tâches. Confortant cette hypothèse, des études ont démontré que le pointage améliore les performances des enfants lors de tâches verbales de comptage (Alibali & DiRusso, 1999 ; Graham, 1999), mais aussi que les performances de rappel de mots sont meilleures chez des enfants (mais aussi chez des adultes) ayant expliqué un problème mathématique en produisant des gestes par rapport à ceux qui n'en produisaient pas (Goldin-Meadow et al., 2001).

L'ensemble de ces données recueillies auprès des enfants suggère donc que gestes et langage partagent des liens étroits, témoins probables de l'existence d'un système précurseur commun aux motricités manuelle et orofaciale. Dans ce sens, les gestes ne formeraient pas simplement une composante accessoire du langage, mais au contraire, « ils serviraient de repère sur la route du langage, tant aux points de vue ontogénique que phylogénique » (Goldin-Meadow, 1999).

Mais si la production gestuelle est corrélée au développement linguistique au cours de l'enfance, les gestes jouent-ils également un rôle à l'âge adulte, lorsque les performances verbales sont établies ? Les études comportementales menées chez les adultes sains et cérébro-lésés ont permis d'apporter une réponse affirmative à cette question (Driskell & Radtke, 2003 ; Goldin-Meadow, 1998 ; Goldin-Meadow et al., 1992 ; Iverson & Goldin-Meadow, 1998 ; Perry et al., 1992). Aussi est-il surprenant de constater que deux personnes non-voyantes présentent de tels comportements moteurs au cours d'une conversation, alors même qu'elles sont parfaitement conscientes que l'autre ne peut accéder à ces stimuli visuels (Iverson & Goldin-Meadow, 1998). Ces observations suggèrent que l'expérience visuelle des gestes d'autrui ne soit pas nécessaire à la production des gestes coverbaux, mais qu'au contraire, *ces gestes soient ancrés dans les processus linguistiques* (McNeill, 1992). Les études ayant comparé le langage oral et la langue des signes pratiquée par les

personnes malentendantes rapportent également des liens étroits entre gestes et langage. Ainsi, des déficits de traitement de la langue des signes ont été observés suite à des lésions des régions connues pour être impliquées dans le traitement du langage oral (i.e. régions frontales inférieures et temporales supérieures gauches ; Hickok et al., 1996, 1998 ; Poizner et al., 1987). Des activations corticales communes, latéralisées à gauche, ont également été mises en évidence lors de la perception de la parole chez les locuteurs sains et des gestes composant la langue des signes chez les sourds (Corina et al., 1992 ; McGuire et al., 1997 ; McSweeney et al., 2002 ; Neville et al., 1998 ; Soderfeldt et al., 1997). Etoffant ces données, des études ont révélé que les enfants nés sourds de parents entendants, non exposés à la langue conventionnelle des signes, inventent un système de communication gestuelle qui possède les propriétés fondamentales du langage oral, mais qui diffère des gestes spontanés utilisés par leurs mères pour communiquer avec eux (Goldin-Meadow & Feldman, 1977 ; Goldin-Meadow & Mylander, 1983, 1998). L'émergence spontanée d'un langage basé sur les signes chez les personnes sourdes suggère donc que la communication gestuelle soit aussi « naturelle » chez l'homme que le langage oral (Corballis, 2005). Corroborant cette hypothèse, les nourrissons nés sourds ou entendants exposés très tôt au langage des signes passent par les mêmes étapes d'acquisition que les enfants qui apprennent à parler, « babillant » silencieusement avec leurs mains (Petitto & Marentette, 1991 ; Petitto et al., 2001, 2004). Selon Goldin-Meadow et ses collègues (1996, 1999), les gestes manuels acquerraient donc des propriétés grammaticales spécifiques au langage uniquement lorsque la communication orale serait abolie (i.e. langue des signes conventionnelle chez les sourds, et système gestuel non conventionnel chez les enfants sourds nés non exposés à un modèle de langage). A l'inverse, les gestes associés à la parole n'auraient que peu de valeur communicative propre, mais permettraient d'exprimer les pensées et idées non facilement verbalisables des locuteurs. Cette interprétation s'inscrit dans le débat suscité depuis quelques années quant à la fonction communicative ou non des gestes coverbaux lors de la compréhension du langage. Pour certains en effet, les gestes et le langage seraient intimement corrélés, de sorte que les premiers influenceraient la perception du second, même aux stades les plus précoces du traitement (Kelly et al., 1999 ; Kendon, 1994 ; McNeill, 1992). Pour d'autres en revanche, les deux fonctions reposeraient sur des systèmes indépendants, arguant que la relation gestes-langage soit triviale, les gestes n'apportant qu'un supplément d'information une fois les stimuli verbaux traités (Feyereisen et al., 1988 ; Krauss, 1998 ; Krauss et al., 1991, 2000). Un certain nombre d'études est toutefois venu supporter la première interprétation, en rapportant une influence de la perception de gestes coverbaux sur la compréhension verbale (Alibali et al., 1997 ; Driskell & Radtke, 2003 ; Goldin-Meadow et al., 1992 ; Kelly & Church, 1997 ; Kelly et al., 2004 ;

McNeill et al., 1994). Il semble donc que l*e destinataire d'un message se base à la fois sur la production verbale et les gestes de son interlocuteur pour le comprendre* (McNeill, 1992).

Si la question des liens entre gestes et compréhension du langage reste encore controversée, l'influence de ces comportements moteurs sur la production verbale fait en revanche l'objet d'un consensus. Des études ont en effet démontré que la production de gestes affectait la production linguistique, à la fois chez les sujets sains et chez les patients aphasiques (Beattie & Coughlan, 1999 ; Beattie & Shovelton, 2000 ; Driskell & Radtke, 2003 ; Hadar et al., 1998 ; Kelly et al., 2004 ; Morsella & Krauss, 2005 ; Rauscher et al., 1996). Rauscher et collègues (1996) ont par exemple examiné les performances de participants sains devant décrire des images se référant à des actions, alors qu'ils étaient autorisés ou non à produire des gestes manuels durant leur explication. Ils ont démontré une diminution de la fluence verbale lorsqu'aucun geste n'était réalisé, suggérant que l'absence de gestes rende l'accès lexical plus difficile. Cet effet était d'ailleurs similaire à celui observé lorsque la tâche de récupération lexicale était rendue plus complexe en demandant aux sujets de produire des mots rares ou inhabituels. Confortant l'idée d'une corrélation forte entre gestes et récupération lexicale, une récente étude a mis en évidence une augmentation de l'activité électromyographique (EMG) des muscles de l'avant-bras lors de l'identification de mots concrets à partir de leurs définitions (Morsella & Krauss, 2005). Sur le plan neuropsychologique, Hadar et al. (1998) ont rapporté que les patients aphasiques souffrant principalement de déficits de production verbale tendaient à produire plus de gestes que les sujets sains lors d'une tâche de description d'images. Autrement dit, le déficit lexical s'accompagnait d'une augmentation compensatoire de la production de gestes, suggérant là encore que les gestes assistent la récupération lexicale. Hanlon et al. (1990) ont quant à eux décrit une amélioration des performances de patients aphasiques dans une tâche de dénomination d'images, lorsque ces patients étaient entraînés à produire des gestes de pointage vers ces objets avant de les nommer. L'ensemble de ces résultats suggère donc que *la production de gestes coverbaux facilite la récupération lexicale en mémoire*, hypothèse confortée par le fait que nous tendons généralement à exécuter de nombreux gestes en cas de difficultés à produire rapidement un mot (e.g. phénomène du mot « sur le bout de la langue » ; Butterworth & Beattie, 1978 ; Christenfeld et al., 1991 ; Dittmann & Llewelyn, 1969 ; Freedman & Hoffman, 1967 ; Hadar & Butterworth, 1997).

Les études menées chez les enfants et les adultes révèlent donc que les gestes spontanés produits lors de tout échange verbal constituent des entités à part entière de la conversation et non simplement des accessoires, « fossiles comportementaux ayant été supplantés par le langage oral » (McNeill, 1992). Ces gestes coverbaux, dont la fonction communicative est encore

controversée, jouent en effet un rôle capital dans le développement du langage chez l'enfant, mais aussi dans le traitement des stimuli linguistiques à l'âge adulte. Comme l'a suggéré McNeill (1992), « ignorer les gestes serait comme ignorer une partie de la conversation ». L'homme serait donc prédisposé à communiquer avec des gestes manuels, renforçant l'hypothèse qu'une communication manuelle ait précédé l'apparition du langage oral. Dans la suite, nous présenterons les fondements de cette hypothèse, et particulièrement le scénario d'évolution proposé par Corballis (1999, 2002, 2003).

I.2. Evolution du langage à partir des gestes manuels

Bien qu'elle ne fasse pas l'unanimité auprès des linguistes et des anthropologues, probablement en raison du fait que nous ne possédons pas de preuve directe que nos ancêtres communiquaient avec des gestes, l'idée que le langage humain au sens moderne du terme ait évolué à partir des gestes manuels n'est pas récente et a été proposée maintes fois (Armstrong, 1999 ; Armstrong et al., 1995 ; Corballis, 1992, 1999, 2002, 2003, 2005 ; Hewes, 1973 ; Kimura, 1993). Ainsi, Bonnot de Condillac, philosophe français (1715-1780), suggérait déjà au 18ème siècle, qu'un « langage naturel » ait été progressivement transformé en une « langue d'action ». Un cri perçant provoqué par la présence d'un prédateur (langage naturel) serait associé à la présence de ce prédateur et reproduit hors de son contexte pour évoquer chez un congénère l'image mentale du prédateur (langue d'action). Hewes (1973) a repris cette hypothèse et suggéré que la transition du langage gestuel au langage parlé, provoquée par le rythme accéléré de croissance culturelle, se soit produite tardivement au cours du paléolithique moyen, soit il y a une bonne centaine de milliers d'années (ceci impliquerait donc que Néanderthal et les premiers *Homo sapiens sapiens* aient utilisé essentiellement des systèmes de communication gestuels).

Mais comment expliquer que le langage parlé ait évolué à partir de la motricité manuelle et non des vocalisations ? Pour Corballis (1999, 2002, 2003), le meilleur contrôle cortical des mouvements manuels que des vocalisations chez les primates non humains aurait constitué une pré-adaptation des hominidés à communiquer avec leurs mains. Aussi, bien que les singes puissent adapter leurs cris en fonction de la situation (Cheney & Sefarth, 1988 ; Hauser et al., 1993), il y a fort à penser que ces comportements ne soient pas sous contrôle volontaire, mais reflètent simplement les variations de leur état émotionnel (Tomasello & Call, 1997). Corballis cite ainsi Goodall (1986) pour qui « la production de sons en l'absence d'état émotionnel approprié semble être une tâche impossible à réaliser chez les singes ». Ceci expliquerait notamment les échecs répétés des

tentatives des chercheurs à apprendre à parler aux singes (Hayes, 1952 ; Terrace et al., 1979), en opposition aux meilleures performances obtenues lorsqu'on leur apprenait à communiquer avec des signes manuels ou encore des symboles visuels (Gardner & Gardner, 1969 ; Miles, 1990 ; Patterson, 1978 ; Savage-Rumbaugh et al., 1998 ; Terrace et al., 1979). Savage-Rumbaugh et ses collègues (1993 ; Savage-Rumbaugh & Lewin, 1994) ont toutefois rapporté le cas du fameux singe Kanzi, capable d'utiliser un clavier composé de signes verbaux arbitraires ou « lexigrammes », et même de comprendre quelques mots de la langue anglaise, alors que les chercheurs avaient vainement tenté d'enseigner ces tâches à sa mère. Si les auteurs suggèrent que Kanzi ait développé une sorte de syntaxe, ils soulignent néanmoins que celle-ci, très rudimentaire, n'ait rien en commun avec la syntaxe gouvernant les règles de production de notre langage.

Les primates non humains ne peuvent donc contrôler volontairement leurs vocalisations ; en revanche, ils utilisent un répertoire large de gestes manuels dans la vie sauvage mais aussi en captivité (Tanner & Byrne, 1996 ; Tomasello et al., 1997), ces gestes impliquant pour la plupart des échanges interindividuels. En ce sens, ils peuvent donc être considérés comme proches du langage humain, en regard de leurs vocalisations qui ne sont pas spécifiquement dirigées vers autrui. Ces vocalisations diffèrent par ailleurs du langage en ce qu'elles véhiculent uniquement des émotions et états motivationnels liés à l'ici et maintenant (sous contrôle des aires cingulaires), s'apparentant plus à nos propres vocalisations, telles que rires, pleurs ou cris, qu'aux mots que nous utilisons pour communiquer. Au vu de ces données, Corballis (2002) a alors suggéré que l'ancêtre commun des hommes et des chimpanzés possédait un répertoire fixe de cris, probablement similaire à celui des singes d'aujourd'hui, mais que ces cris n'auraient pas constitué une base solide à l'émergence de la communication intentionnelle. Au contraire, le système gestuel, plus flexible, aurait pu, au cours de l'évolution, remplir cette fonction chez nos ancêtres. Plus précisément, Corballis insiste sur le fait que ce système gestuel ne constituait pas une adaptation en soi à la vie des primates non humains, les mains étant principalement utilisées pour la locomotion, le maintien de la posture et la vie dans les arbres. Mais il aurait joué un rôle capital chez les premiers hominidés dont les mains auraient été libérées de la locomotion grâce à la bipédie. Ainsi, au moment de la séparation entre les lignées des hominidés et des primates non humains, datant approximativement de 4 à 6 millions d'années, la bipédie serait apparue chez l'homme, accroissant l'opportunité de s'exprimer avec des gestes manuels. Les gestes manuels auraient alors constitué un moyen pratique de montrer un objet ou évènement, le mouvement de pointage étant, encore aujourd'hui, le premier geste produit par les nourrissons. La bipédie aurait également pu élargir le répertoire préexistant des gestes, ayant conduit Donald (1991) à suggérer que la communication des premiers hominidés était basée sur le mime. Cet appariement entre production et perception des gestes, tout autant que la préadaptation

au contrôle volontaire des membres supérieurs, constitueraient alors des éléments favorisant le développement d'un système de communication intentionnelle manuel plutôt que vocal chez nos ancêtres.

Le « saut » de la main à la phonation aurait ensuite nécessité, outre les adaptations mentionnées au début de cette introduction (i.e. augmentation de la taille du cerveau, abaissement du larynx etc.), un contrôle intentionnel des vocalisations, que Corballis attribue au développement de l'aire de Broca, l'une des régions cérébrales de production du langage. Confortant cette hypothèse, Holloway (1983) a rapporté l'existence, chez l'*Homo habilis* vivant il y a environ 2 millions d'années, d'une asymétrie d'une région du lobe frontal correspondant à l'aire de Broca en faveur de l'hémisphère gauche, dominant du langage. Comme l'avait déjà mentionné Hewes (1973), un point quelque peu problématique reste pourtant à élucider : pourquoi, à un moment donné de l'évolution, les vocalisations ont-elles prédominé et donné naissance à un langage parlé ? Corballis cite pour premier avantage la nécessité de communiquer dans le noir, à de longues distances ou encore en l'absence de contact visuel direct avec autrui (mais voir Dunbar, 2003, pour une discussion). Mais nos ancêtres auraient surtout pu apprendre verbalement à leurs congénères comment fabriquer et utiliser les outils tout en mimant les actions correspondantes, donnant probablement naissance à une pédagogie sophistiquée. Cet abandon des gestes manuels à des fins de communication aurait alors été compensé par une implication croissante des gestes orofaciaux dans cette fonction. Ces gestes orofaciaux se seraient ensuite progressivement enrichis de sons vocaux, permettant de distinguer des gestes identiques et donc d'augmenter le répertoire des individus. Enfin, le langage parlé aurait totalement remplacé les gestes manuels et orofaciaux en tant que moyen de communication, et serait devenu autonome de sorte que nous puissions communiquer sans contact visuel direct, comme à la radio ou au téléphone (Corballis, 1999). Comme nous l'avons mentionné dans la première partie de ce chapitre, la composante motrice manuelle initialement dévolue à la communication persisterait toutefois, nos échanges verbaux étant ponctués de gestes à caractère informatif (Goldin-Meadow, 1999). Par ailleurs, Corballis (2002, 2005) suggère que l'émergence de la parole constitue plus une invention culturelle qu'une adaptation biologique transmise génétiquement. Il est ainsi probable qu'elle soit apparue de manière graduelle en Afrique après la naissance de l'*Homo sapiens sapiens* il y a 170 000 à 50 000 ans. Ces Hominidés, forts de leur technologie sophistiquée, auraient alors migré en Europe, conduisant à l'extinction des Néanderthaliens. Cet avantage technologique leur aurait été conféré, non par une augmentation de la taille du cerveau ni par une intelligence supérieure, mais par le passage d'un langage manuel à un langage oral, grâce auquel ils auraient pu fabriquer de leurs mains des armes et des outils, et apprendre verbalement l'utilisation de ces outils à autrui.

I.3. Conclusion

Un scénario d'évolution progressive des gestes manuels vers le langage parlé semble envisageable (Corballis, 2005 ; Gentilucci & Corballis, 2006). Les changements nécessaires à l'émergence du langage oral se seraient produits tardivement au cours de l'évolution, soit durant les 100 000 dernières années. Attendu que le langage ne soit probablement pas apparu si tard ni de manière soudaine, tout laisse penser que la communication de nos ancêtres était initialement basée sur les gestes manuels puis orofaciaux, les sons vocaux ayant été graduellement introduits pour finalement devenir le principal moyen de communication. Cette prédominance de la communication vocale sur la communication manuelle aurait donné naissance à un essor technologique sans précédent, ayant permis à l'*Homo sapiens sapiens* de supplanter ses ancêtres. En dépit du caractère attrayant de cette hypothèse d'une origine motrice du langage, aucune preuve directe d'une communication purement manuelle ne peut pourtant être apportée. Dans les années 90, cette hypothèse a toutefois trouvé un écho chez les chercheurs en neurosciences cognitives, avec la découverte, dans le cortex prémoteur de singe, des « neurones miroir » (di Pellegrino et al., 1992 ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a). La suite de cette introduction sera consacrée à la description de ces neurones, dont les auteurs supposent qu'ils constituent le fondement du langage humain (Rizzolatti & Arbib, 1998). Nous nous attacherons également à présenter les preuves de l'existence d'un tel « système miroir » chez l'homme.

II. Le « système miroir »

II.1. Les neurones miroir chez le singe

Dans les années 90, l'hypothèse d'une origine motrice du langage a été remise au goût du jour et créditée par la découverte, par Rizzolatti et son groupe à l'université de Parme, des neurones dits « miroir » dans le cerveau des macaques (di Pellegrino et al., 1992 ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a). En ce qu'elle constitue une base neurophysiologique potentielle à l'émergence du langage humain, cette découverte a révolutionné le monde des neurosciences contemporaines.

> *"The discovery of mirror neurons is the single most important "unreported" story of the decade. I predict that mirror neurons will do for psychology what DNA did for biology: they will provide a unifying framework and help explain a host of mental abilities that have hitherto remained mysterious and inaccessible to experiments". (Ramachandran, 2000).*

Chez le singe, le cortex prémoteur latéral, désigné sous le nom d'aire 6 de Brodmann (BA 6), comprend, dans sa partie rostro-ventrale, une aire corticale particulièrement intéressante de par ses propriétés motrices (80 % de ses neurones) mais aussi visuelles (20 %), l'aire F5 (Matelli et al., 1985). Cette aire, directement connectée au cortex moteur primaire (F1 ou M1), code les mouvements de la main et de la bouche de manière somatotopique[2] : les mouvements manuels sont représentés dans sa partie dorsale et les mouvements buccaux dans la partie plus ventrale (Gentilucci et al., 1988 ; Hepp-Reymond et al., 1994 ; Kurata & Tanji, 1986 ; Rizzolatti et al., 1981, 1988). F5 constitue, avec l'aire intrapariétale (AIP), située dans la partie la plus rostrale de la berge latérale du sillon intrapariétal, l'un des éléments clés de la transformation visuo-motrice chez le singe (Figure 2.1) : en transformant les propriétés visuelles des objets en patterns moteurs, ces aires permettent aux singes d'interagir de manière appropriée avec ces objets de leur environnement (Arbib et al., 2000 ; Arbib, 2002, 2005 ; Fagg & Arbib, 1998 ; Jeannerod et al., 1995 ; Rizzolatti et al., 1988 ; Taira et al., 1990).

[2] La somatotopie désigne la représentation du corps, point par point, par des éléments nerveux discrets au sein d'une structure nerveuse. Elle permet au système nerveux de discriminer spatialement les messages sensitifs qu'il reçoit, ainsi que de commander précisément différents segments corporels.

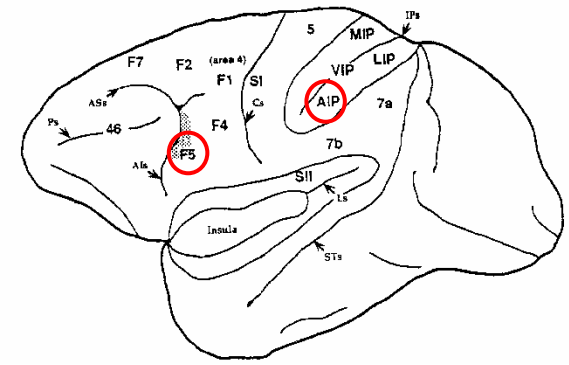


Figure 2.1 : ***Vue latérale de l'hémisphère gauche du cerveau de singe***. Les aires frontales agranulaires sont classées selon Matelli et al. (1985). AIP, aire intrapariétale ; Als, sillon arqué inférieur ; Ass, sillon arqué supérieur ; Cs, sillon central ; IPs, sillon intrapariétal ; LIP, aire intrapariétale latérale ; Ls, sillon latéral ; MIP, aire intrapariétale médiane ; PS, sillon principal ; SI, aire somatosensorielle primaire ; SII, aire somatosensorielle secondaire ; STs, sillon temporal supérieur ; VIP, aire intrapariétale ventrale. IPs et Ls ont été « dépliés » pour distinguer les différentes aires qui les composent. *Pris de Rizzolatti et al. (1996a).*

L'une des caractéristiques fondamentales des neurones de l'aire F5 est qu'ils déchargent sélectivement lors de la réalisation d'actions dirigées vers un but, tels que la saisie ou encore la manipulation d'objets (Jeannerod et al., 1995 ; Rizzolatti et al., 1988). En outre, la plupart de ces neurones sont activés indépendamment de l'effecteur utilisé (main droite, main gauche ou bouche) pour réaliser le but de l'action (e.g. saisie). En revanche, ils ne déchargent pas lorsque les mêmes effecteurs sont utilisés dans un but différent (e.g. pousser les objets). Par ailleurs, la majorité des neurones de F5 spécifient la manière d'atteindre le but visé, c'est-à-dire le type de configuration manuelle utilisé pour interagir avec les objets. Les mouvements de préhension sont en effet réalisés de différentes façons selon la taille de l'objet cible : la saisie d'un petit objet nécessite la formation d'une « pince de précision » (i.e. opposition du pouce et de l'index), celle d'un objet de taille moyenne d'une « pince avec les doigts » (ou « finger prehension », i.e. opposition du pouce et de tous les autres doigts), et celle d'un objet plus volumineux d'une « pince à pleine main » (ou « whole hand », i.e. flexion de tous les doigts autour de l'objet ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti & Gentilucci, 1988). Certains neurones de F5 sélectifs de la saisie par exemple codent ainsi pour un type particulier de préhension (e.g. pince de précision) et ne déchargent que si la saisie de l'objet fait appel à ce type de préhension. En fonction de l'action pour laquelle ils codent, les neurones de F5 ont été classés en plusieurs catégories, les principales étant les neurones « de préhension avec la main », les neurones de « préhension avec la main et la bouche », les neurones « holding » (i.e. pour tenir), les neurones de « manipulation » et enfin les neurones « tearing » (i.e. pour déchirer).

Compte tenu de l'ensemble des propriétés motrices de ces neurones, Rizzolatti et ses collègues (1988) ont proposé que l'aire F5 contienne une sorte de « *vocabulaire des actions* » (Arbib, 1981), dont les populations de neurones constitueraient les « mots ». Certains mots détermineraient le type d'action à effectuer (i.e. préhension, manipulation etc.), d'autres spécifieraient la manière la plus appropriée d'interagir avec l'objet cible (i.e. pince de précision, avec les doigts etc.). Autrement dit, l'aire F5 stockerait des « actions potentielles », ayant conduit les auteurs à suggérer

que l'activation de ses neurones ne conduise pas nécessairement à une action, mais évoque la représentation interne de cette action (Jeannerod, 1994 ; Rizzolatti & Fadiga, 2004).

Mais la découverte cruciale et inattendue, qui a réellement bouleversé le monde des neurosciences, est qu'une partie des neurones de F5 (20 %) possède, outre les propriétés motrices décrites ci-dessus, des propriétés visuelles. Deux classes de neurones sont distinguées : les « *neurones canoniques* » et les *« neurones miroir »*. Après avoir brièvement introduit les propriétés visuelles des neurones canoniques, nous nous attarderons plus longuement sur celles des neurones miroir.

II.1.1 Les neurones canoniques

La première classe de neurones visuo-moteurs de F5 est constituée par les neurones canoniques, dont l'activité est déclenchée à la fois lors de l'exécution de mouvements manuels et lors de la simple présentation d'objets dont la taille est compatible avec le type de préhension codés par les neurones (Jeannerod et al., 1995 ; Murata et al., 1997). Par exemple, un neurone canonique codant la saisie de petits objets nécessitant la formation d'une pince de précision décharge lorsque le singe observe simplement ces mêmes objets, et quand bien même aucun mouvement de saisie ne serait ensuite produit. Les auteurs ont alors proposé que ces neurones canoniques représentent la description, en termes moteurs, des objets présentés (Murata et al., 1997) : autrement dit, ils coderaient les « affordances » des objets (i.e. propriétés des objets saillantes pour toute action dont ils sont la cible ; Gibson, 1979). Chaque fois qu'un objet serait présenté, ses caractéristiques visuelles seraient automatiquement « transcrites » en *actions potentielles*, celles-ci reflétant la description « pragmatique » de l'objet (i.e. comment le saisir).

II.1.2. Les neurones miroir

La deuxième classe de neurones visuo-moteurs de F5 décharge non seulement lorsque le singe exécute des actions, mais aussi lorsqu'il *observe un autre singe ou même l'expérimentateur effectuer la même action* (di Pellegrino et al., 1992 ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a). L'action observée semblant refléter, *comme dans un miroir*, la représentation motrice de la même action chez l'observateur, les auteurs ont donné à ces neurones le nom de « *neurones miroir* ». Ainsi, lorsqu'un morceau de nourriture ou un objet quelconque est saisi par l'expérimentateur

devant le singe, une décharge des neurones miroir, similaire à celle observée lorsque le singe saisit lui-même la nourriture ou l'objet, se produit (Figure 2.2.a). Contrairement aux neurones canoniques, la simple présentation d'objets tridimensionnels ne suffit pas à activer les neurones miroir, suggérant qu'ils soient particulièrement sensibles à l'*interaction directe entre la main et l'objet*. Enfin, si les premières études ont rapporté une absence de réponse des neurones miroir lors de l'observation de la saisie d'un objet avec une pince (Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a ; Figure 2.2.b), une étude récente est venue nuancer ces résultats en démontrant que les neurones miroir répondaient à l'observation d'actions réalisées avec un outil en contrepartie d'un entraînement suffisamment long des singes à observer ces actions (Ferrari et al., 2005). Il faut enfin noter que des neurones « mirror-like », possédant les mêmes propriétés visuelles que celles des neurones miroir mais pas de propriétés motrices, ont également été décrits (Gallese et al., 1996). Aussi ces neurones répondent-ils à l'observation de mouvements réalisés par un congénère ou l'expérimentateur, mais ne sont pas activés lorsque le singe effectue lui-même ces actions.

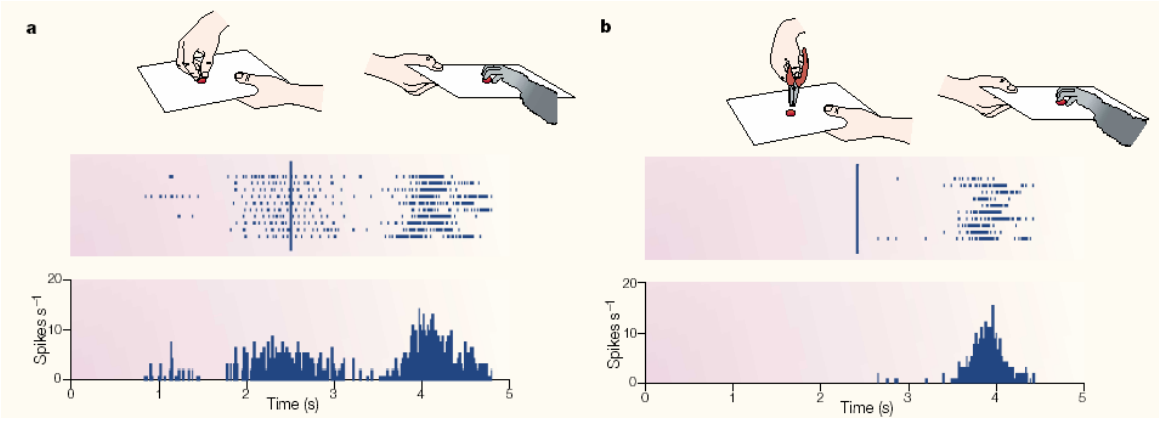


Figure 2.2 : ***Réponses visuelle et motrice d'un neurone miroir.*** Les conditions expérimentales sont représentées dans la partie supérieure de chaque panneau. La partie inférieure représente les « rasters » correspondants ainsi que les histogrammes de réponse aux stimuli. Les rasters correspondent aux décharges neuronales (un point désigne un potentiel d'action) au fil des essais (axe horizontal). Ces rasters sont alignés avec le moment où l'expérimentateur touche la nourriture avec la main ou la pince (trait vertical). **(a)** L'expérimentateur saisit, avec la main, un morceau de nourriture placé sur la table devant le singe, et le tend au singe qui le saisit à son tour. Le neurone décharge lors de l'observation du mouvement de saisie, cesse de répondre lorsque la nourriture est déplacée jusqu'au singe et décharge à nouveau lorsque le singe effectue lui-même l'action. **(b)** L'expérimentateur saisit cette fois la nourriture avec une pince. La séquence des évènements est ensuite la même qu'en (a). Ici, le neurone ne décharge pas lorsque le singe observe l'action, mais est activé lorsque le singe réalise le mouvement (mais voir Ferrari et al., 2005). *Pris de Rizzolatti et al. (2001).*

Dans une série d'expériences visant à tester les propriétés visuelles « complexes » des neurones miroir chez le singe, Gallese et collaborateurs (1996) ont démontré que le mime d'actions (i.e. saisie en l'absence d'objet ou sans atteindre l'objet), ou encore les mouvements sans signification (e.g.. lever les bras) et à connotation émotionnelle (e.g. menacer les singes) n'activaient pas ces neurones. Ils ont également rapporté une décharge des neurones miroir lorsque le singe, ayant préalablement

vu l'expérimentateur déposer un objet sur une table, saisissait cet objet dans le noir (sans contrôle visuel), écartant l'idée que l'activation des neurones résulte d'une activité purement visuelle liée à la vue de sa main en mouvement (Rizzolatti et al., 1996a).

Les auteurs ont par ailleurs démontré l'existence d'une congruence, plus ou moins prononcée, entre l'activité des neurones miroir lors de l'observation et de l'exécution d'actions (di Pellegrino et al., 1992 ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a). Selon le degré de congruence, on distingue ainsi les neurones « strictement congruents » et les neurones « congruents au sens large ». Les neurones miroir strictement congruents, représentant environ 30 % de l'ensemble des neurones miroir, possèdent des propriétés motrices et visuelles très spécifiques. Ils sont activés lorsque l'action exécutée et l'action observée sont purement identiques en termes de but (saisie ou manipulation) et d'atteinte de ce but (pinces de précision, avec les doigts etc. ; Figure 2.3.a). Les neurones congruents au sens plus large, constituant la majorité des neurones miroir (60 %), sont quant à eux recrutés sans que l'action observée et l'action exécutée soient parfaitement identiques. Certains, codant pour l'exécution d'un type spécifique d'action (saisie *ou* manipulation) avec un type particulier de pince (pince de précision *ou* avec les doigts *ou* à pleine main), déchargent lors de l'observation des mêmes actions (saisie *ou* manipulation) mais réalisées avec des pinces différentes (pince de précision *et* à pleine main ; Figure 2.3.b). D'autres sont activés à la vue de diverses actions (saisie *et* manipulation) alors qu'ils codent la réalisation d'un seul type d'actions (saisie *ou* manipulation). Enfin, la dernière catégorie de neurones congruents au sens large semble activée par le but de l'action observée quels que soient les moyens mis en œuvre pour la réaliser. Par exemple, ces neurones déchargent lors de l'exécution de mouvements de préhension manuels mais lors de l'observation de mouvements de préhension avec la main et la bouche par l'expérimentateur. Environ 10 % des neurones miroir ne présentent aucune congruence entre les actions exécutées et observées.

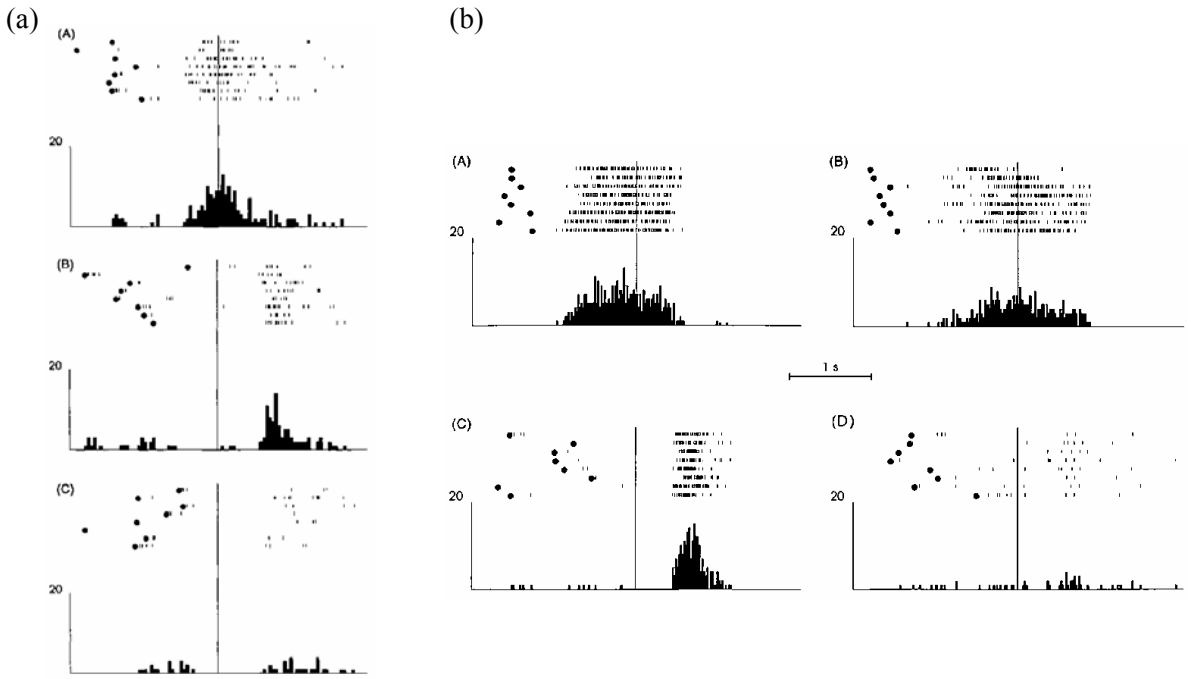


Figure 2.3 : **(a)** ***Exemple d'un neurone miroir « strictement congruent ».*** **(A)** L'expérimentateur récupère, avec l'index, un morceau de nourriture placé dans un trou dans la table. **(B)** Le singe réalise la même action exactement de la même manière. **(C)** Le singe saisit cette fois la nourriture avec une pince de précision. En (A), les rasters sont alignés avec le moment où l'expérimentateur touche la nourriture (trait vertical). En (B) et (C), ils sont alignés avec le moment où le singe découvre la nourriture qu'il devra saisir (ouverture d'une boîte placée devant lui et dans laquelle est placé le morceau de nourriture). Notez que la décharge du neurone se produit lorsque les actions observée et exécutée par le singe sont strictement identiques. Si le type de pince utilisé pour réaliser le mouvement est quelque peu différent de celui utilisé lors de l'action observée, le neurone reste silencieux (C). **(b)** ***Exemple d'un neurone miroir de saisie « congruent au sens large »***. **(A)** L'expérimentateur saisit un morceau de nourriture avec une pince de précision. **(B)** L'expérimentateur saisit la nourriture avec une pince « à pleine main ». **(C)** Le singe saisit le morceau de nourriture avec une pince précision. **(D)** Le singe saisit la nourriture avec une pince « à pleine main ». Lors de l'exécution des actions par le singe, le neurone miroir présente une très grande spécificité pour le type de pince utilisé. Lors de l'observation en revanche, la spécificité est moindre. *Pris de Gallese et al. (1996).*

Pour résumer les données présentées jusqu'ici, les neurones miroir constituent, avec les neurones canoniques, une classe particulière de neurones de l'aire F5 possédant des propriétés à la fois motrices et visuelles. Sur le plan moteur, les deux classes de neurones codent l'exécution d'actions spécifiques, telles que les mouvements de saisie avec la main ou avec la bouche, ayant conduit les auteurs à considérer F5 comme un « dictionnaire des actions ». Sur le plan visuel, alors que les neurones canoniques déchargent à la simple vue d'objets tridimensionnels, codant les aspects pragmatiques de l'action, les neurones miroir sont activés lors de l'observation d'actions dirigées vers une cible, codant le contenu de l'action. En outre, la majorité des neurones miroir présentent une sélectivité de réponse plus ou moins prononcée : les neurones strictement congruents ne déchargent que lorsque les actions observées sont en tout point similaires aux représentations motrices codées par les neurones, tandis que les neurones congruents au sens plus large répondent à l'observation d'un ensemble plus diversifié d'actions.

Les recherches ultérieures ont rapporté la présence de neurones miroir, outre dans F5, dans le cortex pariétal du cerveau simien, et plus particulièrement dans l'aire pariétale postérieure PF (aire 7b), située dans la partie rostrale du lobule pariétal inférieur (Fogassi et al., 2005 ; Gallese et al., 2002). Ces neurones possèdent les mêmes propriétés visuo-motrices que ceux décrits dans F5. Les aires PF et F5 étant connectées réciproquement (Rizzolatti et al., 1988), il a été proposé qu'elles appartiennent à un *circuit de reconnaissance des actions*. Ce circuit serait complété par le sillon temporal supérieur (STS), connecté à l'aire PF, et dont Perrett et ses collègues ont démontré qu'il était impliqué dans la reconnaissance des stimuli biologiques en mouvement (i.e. mains, visages ou corps tout entier ; Perrett et al., 1989 ; Perrett & Emery, 1994 ; voir aussi Jellema et al., 2002). De manière intéressante, la décharge des neurones du STS n'est présente que lorsque les mouvements de ces stimuli biologiques sont associés à des actions dirigées vers une cible, coïncidant ainsi avec les propriétés visuelles des neurones miroir. Certains neurones du STS répondent en effet à la vue d'une main saisissant un objet, et non lorsque la main se contente simplement d'approcher l'objet. La présence de propriétés visuelles et non motrices de codage des actions dans le STS n'est donc pas sans rappeler les propriétés des neurones « mirror-like » de l'aire F5, qui déchargent uniquement lorsque le singe observe, et n'exécute pas, des actions transitives.

Ces trois régions corticales chez le singe – F5, dans le cortex prémoteur ventral, PF, dans le cortex pariétal postérieur, et STS, dans le cortex temporal supérieur – à travers leurs propriétés fonctionnelles et leur connectivité, semblent donc former un circuit de codage des actions intentionnelles. Mais quel est le rôle fonctionnel des neurones miroir ?

II.1.3. Rôle fonctionnel des neurones miroir

Le cortex prémoteur simien (BA 6) contenant des neurones activés avant même le début de l'exécution des mouvements (« neurones de préparation motrice » ou « set-related neurons » ; Alexander & Crutcher, 1990 ; Kurata & Wise, 1985 ; Rizzolatti et al., 1990 ; Weinrich & Wise, 1982), l'hypothèse d'un rôle des neurones miroir dans la préparation motrice semble tout à fait plausible. Aussi, lorsqu'un singe observe une action (e.g. la saisie de nourriture), l'on peut penser qu'il se prépare automatiquement à réaliser la même action, lui permettant d'être aussi rapide que possible face à d'éventuels compétiteurs. Toutefois, Rizzolatti et ses collègues rejettent cette interprétation, attendu que la décharge des neurones miroir lors de l'observation d'actions n'est pas

nécessairement suivie de l'exécution de ces actions, censées être activement préparées (Gallese et al., 1996a ; Rizzolatti et al., 2001). De surcroît, les neurones miroir cessent de décharger lorsque la nourriture ou l'objet manipulé par l'expérimentateur est déplacé et mis à la disposition du singe. Si ces neurones étaient effectivement liés à la préparation motrice, le taux de décharge ne devrait-il pas plutôt se renforcer lors de la phase précédant l'exécution du mouvement ?

Une interprétation plus convaincante du rôle fonctionnel des neurones miroir a été proposée par Jeannerod (1994, 2001), pour qui ces neurones « représenteraient » implicitement les actions. Il fait l'hypothèse que le système moteur appartienne à un réseau de *simulation* activé dans une variété de tâches liées à l'action, que celle-ci soit exécutée, observée ou encore imaginée. L'activation des représentations motrices lors de l'observation d'actions effectuées par autrui contribuerait ainsi à l'apprentissage moteur mais aussi à la compréhension de ces actions. D'une part, l'observation d'actions conduirait à la simulation du « contenu technique » des actions, permettant à l'observateur d'apprendre à les répliquer (Jeannerod, 1994). Jeannerod cite ainsi l'exemple de l'apprentissage par imitation, dans lequel un élève apprend à jouer d'un instrument de musique en observant son professeur. L'imitation, initialement définie par Thorndyke (1898), requiert de l'élève qu'il se représente les actions du professeur : l'action codée visuellement doit être transformée en un pattern moteur identique dans le répertoire moteur de l'observateur, qui pourra ensuite jouer lui-même de l'instrument. Les neurones recrutés lors de cette transformation sensori-motrice seraient alors les mêmes que ceux activés plus tard lors de la planification et la préparation de l'action. Il faut ici préciser que cette interprétation s'applique à l'homme mais pas aux singes, incapables d'imiter des actions complexes ou possédant des capacités d'imitation limitées (Ferrari et al., 2006 ; Myowa et al., 2004 ; Tomasello et al., 1987, 1993a). D'autre part, l'observation d'actions conduirait l'observateur à utiliser une stratégie implicite pour se « mettre à la place » de l'agent, lui permettant de comprendre le sens de l'action observée, d'en appréhender les conséquences, et donc de prédire le comportement d'autrui (Gallese & Goldman, 1998 ; Jeannerod, 2001). En ce sens, cette « théorie de la simulation » s'apparente à la « théorie de l'esprit », désignant la capacité d'un individu à se représenter les états mentaux d'autrui (Gallese & Goldman, 1998 ; Goldman, 1989, 2000 ; Goldman & Gallese, 2000). *L'observation d'actions activerait donc des mécanismes neuronaux identiques à ceux recrutés lors de l'exécution ou de l'imagination de ces actions*.

Rizzolatti et son groupe ont repris et développé l'interprétation de Jeannerod (1994) en insistant sur le fait que les neurones miroir formeraient un *système d'appariement entre observation et exécution des actions principalement impliqué dans la compréhension des actions*, à savoir la capacité de former une description interne de l'action dans le but d'organiser le comportement futur de manière appropriée (Gallese, 2000, 2001, 2004 ; Gallese et al., 1996, 2004 ; Rizzolatti et al.,

1996a, 2001 ; Rizzolatti & Craighero, 2004 ; Rizzolatti & Fadiga, 2004). Autrement dit, *la compréhension des actions effectuées par autrui reposerait sur la « résonance » de ces actions dans le système moteur de l'observateur*. Lorsqu'un individu effectue une action, il connaît d'avance les conséquences motrices de cette action ; les neurones miroir permettraient d'étendre cette connaissance aux actions exécutées par les congénères. Selon cette « *hypothèse d'appariement direct* », lorsque les singes observent un autre singe ou l'expérimentateur réaliser une action appartenant à leur propre répertoire moteur, la représentation de cette action serait automatiquement activée dans leur cortex prémoteur, sans pour autant être exécutée. Cette représentation motrice, conforme à celle activée lors de l'exécution réelle de l'action, leur permettrait d'accéder au sens de l'action observée et de réagir de manière appropriée.

De récentes études sont venues conforter l'hypothèse motrice de la perception de l'action en démontrant une activation des neurones miroir dans des conditions, non testées jusque là, où le but de l'action devait être inféré par les singes (Umiltà et al., 2001), ou encore lorsque cette action était définie non plus visuellement mais de manière auditive (Keysers et al., 2003 ; Kohler et al., 2002).

- *Les neurones miroir et l'inférence du but de l'action*

Umiltà et collaborateurs (2001) ont examiné la réponse des neurones miroir lorsque la partie finale de l'action observée était cachée mais que les singes pouvaient prédire son but. Dans la vie quotidienne, nous comprenons en effet les actions d'autrui quand bien même la cible de l'action ne serait pas visible. Prenons l'exemple d'une personne réalisant un mouvement de préhension vers une bibliothèque : même si nous ne voyons pas les livres qui y sont déposés, nous pouvons prédire le but de l'action effectuée, à savoir saisir un livre. La finalité d'une action peut donc être inférée sans que toute l'information visuelle relative à cette action soit disponible chez l'observateur. Umiltà et al. (2001) ont alors postulé que si les neurones miroir jouaient effectivement un rôle dans la reconnaissance et la compréhension des actions, ces neurones devraient être activés même lorsque seule la partie initiale d'une action est visible. Deux conditions principales ont été testées : dans l'une, les singes observaient des actions, réalisées par l'expérimentateur, dans leur version intégrale ; dans l'autre, ils observaient les mêmes actions mais dont la partie finale était cachée (i.e. après que le singe ait vu l'expérimentateur placer l'objet sur la table, l'expérimentateur plaçait un panneau opaque devant cet objet afin que la partie finale de l'action ne soit pas visible). Des conditions « factices » ont également été testées, à savoir le mime de l'action (en absence d'objets) dans sa partie totale ou partielle. Les auteurs ont démontré que les neurones miroir enregistrés dans

F5 déchargeaient à la fois lorsque l'action transitive observée était vue dans sa partie intégrale et sa partie initiale seulement. Ces neurones n'étaient par contre pas activés si le singe avait pu voir au préalable qu'aucun objet n'était placé derrière le panneau. L'ensemble de ces résultats révèle donc que les neurones miroir sont capables de *générer une représentation motrice de l'action observée* même lorsque la partie la plus cruciale de cette action (i.e. interaction entre la main et l'objet) est cachée et doit être inférée. En outre, ils constituent un argument fort contre l' « hypothèse visuelle » de la compréhension des actions, selon laquelle ce processus reposerait uniquement sur l'analyse visuelle des différents éléments composant ces actions, n'impliquant de fait aucune activité motrice.

- *Les neurones miroir audio-visuels*

Dans une série d'expériences, Kohler et ses collègues (2002) ont quant à eux enregistré l'activité des neurones miroir de F5 lorsque des singes observaient des actions « sonores » (e.g. casser une cacahuète, déchirer un morceau de papier) ou écoutaient simplement les sons associés à ces actions. Les résultats ont montré que la plupart des neurones miroir répondant à l'observation d'actions déchargeaient aussi lors de l'écoute des sons uniquement. La présentation de sons non-liés à des actions (e.g. bruits blancs, cris de singes) n'évoquait en revanche aucune activation de ces neurones (Figure 2.4.a). L'observation des mêmes actions en l'absence de sons correspondants (modalité visuelle uniquement) déclenchait également l'activité de certains neurones. Enfin, les auteurs ont rapporté que ces neurones miroir étaient capables de discriminer deux actions quelle que soit leur modalité de présentation (Figure 2.4.b), confortant l'idée d'une représentation d'un vocabulaire des actions dans F5. Autrement dit, les neurones miroir coderaient le but des actions à un niveau abstrait et activeraient la représentation interne de ces actions que celles-ci soient exécutées ou perçues de manière visuelle et/ou auditive.

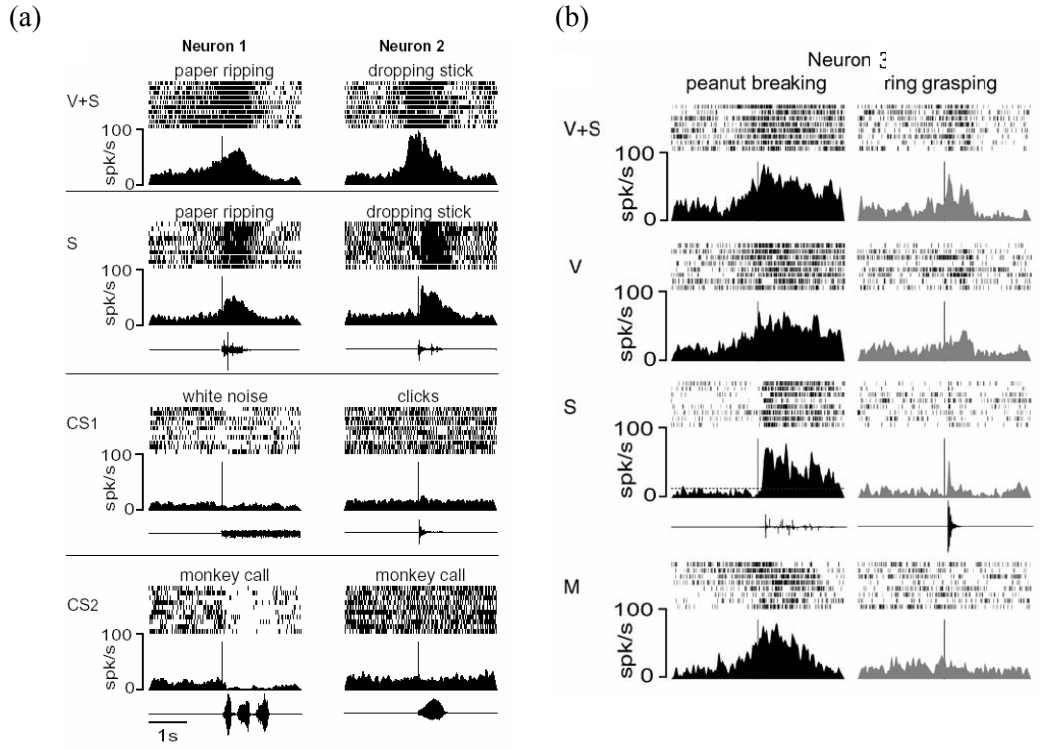


Figure 2.4 : ***Les neurones miroir audio-visuels.*** **(a)** Le neurone 1 décharge à la fois lors de l'observation de l'action « sonore » de « déchirer du papier » (paper ripping ; V+S) et lors de l'écoute seule du son associé à cette action (S). Ce neurone reste en revanche silencieux lors de l'écoute de sons contrôles tels qu'un bruit blanc (CS1) et un cri de singe (CS2). Le même résultat est présenté pour le neurone 2 qui décharge spécifiquement lors de l'observation et de l'écoute de l'action « laisser tomber une baguette ». Le trait vertical correspond au moment de présentation du son. Pour chaque condition, les rasters ainsi que les densités de pics sont présentés. Pour les conditions S et contrôle, les oscillogrammes des sons présentés sont illustrés. **(b)** Le neurone 3 est un exemple de neurone miroir permettant de discriminer deux actions quelle que soit leur modalité de présentation (visuelle et auditive, V+S ; visuelle, V : auditive, S ; motrice, M). Ce neurone présente ainsi une décharge maximale pour l'action de « casser une cacahuète », que cette action soit exécutée, vue et/ou entendue. Son activité est par contre diminuée pour l'action, exécutée, vue et/ou entendue de « saisir un anneau ». *Pris de Kohler et al. (2002).*

La découverte de ces « *neurones miroir audio-visuels* » permet donc de suggérer que l'activité des neurones miroir de F5 soit corrélée à la *compréhension du sens de l'action* plutôt qu'aux stimuli caractérisant cette action (Kohler et al., 2002 ; Rizzolatti & Fadiga, 2004). Ainsi, que ces stimuli soient visuels ou auditifs, dès lors qu'ils précisent le sens de l'action observée, les neurones miroir sont activés. Dans cette optique, elle supporte également l'hypothèse, que nous décrirons ultérieurement, du système miroir comme fondement du langage humain (Rizzolatti & Arbib, 1998). Le langage humain est en effet principalement transmis par les sons verbaux, et la découverte de neurones miroir chez le singe répondant aux sons associés à des actions, si elle ne permet pas à elle seule de rendre compte du développement du langage parlé, démontre que les singes possèdent un accès auditif à la représentation des actions. Bien avant que le langage humain ne se développe, les primates semblaient donc pré-adaptés pour associer des sons aux actions, et même comprendre le but de ces actions uniquement à partir de l'écoute de ces sons.

Jusqu'à présent, seule l'existence de neurones miroir impliqués dans la reconnaissance des actions manuelles a été démontrée. Pourtant, la reconnaissance des actions orofaciales étant de première importance dans les interactions sociales, l'observation de neurones miroir répondant à l'observation d'actions de la bouche apporterait une crédibilité supplémentaire à l'hypothèse de liens étroits entre système miroir et langage.

- *Les neurones miroir « de la bouche »*

Comme nous l'avons décrit au début de ce chapitre, une partie des neurones de F5 code les actions exécutées avec la bouche, et il était logique de se demander si les propriétés visuelles des neurones miroir s'étendaient également à l'observation d'actions réalisées par cet effecteur. Récemment, une telle population de neurones miroir a été décrite dans la partie la plus latérale de l'aire F5 (Ferrari et al., 2003). La majorité de ces neurones (85 %), appelés « neurones miroir transitifs de la bouche », décharge lorsque le singe exécute et observe des actions buccales d'ingestion d'objets (e.g. saisir, mordre, lécher). Ainsi, certains neurones répondent à la fois lorsque l'expérimentateur et le singe saisissent un morceau de nourriture avec la bouche, alors que d'autres répondent à l'exécution et à l'observation d'actions de succion. Conformément aux neurones miroir « de la main », le mime des actions ou encore la simple présentation des objets n'activent pas les neurones miroir « de la bouche ». En outre, la congruence entre les patterns de réponse pour l'action observée et l'action exécutée est plus ou moins stricte, à savoir qu'environ 40 % des neurones « transitifs » de la bouche déchargent lorsque les deux actions sont purement identiques, alors que 60 % d'entre eux présentent un degré de congruence plus faible (i.e. ils sont activés lors de l'observation d'actions différentes de celles qu'ils codent sur le versant exécutif).

Les auteurs ont par ailleurs démontré qu'un petit pourcentage de neurones miroir de la bouche (15 %) déchargeait durant l'observation d'actions *communicatives non transitives*. Ces « neurones miroir communicatifs » ou « intransitifs » sont activés lorsque le singe observe l'expérimentateur réaliser, dans sa direction, des mouvements affiliatifs (e.g. lip-smacking) nécessitant des configurations de la bouche proches de celles adoptées pour la réalisation des mouvements codés par ces neurones (e.g. protusion des lèvres). La congruence entre les actions observées et exécutées semble cependant plus complexe et beaucoup moins stricte que celle caractérisant les neurones « transitifs ». La plupart des neurones enregistrés codaient en effet pour l'exécution d'actions transitives mais répondaient à l'observation d'actions communicatives. Une certaine correspondance a toutefois été notée entre les deux modalités, avec par exemple des neurones

activés durant l'observation de mouvements de protrusion de la langue ou des lèvres et de l'exécution de ces mêmes protrusions de la langue ou de mouvements de préhension avec les lèvres respectivement. La difficulté d'évoquer de tels mouvements communicatifs chez le singe lors des enregistrements neuronaux pourrait également rendre compte de la faible proportion de neurones présentant une congruence stricte entre les actions observées et réalisées.

L'existence de neurones miroir « communicatifs », dans une aire corticale (F5) initialement dévolue à l'expression et à la reconnaissance des actions dites « froides » et non émotionnelles, a alors conduit les auteurs à penser que les singes étaient capables, même sommairement, de contrôler volontairement (et non émotionnellement) l'émission de signaux à l'intention d'autrui, *processus nécessaire à toute communication volontaire* (Ferrari et al., 2003). Il n'a pourtant pas fallu attendre la publication de ces derniers résultats pour que l'idée d'une contribution du système miroir à la communication volontaire émerge dans l'esprit des chercheurs.

II.2. Le système miroir et le langage

En 1998, tournant décisif dans l'étude de l'évolution du langage, Rizzolatti et Arbib ont proposé que le système miroir représente le substrat neurophysiologique à partir duquel le langage humain aurait évolué. Les neurones miroir pourraient ainsi nous éclairer sur les fondements cognitifs du langage en constituant l'essence même de notre capacité à comprendre les actions effectuées par autrui, fondement de toute relation sociale. Les auteurs ont postulé que les neurones miroir permettraient d'établir un lien entre l'auteur et le destinataire d'un message, prérequis nécessaire à l'émergence de toute communication volontaire (Liberman et al., 1967 ; Liberman & Mattingly, 1985, 1989 ; Liberman, 1993 ; Liberman & Whalen, 2000 ; Studdert-Kennedy, 2000). Ainsi, comme l'avait proposé Alvin Liberman dans la « *théorie motrice de la perception du langage* » :

« Dans toute communication, l'auteur et le destinataire doivent être unis par une compréhension commune de ce qui est important ; ce qui compte pour l'auteur doit compter pour le destinataire, sans quoi la communication ne peut s'établir. En outre, les processus de perception et de production doivent être liés ; leurs représentations doivent être, en un certain sens, identiques. »

Rizzolatti et Arbib (1998) ont alors suggéré que les neurones miroir représentent ce lien de parité crucial permettant aux protagonistes de reconnaître ce qui fait sens au-delà de la forme. Bien que la

fonction première de ces neurones soit d'accéder à la signification des actions d'autrui, ce système serait dévolu à la communication volontaire et constituerait le fondement du langage humain. Autrement dit, la capacité des hommes à communiquer par-delà les autres primates dépendrait d'une *évolution progressive du système miroir dans sa globalité*. Confortant leur hypothèse, de nombreux auteurs s'accordent à penser que la partie rostrale du cortex prémoteur ventral de singe (F5), dans laquelle ont été enregistrés les premiers neurones miroir, soit l'homologue simien de l'aire de Broca chez l'homme, connue pour son rôle primordial dans les fonctions linguistiques. Ces deux aires corticales sont en effet situées dans la partie inférieure de l'aire 6 de Brodmann (Campbell, 1905 ; Passingham, 1993 ; von Bonin & Bailey, 1947) et présentent une localisation similaire dans le cortex frontal agranulaire. En outre, de nombreuses similitudes cytoarchitectoniques ont été relevées entre l'aire 44 de Brodmann, formant la partie caudale de l'aire de Broca, et l'aire F5 (Galaburda & Pandya, 1982 ; Petrides & Pandya, 1994 ; Preuss et al., 1996 ; von Bonin & Bailey, 1947 ; Figure 2.5). Le fait que l'aire de Broca contienne, tout comme F5, une représentation motrice de la main (Binkofski et al., 1999ab ; Bonda et al., 1994 ; Decéty et al., 1994 ; Uozimi et al., 2004) fournit également des arguments en faveur de l'hypothèse d'une homologie fonctionnelle entre les deux aires. Une étude récente de Petrides et al. (2005) vient toutefois remettre en question ces données. Les auteurs ont ainsi démontré l'existence d'une aire 44 chez le singe, similaire à l'aire 44 humaine en termes cytoarchitectoniques (i.e. dysgranulaires), située rostralement par rapport à l'aire F5 (agranulaire). Sa stimulation électrique conduit en outre à des réponses orofaciales, propriété partagée par l'aire de Broca. Petrides et collègues (2005) ont alors suggéré que l'aire de Broca chez l'homme ait évolué à partir d'une aire simienne, l'aire 44, et non l'aire F5, contrôlant la musculature orofaciale et probablement d'autres actions liées à la communication. Au cours de l'évolution du langage, l'aire de Broca aurait ensuite contrôlé les aspects moteurs de la parole. Le rôle, s'il en est un, de l'aire 44 simienne dans le système miroir reste encore à démontrer.

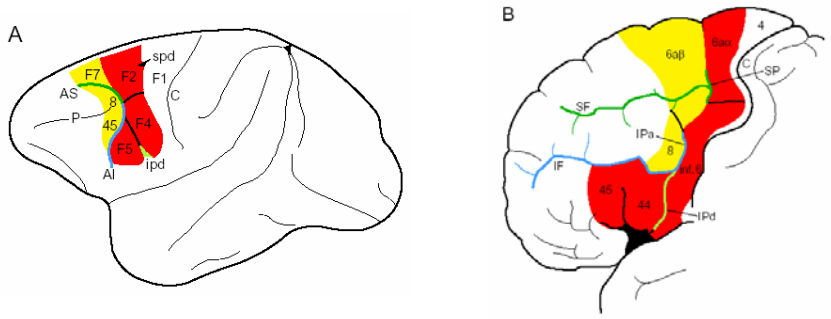


Figure 2.5 : ***Carte cytoarchitectonique de la partie caudale du lobe frontal gauche du cerveau de singe et homologies avec le cortex frontal de l'homme.*** **(A)** *Parcellisation du cortex pré-arqué et du cortex frontal agranulaire dans le cerveau du singe.* AI, sillon arqué inférieur ; AS, sillon arqué supérieur ; C, sillon central ; ipd, « *dimple* » précentral inférieur ; P, sillon principal ; spd, « *dimple* » précentral supérieur. **(B)** *Parcellisation de la région du cortex frontal humain définie comme le « cortex précentral intermédiaire » par Campbell (1905).* La terminologie proposée par Foerster (1936) et Vogt et Vogt (1926) a été adoptée pour désigner les aires du cerveau humain. C, sillon central ; IF, sillon frontal inférieur ; IPa et IPd, sillons précentraux inférieurs ascendant et descendant ; SF, sillon frontal supérieur ; SP, sillon précentral supérieur. Les couleurs similaires en (A) et (B) indiquent des homologies anatomiques et fonctionnelles. La couleur jaune représente les homologies liées au comportement d'orientation ; la couleur rouge définit les homologies liées aux interactions avec le monde extérieur. L'homologue humain du sillon arqué chez le singe serait formé par SF, SP, IF et IPa. L'équivalence entre IPd humain et simien est supportée par le fait que le sillon marque la limite entre les aires 6 et 44 chez l'homme, et entre F4 et F5 chez le singe. *Pris de Rizzolatti & Arbib (1998).*

Une question intrigante a alors brûlé les lèvres de bon nombre de chercheurs : la découverte des neurones miroir dans une aire cérébrale chez le singe qui pourrait être le précurseur de l'une des aires du langage chez l'homme est-elle une pure coïncidence ?

Rizzolatti et Arbib (1998) arguent au contraire que, loin d'être purement un hasard, cette homologie traduirait le *rôle fondamental du système miroir dans le développement de la communication intentionnelle, et plus particulièrement du langage humain. Le langage se serait ainsi développé suite à la mise en place, dans l'aire « ancestrale » de l'aire de Broca commune aux primates humains et non humains, d'un mécanisme initialement destiné à la reconnaissance des actions d'autrui*. Lorsqu'un individu réalise ou observe une action, ses aires prémotrices sont activées. Une série de mécanismes d'inhibition entre alors en jeu pour empêcher l'observateur d'imiter l'action de l'acteur. Cependant, dans les situations où l'action observée présente un intérêt majeur pour l'observateur, une prémisse de mouvement peut être déclenchée par son cortex prémoteur, et reconnue ensuite par l'acteur. Le comportement des deux protagonistes est alors affecté : l'acteur identifie une intention dans le mouvement de l'observateur, et réciproquement, celui-ci relève que sa réponse motrice *involontaire* influence le comportement de l'acteur. Le développement, chez l'observateur, de la capacité à *contrôler son système miroir* serait alors crucial pour émettre *volontairement* un signal, un dialogue entre l'acteur et l'observateur pouvant dès lors être établi. Ce dialogue serait au cœur même du langage.

Dans la suite, nous décrirons les scénarii d'évolution du langage humain à partir du système miroir (Rizzolatti & Arbib, 1998 ; Arbib, 2002, 2004), dans lesquels le rôle capital des actions manuelles dans l'émergence de la parole est souligné.

De l'action à la parole

Si, comme le suggèrent Rizzolatti et Arbib (1998), le système des neurones miroir permet de combler le « fossé » séparant la reconnaissance des actions et la communication intentionnelle, la question qui se pose dès lors est de déterminer quels gestes étaient utilisés dans le but de communiquer chez les primates : étaient-ce les gestes manuels ou orofaciaux ?

Les auteurs postulent que, bien que les primates utilisent majoritairement les gestes orofaciaux pour communiquer d'individu à individu, l'émergence du langage humain ne résulterait pas d'une évolution directe de ces gestes, suivie d'une étape d'introduction d'un système de vocalisations. Au contraire, ils proposent un *rôle crucial d'un système de communication brachio-manuelle venu compléter, à une étape clé de l'évolution, le système orofacial*. L'un des avantages de la communication gestuelle manuelle aurait été d'introduire un troisième élément dans la communication, initialement limitée à deux protagonistes par les gestes orofaciaux. L'auteur d'un message aurait par exemple pu indiquer au destinataire la présence d'un troisième interlocuteur ou d'un objet, et même décrire certaines de leurs caractéristiques. Mais l'association des gestes manuels aux gestes orofaciaux aurait également permis aux vocalisations d'acquérir une plus grande importance, et notamment un aspect référentiel « ouvert » en opposition au système « fermé » (i.e. limité) des gestes orofaciaux. En effet, alors que les sons liés aux gestes orofaciaux n'auraient que peu de valeur communicative, associés aux gestes manuels, ils permettraient de fournir un supplément d'information (e.g. « être apeuré » pour les sons associés aux gestes orofaciaux vs. « être plus apeuré » pour les sons associés aux gestes manuels). Un objet ou évènement décrit avec des gestes manuels (e.g. grand objet associé à des gestes manuels amples) aurait alors pu s'accompagner de vocalisations spécifiques (e.g. voyelle « a »). En outre, si ces vocalisations avaient toujours été associées aux mêmes évènements extérieurs (e.g. grand objet associé à une grande ouverture de la bouche et à la voyelle « a », vs. petit objet, faible ouverture de la bouche et voyelle « i »), un vocabulaire primitif de sons possédant un sens précis aurait pu se développer. Ce changement de statut de la vocalisation se serait alors accompagné de modifications et d'adaptations de son contrôle au niveau cérébral. Dans le système de communication orofaciale, l'ajout de sons véhiculait essentiellement des émotions et états émotionnels, renforçant simplement

le sens convié par les expressions et gestes faciaux. A ce stade, la vocalisation était donc sous contrôle des centres primitifs émotionnels localisés dans les régions médianes du cerveau (i.e. cortex cingulaire). Mais la donne aurait radicalement changé avec l'introduction des gestes manuels : les sons auraient acquis une valeur descriptive, devant rester en tout point identiques dans des situations similaires mais aussi dans le but d'être éventuellement imités par autrui. Les centres émotionnels ne pouvant prendre en charge ces nouvelles propriétés des sons, des aires corticales plus sophistiquées auraient alors pris le contrôle des vocalisations. Selon Rizzolatti et Arbib (1998), ce rôle aurait été joué par l'aire de Broca, dérivée d'une aire précurseur de type F5, possédant des propriétés miroir et contrôlant les mouvements oropharyngés. En résumé, au cours de l'évolution, la nécessité d'émettre des sons plus complexes dans le but de communiquer avec autrui, ainsi qu'un « terrain cortical » favorable, auraient constitué les éléments clés de la transition de la communication brachio-manuelle à la communication orale. Les gestes manuels auraient ensuite perdu progressivement de leur importance au profit de la vocalisation, acquérant quant à elle une autonomie croissante. La relation entre gestes et production orale se serait enfin totalement inversée, les gestes ne constituant plus que des « compléments » de la communication orale.

Le scénario d'évolution proposé par Rizzolatti et Arbib (1998) est donc proche de celui de Corballis (1999, 2002), tous deux considérant que les aires de protolangage des hominidés contrôlaient la communication brachio-manuelle et orofaciale, mais pas la parole. La longue période séparant l'émergence de ces aires et le développement de la parole aurait coïncidé avec la capacité croissante de communiquer avec des gestes manuels et avec l'association progressive de ces gestes aux vocalisations.

Si l' « hypothèse du système miroir » formulée par Rizzolatti et Arbib (1998) fait état de l'évolution du langage humain à partir des gestes manuels, elle ne mentionne pas, ou très peu, un processus pourtant primordial chez l'homme : l'imitation. L'imitation, définie comme la capacité d'un individu à apprendre à exécuter une action à partir de son observation (Thorndyke, 1898), exerce en effet un rôle central dans le comportement humain, tant dans l'apprentissage moteur que dans la mise en place de la communication et des habiletés sociales (Jeannerod, 1994 ; Piaget, 1962 ; Tomasello et al., 1993b). Selon Donald (1991), la capacité mimétique, extension naturelle de la reconnaissance d'actions, est un phénomène central de la culture humaine (e.g. danses, rituels tribaux), et son évolution constituerait un précurseur nécessaire à l'émergence du langage. L'imitation de gestes faciaux et manuels a d'ailleurs été rapportée chez des nourrissons de quelques jours, voire de quelques heures (Meltzoff & Moore, 1977 ; voir aussi Ferrari et al., 2006 et Myowa et al., 2004 chez les singes). Attendu que ce processus nécessite, outre un apprentissage, une transformation de l'action codée visuellement en un pattern moteur identique chez l'observateur, le

système miroir, dont c'est la fonction première, pourrait en être le fondement chez l'homme (Arbib et al., 2000 ; Arbib, 2002, 2004 ; Iacoboni, 2005 ; Jeannerod, 1994 ; Rizzolatti & Fadiga, 2004). Arbib (2002, 2004) a alors repris et développé l'hypothèse de Rizzolatti et Arbib (1998), en soulignant le *rôle crucial de l'imitation dans le développement du langage humain* : autrement dit, la capacité d'imiter des actions complexes, propre à l'homme, constituerait « l'innovation clé » ayant permis l'apparition du langage articulé. Il formule particulièrement l'hypothèse selon laquelle un système miroir d'imitation simple chez les primates non humains, puis complexe chez l'homme, ait évolué à partir du système miroir de reconnaissance des actions. Ce système basé sur l'imitation aurait alors jeté les bases de la communication manuelle, précurseur du langage. Un scénario d'évolution en 7 étapes a été proposé (Arbib, 2002) :

- les trois premières étapes caractériseraient les primates non humains :
  - préhension.
  - système miroir de préhension (i.e. appariement entre exécution et observation des actions).
  - système miroir d'imitation simple (i.e. copie de séquences courtes d'actions ; présent chez l'ancêtre commun du chimpanzé et de l'homme).
- les trois étapes suivantes distingueraient les Hominidés des primates non humains :
  - système miroir d'imitation complexe (i.e. capacité à reconnaître les actions d'autrui comme un ensemble d'actes familiers et à les copier).
  - système de communication manuelle ou « protosigne », conduisant à la formation d'un répertoire « ouvert » en opposition au système « fermé » des vocalisations des primates. Ce protosigne reposerait sur la capacité à mimer des actions et à créer des gestes conventionnels permettant de désambiguïser ces pantomimes.
  - protolangage, résultant de la capacité des mécanismes de contrôle du protosigne à contrôler l'appareil vocal avec une plus grande flexibilité.
- enfin, la dernière étape, à savoir le langage au sens où nous l'entendons généralement, n'impliquerait aucune évolution biologique particulière mais résulterait d'une évolution culturelle survenue chez l'*Homo sapiens sapiens.*

En conclusion, ces modèles apportent un renouveau à l'hypothèse d'une origine motrice du langage, en suggérant que le système miroir, impliqué dans la reconnaissance des actions chez les primates non humains, constitue le substrat neurophysiologique à partir duquel le langage humain aurait évolué. L'imitation jouerait notamment un rôle capital dans le développement de cette faculté. Ce scénario d'évolution semble le plus probable à l'heure actuelle, les neurones

miroir constituant « le lien manquant permettant d'unir motricité manuelle et contrôle de la parole » (Arbib, 2002). L'hypothèse des neurones miroir s'accorde également avec la théorie de la perception motrice du langage, en « fournissant, pour la première fois, l'exemple d'un lien physiologique entre perception et production » (Studdert-Kennedy, 2000). Autrement dit, les neurones miroir apporteraient les « premières preuves neurologiques concrètes » de l'existence d'habiletés cruciales à l'émergence du langage humain. Si l'idée du système miroir comme fondement du langage est attrayante, elle requiert toutefois une preuve plus probante : l'existence d'un tel système chez l'homme.

II.3. Le système miroir chez l'homme

La question de l'existence du système miroir chez l'homme s'est d'abord heurtée à la nécessité d'ajuster les techniques méthodologiques utilisées chez le primate non humain à l'étude du fonctionnement du cerveau humain. Les techniques d'imagerie cérébrale, s'étant considérablement développées ces vingt dernières années, sont alors apparues comme le moyen le plus pertinent d'étudier en temps réel le cerveau en action, et pour ce qui nous intéresse, de déterminer si l'observation des actions d'autrui activait, tout comme chez le singe, notre système moteur. Les principales techniques ayant permis d'apporter des éléments de réponse à cette question sont la stimulation magnétique transcrânienne (TMS), l'électro- et la magnétoencéphalographie (EEG et MEG respectivement), et enfin l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) et la tomographie par émission de positons (TEP). Dans la suite, nous présenterons les études menées avec ces techniques, mais aussi les quelques études comportementales, ayant démontré l'existence d'un système miroir humain à la fois impliqué dans l'observation et l'imitation des actions réalisées par autrui.

II.3.1. Etudes en TMS

La première démonstration de l'existence d'un système miroir chez l'homme a été apportée en 1995 par Fadiga et ses collègues dans une étude en TMS. La TMS, initialement utilisée pour tester l'intégrité du cortex moteur, a rapidement fais ses preuves dans l'étude des fonctions cérébrales. Elle peut en effet être utilisée pour inactiver transitoirement une région corticale, ou encore pour interférer temporairement avec l'activité neuronale de cette région, et permet ainsi d'évaluer le rôle de l'aire ciblée dans une fonction précise (Rafal, 2001 ; Walsh & Cowey, 2000). Mais cette

technique peut également servir à tester les modifications d'excitabilité cortico-spinale accompagnant la performance motrice ou induites par l'activité de régions corticales connectées au cortex moteur primaire (M1 ; Fadiga et al., 2005 ; Lemon et al., 1995). Concrètement, les potentiels évoqués moteurs (PEMs), induits par la stimulation magnétique de M1, sont enregistrés sur des muscles cibles dans différentes conditions expérimentales. Une augmentation de l'amplitude des PEMs traduit une facilitation de l'excitabilité cortico-spinale, alors qu'une réduction d'amplitude reflète la diminution de cette excitabilité. Fadiga et al. (1995), mettant à profit cette propriété de la TMS, ont alors formulé l'hypothèse selon laquelle l'existence d'un système miroir chez l'homme devrait se traduire par une modulation d'excitabilité motrice lors de l'observation d'actions. Ils ont stimulé le cortex moteur primaire gauche de sujets sains lors de l'observation de mouvements transitifs (e.g. saisie d'objets) ou intransitifs (e.g. lever le bras), et ont enregistré les PEMs sur les muscles des doigts. L'activité électromyographique (EMG) de ces muscles était également enregistrée chez la moitié des sujets ayant pour consigne d'imiter les mouvements observés. Les auteurs ont démontré une augmentation d'amplitude des PEMs induits par la TMS sur les muscles testés lorsque les sujets observaient les mouvements transitifs mais aussi intransitifs (Figure 2.6.a). De manière intéressante, une *congruence stricte a été mise en évidence entre l'observation et l'exécution (imitation) de ces actions*, les modifications d'excitabilité motrice étant similaires dans les deux conditions (Figure 2.6.b). *L'augmentation de la réponse motrice induite par la TMS lors de l'observation d'actions s'est donc produite précisément dans les muscles recrutés lors de l'exécution de ces mêmes actions.* Par ailleurs, la facilitation d'excitabilité obtenue lors de l'observation d'actions intransitives suggère que les propriétés des neurones miroir des primates humains diffèrent de celles des primates non humains (voir aussi Maeda et al., 2002). Les auteurs, après avoir rejeté l'hypothèse d'une influence de la préparation motrice sur ces effets de facilitation motrice lors de l'observation d'actions (i.e. la facilitation était présente même chez les sujets qui ne devaient pas imiter les mouvements), ont donc conclu à l'existence d'un système miroir chez l'homme. *Notre système moteur ne serait pas uniquement dévolu à la production des actions mais aussi à leur reconnaissance, qu'elles soient dirigées ou non vers un but.*

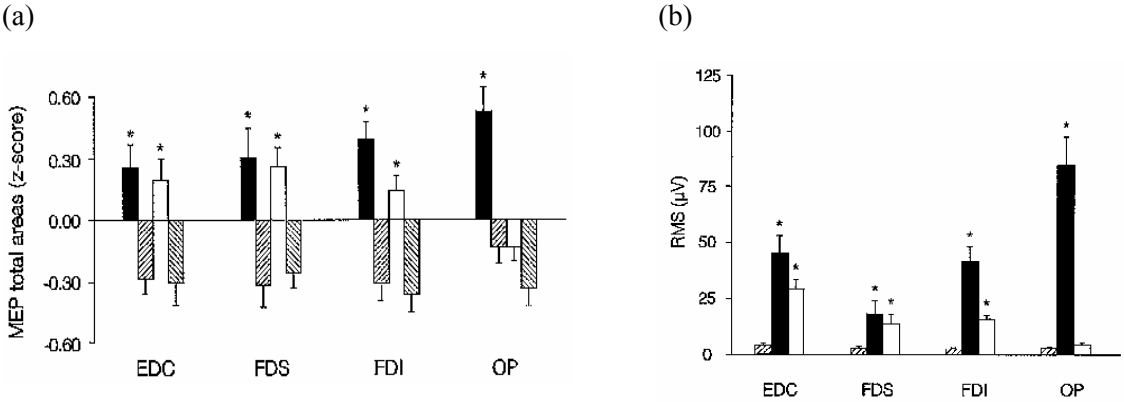


Figure 2.6 ***:*** **(a)** Amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles de la main et du bras lors de l'observation d'actions. Condition 1, observation de mouvements de préhension (■) ; Condition 2, observation d'objets tridimensionnels (▨) ; Condition 3 : observation de mouvements intransitifs (□) et Condition 4, observation d'un point lumineux (▧). L'axe des abscisses représente les muscles sur lesquels les PEMs ont été enregistrés. L'axe des ordonnées illustre les score z des PEMs. (*) indique les conditions significativement différentes de celles sans astérisque. **(b)** Valeurs moyennes de l'activité EMG lors de l'exécution de mouvements de préhension (■) et de mouvements intransitifs (□) par rapport au repos (▨). (*) indique les conditions significativement différentes de la condition de repos. EDC, *extenseur digitorum communis* ; FDS, *fléchisseur digitorum superficialis* ; FDI, premier dorsal interosseux ; OP, *opponens pollicis. Pris de Fadiga et al. (1995).*

D'autres études TMS ont confirmé ces résultats (Brighina et al., 2000 ; Clark et al., 2004 ; Gangitano et al., 2001, 2004 ; Maeda et al., 2002 ; Romani et al., 2005 ; Strafella & Paus, 2000). Particulièrement, Gangitano et collègues (2001) ont rapporté une corrélation temporelle stricte entre la facilitation de l'excitabilité cortico-spinale et la dynamique de l'action observée, alors que la TMS était délivrée à différents intervalles après le début du mouvement observé. Il semble ainsi que *le système miroir humain, contrairement à celui du singe, code les aspects temporels des mouvements composant l'action et pas seulement l'action en tant qu'un tout* (Rizzolatti & Fadiga, 2004).

La facilitation des PEMs lors de l'observation d'actions a été interprétée comme reflétant une augmentation de l'excitabilité du cortex moteur primaire via des connexions cortico-corticales excitatrices (Fadiga et al., 1995 ; Strafella & Paus, 2000). Chez le singe en effet, l'aire F5 est une aire prémotrice directement connectée au cortex moteur primaire (F1) ; de la même manière, l'aire corticale homologue de l'aire F5 simienne chez l'homme (aire de Broca) pourrait exciter directement le cortex moteur (M1), résultant en une augmentation de l'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles. Une telle interprétation pourrait alors favoriser l'idée de liens fonctionnels étroits entre le langage et la motricité. De façon alternative, la facilitation des PEMs pourrait résulter d'une excitation directe, par l'aire « F5 humaine », de la moelle épinière contenant les motoneurones innervant les muscles. Une étude de Baldissera et collègues (2001), ayant rapporté une *inhibition spinale lors de l'observation d'actions*, est venue conforter indirectement la

première interprétation. Les auteurs ont ainsi examiné la modulation d'excitabilité spinale lors de l'observation d'actions manuelles en mesurant le « réflexe H monosynaptique» évoqué dans les muscles fléchisseurs et extenseurs de la main droite de sujets sains. Le réflexe H, ou réflexe de Hoffman, est une activité évoquée lors de la stimulation des fibres afférentes des nerfs périphériques, dont l'amplitude dépend de l'excitabilité des motoneurones spinaux. Les résultats de Baldissera et al. (2001) ont montré qu'en l'absence de toute activité musculaire détectable, l'observation des actions modulait l'excitabilité du circuit spinal, les changements d'amplitude du réflexe H étant corrélés spécifiquement aux différentes phases du mouvement observé. Alors que l'amplitude de ce réflexe enregistré sur les muscles fléchisseurs augmentait lors de la phase d'ouverture de la main, elle diminuait fortement durant la phase de fermeture. Le pattern inverse était observé sur les muscles extenseurs. Il est important ici de noter que ce pattern de modulation spinale était *inversé* par rapport à celui observé lors de l'exécution réelle des actions : les motoneurones spinaux responsables de la flexion sont normalement activés lors de la fermeture de la main, alors que les motoneurones de l'extension sont recrutés lors de l'ouverture (Lemon et al., 1995). Ainsi, *les circuits spinaux sont engagés dans l'observation des actions selon un pattern de facilitation opposé à celui obtenu au niveau cortical* (Brighina et al., 2000 ; Clark et al., 2004 ; Fadiga et al., 1995 ; Gangitano et al., 2001 ; Maeda et al., 2002). *Tandis que la modulation de l'excitabilité corticale « mime » les mouvements observés comme s'ils étaient réellement exécutés par l'observateur, l'excitabilité de la moelle épinière est modulée dans le sens contraire.* Pour expliquer leurs résultats, surprenants au premier abord, les auteurs ont suggéré l'existence, au niveau spinal, d'un mécanisme bloquant la production d'une réplique de l'action observée. La présence d'une telle inhibition périphérique favoriserait ainsi le traitement cortical des actions observées, laissant le système moteur libre de « faire résonner » l'action observée sans qu'un mouvement soit ouvertement exécuté. Cet appariement « moteur silencieux » des actions observées dans le répertoire moteur de l'observateur serait à la base du processus de reconnaissance des actions effectuées par autrui (Baldissera et al., 2001). Le principe de cette inhibition spinale est illustré dans la Figure 2.7 proposée par Fadiga et Craighero (2003).

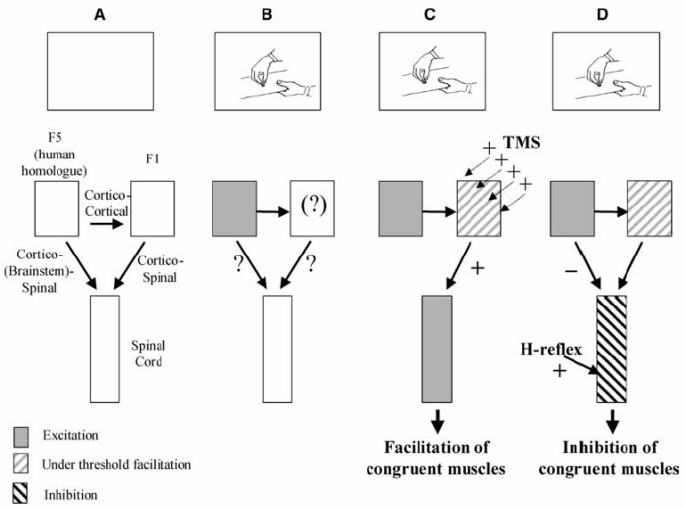


Figure 2.7 ***: Effet de l'observation d'actions aux niveaux cortical et spinal.*** **(A)** Représentation schématique des centres nerveux, et de leurs connexions, censés être impliqués dans la reconnaissance des actions. **(B)** Lors de l'observation d'actions manuelles, l'aire « F5 humaine » est activée (système miroir ; en gris). **(C)** Grâce à des connexions cortico-corticales entre F5 et le cortex moteur primaire (ici désigné par F1), l'activation se propage à F1 qui voit son excitabilité augmenter à un « seuil de bas niveau » (en gris rayé). Le terme de « seuil de bas niveau » indique que lorsque nous observons une action, nous ne produisons pas ouvertement cette action. Lorsque la TMS est délivrée sur F1, cette facilitation de l'excitabilité motrice s'exprime en induisant une augmentation de l'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles de la main par rapport à une condition contrôle de non-observation. **(D)** Quand l'excitabilité spinale est examinée avec le réflexe H, une modulation inverse se produit (inhibition des muscles congruents avec l'action observée). *Pris de Fadiga & Craighero (2003).*

Si les études TMS ont démontré de façon convaincante la présence d'un système de résonance entre observation et exécution des actions, des preuves probantes ont également été apportées par les études EEG et MEG.

II.3.2. Etudes électrophysiologiques

L'EEG et la MEG sont des techniques électrophysiologiques permettant de mesurer, à la surface du scalp, les variations d'activité électrique et du champ magnétique respectivement au cours de la réalisation d'une tâche expérimentale. Ce sont des techniques non invasives fournissant une information directe sur l'activité synaptique des neurones avec une résolution temporelle excellente (de l'ordre de quelques millisecondes), mais une résolution spatiale limitée (de l'ordre de plusieurs centimètres). Elles sont donc principalement utilisées pour déchiffrer la chronométrie des processus cognitifs, la localisation précise des activations corticales étant en revanche incertaine.

Rétrospectivement, les premières preuves supportant l'existence d'un système miroir chez l'homme peuvent être attribuées à Gastaut et Bert, et Cohen-Seat et collègues, ayant examiné, en 1954, la réactivité des rythmes cérébraux lors de l'observation d'actions. Classiquement, deux rythmes cérébraux, appartenant à la bande de fréquence alpha de 8 à 12 Hz, sont définis au repos :

le rythme postérieur alpha (α) et le rythme central mu (μ). Alors que le rythme α est présent lorsque le système visuel n'est pas activé et disparaît lors de toute stimulation visuelle, le rythme μ est présent au repos mais se désynchronise lors de l'exécution d'un acte moteur ou de stimulations sensori-motrices (Arroyo et al., 1993 ; Cochin et al., 1998 ; Pfurtscheller & Berghold, 1989 ; Pfurtscheller & Neuper, 1994). De manière intéressante, Gastaut et Bert (1954) et Cohen-Seat et collègues (1954) ont démontré la désynchronisation de ce rythme μ alors même que des sujets observaient des actions réalisées par autrui. Plus récemment, Cochin et collaborateurs (1999) ont corroboré ces résultats en rapportant une suppression du rythme μ (7.5-10.5 Hz) à la fois lorsque des sujets exécutaient et observaient des mouvements bimanuels de pince des doigts (i.e. rapprochement et écartement successifs du pouce et de l'index). Cette similitude entre les modalités de traitement de l'action était observée sur les aires frontale postérieure, centropariétale et temporale postérieure bilatérales (avec toutefois une prédominance hémisphérique gauche), corrélats neuronaux potentiels du système miroir chez l'homme (Figure 2.8). Des données similaires ont été obtenues par Altschuler et al. (1997, 2000) et Muthukumaraswamy et Johnson (2004). En outre, une suppression du rythme μ, similaire à celle décrite chez l'adulte, a été rapportée lors de l'exécution et de l'observation d'actions transitives et intransitives chez des enfants (Lepage & Théoret, 2006 ; voir aussi Dapretto et al., 2006 pour une étude en IRMf, et Fecteau et al., 2004 pour des enregistrements intracrâniens chez un enfant de 36 mois), supportant l'idée d'une *maturation relativement précoce du système de résonance entre observation et exécution des actions chez l'homme*. Les études menées chez les enfants et les nourrissons à cet égard étant encore peu nombreuses, la question de savoir si le système miroir est présent dès la naissance reste toutefois irrésolue à ce jour.

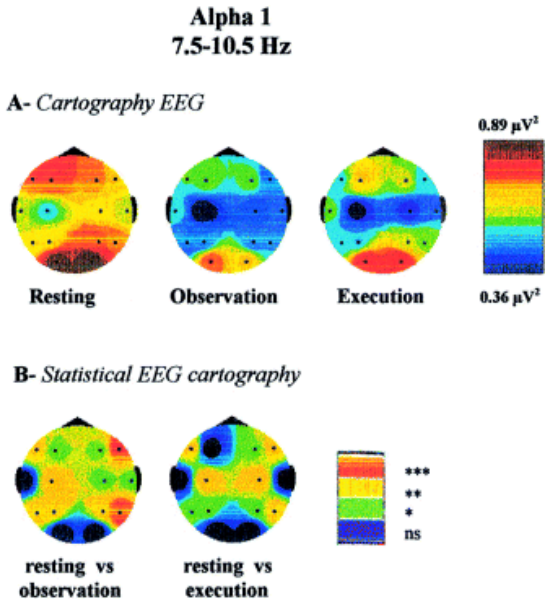


Figure 2.8 : **(A)** Cartographie EEG représentant l'activité dans la bande alpha 1 (rythme μ) lors de l'observation et de l'exécution d'actions manuelles. Les résultats montrent une diminution d'activité, au niveau centro-pariétal notamment, dans ces deux conditions par rapport au repos. **(B)** Cartographie statistique EEG dans la bande alpha 1. Les électrodes pour lesquelles le signal dans les conditions d'observation/exécution était significativement différent de celui obtenu au repos sont représentées avec une échelle statistique de couleurs (rouge, $p < .001$; jaune, $p < .01$; vert, $p < .05$; bleu, pas de différence significative). *Pris de Cochin et al. (1999).*

Dans une étude en MEG, Hari et ses collègues (1998) ont étudié l'influence de l'observation d'actions sur l'activité du cortex moteur précentral. Ainsi, l'on sait que le niveau d'activité des oscillations rythmiques à 20 Hz, produites dans le cortex précentral (Conway et al., 1995 ; Hari & Salmelin, 1997 ; Salenius et al., 1997 ; Salmelin & Hari, 1994), augmente de façon bilatérale environ 500 ms après la stimulation des nerfs médians (Salenius et al., 1997 ; Salmelin & Hari, 1994). Ce « rebond de post-stimulation », phénomène très reproductible et robuste, est utilisé comme indicateur de l'état d'activation du cortex moteur précentral et est censé refléter une forte inhibition corticale motrice (Chen et al., 1999 ; Salmelin & Hari, 1994). A l'inverse, sa suppression, décrite durant la manipulation d'objets (Salenius et al., 1997 ; Salmelin & Hari, 1994) et lors de tâches d'imagerie motrice (Schnitzler et al., 1997), reflète une augmentation de l'excitabilité motrice. Hari et al. (1998) ont alors tenté de déterminer si l'observation d'actions, tout comme l'exécution, abolissait le rebond de post-stimulation. Les auteurs ont stimulé les nerfs médians gauche et droit de sujets sains alors qu'ils manipulaient un objet avec la main droite ou observaient l'expérimentateur effectuer la même action. Leurs résultats ont révélé que le rebond à 20 Hz dans la région rolandique bilatérale était supprimé lorsque les sujets manipulaient l'objet mais également fortement réduit dans la condition d'observation. Ainsi, *le cortex moteur précentral est activé à la fois lors de l'observation et de l'exécution d'actions, démontrant clairement son appartenance au système miroir humain.*

Bien que ces études suggèrent un rôle du cortex moteur dans la reconnaissance des actions réalisées par autrui, la dynamique temporelle des activations restait encore relativement inconnue. Dans le but de clarifier ce point, Nishitani et Hari (2000) ont utilisé la MEG pour décrire les patterns spatiotemporels d'activation lors de l'exécution, de l'observation et de l'imitation de mouvements intransitifs de la main droite. Dans ces trois conditions, ils ont démontré une dynamique d'activation corticale identique, à savoir un recrutement précoce de l'aire de Broca (BA 44 gauche), suivi, après 100 à 200 ms, d'une activation des aires motrices précentrales gauche puis droite (BA 4). Les activations étaient en outre plus prononcées dans la condition d'imitation des mouvements, suggérant une sensibilité particulière du système miroir à ce processus (Arbib, 2002, 2004). Il faut noter qu'une activité « miroir » principalement gauche a été obtenue, suggérant que l'hémisphère gauche, dominant du langage, soit également dominant du système miroir. Toutefois, des biais méthodologiques tels que la présentation des actions dans le champ visuel droit des sujets auraient pu conduire à cette latéralisation des effets. L'observation d'actions de la main droite aurait également pu résulter en une résonance stricte dans le système moteur de l'observateur (i.e. simulation des actions avec le même effecteur), et donc en une activation motrice gauche. Par

ailleurs, l'activation de l'aire de Broca avant le cortex moteur a conduit les auteurs à suggérer que cette aire joue le rôle d' « *orchestrateur du système miroir* » chez l'homme. Cette proposition a été corroborée par Heiser et al. (2003), dans une étude en TMS répétitive, ayant démontré des performances d'imitation de mouvements manuels réduites suite à la stimulation répétée, supposée créer une sorte de « lésion virtuelle », de la *pars opercularis* gauche ou droite (i.e. pas de prédominance hémisphérique gauche du système miroir).

Nishitani et Hari (2002) ont ensuite rapporté l'existence d'un pattern d'activation similaire à celui observé en 2000, à l'exception toutefois qu'il était bilatéral, lors de l'observation et de l'imitation de formes (i.e. images statiques) verbales et non verbales des lèvres, condition non testée jusque là. Ainsi, un réseau neuronal bilatéral, dont l'activité débutait dans les aires occipitales et le STS puis s'étendait aux aires pariétales inférieures, à la *pars opercularis* et enfin au cortex moteur primaire, était recruté dans ces deux conditions. La séquence d'activation était en outre précoce et rapide, à savoir qu'elle commençait 110 ms après la présentation visuelle des mouvements et durait en moyenne 220 à 250 ms. Conformément aux résultats obtenus pour les mouvements manuels (Nishitani & Hari, 2000), les activations étaient plus importantes lors de l'imitation des mouvements en regard de la simple observation. Ces résultats révèlent donc *l'existence d'un système miroir semblable répondant à l'observation et l'imitation d'actions de la main et de la bouche*. Ils s'accordent également avec la théorie motrice de la perception du langage (Liberman et al., 1967 ; Liberman & Mattingly, 1985 ; Liberman & Whalen, 2000), l'aire de Broca contenant des représentations motrices orofaciales activées à la fois lors de l'exécution de mouvements articulatoires et de la perception de ces mouvements.

L'ensemble des données obtenues en TMS et en EEG/MEG supporte l'existence d'un système miroir chez l'homme, partageant des propriétés avec le système miroir des singes. Ainsi, des patterns d'activités électrique et musculaire identiques sont obtenus lors de l'exécution et de l'observation d'actions de la main et de la bouche. Toutefois, le système miroir humain possède également ses propres caractéristiques puisqu'il a été démontré qu'il répondait à l'observation d'actions intransitives et à l'imitation d'actions, mais aussi qu'il codait les aspects temporels des mouvements et pas seulement l'action comme un tout indivisible. Alors, jusqu'où vont les similitudes et les différences entre les systèmes des neurones miroir des primates humains et non humains ?

- *Système miroir et outils*

Si le système miroir a jusqu'à présent été étudié à travers l'observation d'actions nécessitant une interaction directe entre la main et l'objet cible, un travail récent s'est attaché à déterminer s'il répondait également à l'observation d'actions réalisées à l'aide d'outils (Järveläinen et al., 2004). Comme nous l'avons précédemment mentionné, ce n'est que récemment qu'une décharge des neurones miroir de l'aire F5 simienne a été mise en évidence lorsque le singe observait l'expérimentateur saisir un objet avec un outil, pourvu qu'il soit suffisamment entraîné à observer ces actions (Ferrari et al., 2005) ; les premières études menées chez l'homme n'ont donc logiquement pas considéré ce point. Cependant, les hommes étant habitués, dès l'enfance, à utiliser des outils mais aussi à observer leurs congénères utiliser ces mêmes outils, Järveläinen et al. (2004) ont formulé l'hypothèse selon laquelle le système miroir humain puisse être impliqué dans la reconnaissance d'actions effectuées avec des outils. Une activation des aires motrices et prémotrices lors de l'observation d'outils manipulables a d'ailleurs été rapportée dans plusieurs études (Chao & Martin, 2000 ; Martin et al., 1995, 1996 ; Perani et al., 1999a), suggérant que le cortex prémoteur stocke des représentations liées aux propriétés intrinsèques de ces objets. Les auteurs (Järveläinen et al., 2004) ont examiné le rebond de post-stimulation à 20 Hz lorsque des sujets sains observaient des mouvements de préhension d'objets avec des outils (baguettes chinoises) ou avec la main, ainsi que les mimes de ces mouvements réalisés avec les outils (i.e. en l'absence d'objet ou sans toucher les objets). Ces conditions d'observation étaient comparées à une condition d'exécution dans laquelle les sujets manipulaient les objets avec la main. Les auteurs ont décrit la classique suppression du rebond à 20 Hz lors de l'exécution des actions, mais plus intéressant, une diminution de ce rebond lors des 3 conditions d'observation, que l'objet soit saisi avec la main ou avec un outil, et que les actions soit dirigées ou non vers l'objet (l'effet était toutefois plus prononcé lors d'une interaction entre l'outil et l'objet cible). Ces résultats suggèrent donc que *le « vocabulaire d'actions » présent dans le système miroir de l'homme se soit étendu à l'utilisation d'outils, dont nous faisons l'expérience dans la vie quotidienne. Le système miroir des primates humains, mais aussi non humains, serait ainsi capable de généraliser le but d'une action, quel que soit l'effecteur utilisé*.

II.3.3. Etudes comportementales

L'étude du système miroir humain, si elle a largement bénéficié des techniques sophistiquées comme la TMS et l'EEG ou la MEG, a également fait l'objet d'études comportementales ayant analysé la cinématique[3] des mouvements lors de l'observation d'actions (Brass et al., 2000, 2001 ; Castiello et al., 2002 ; Craighero et al., 2002 ; Edwards et al., 2003 ; Kilner et al., 2003). Brass et collègues (2000) ont par exemple mis en évidence que l'observation de mouvements des doigts (i.e. lever un doigt) facilitait l'exécution ultérieure de ces mêmes mouvements (i.e. déclenchement des mouvements plus rapide), par rapport à des conditions où l'action était réalisée en réponse à des indices spatiaux (« x ») ou symboliques (nombres). Ils ont en outre noté une diminution de ces effets de facilitation lorsque la compatibilité idéomotrice entre les mouvements observés et exécutés était réduite (e.g. mouvement de « lever le doigt de la table » observé vs. mouvement de « frapper avec le doigt sur la table » exécuté). Ce pattern de facilitation a également été rapporté par Castiello et al. (2002) qui ont démontré que l'observation d'un mouvement de préhension d'un objet facilitait l'exécution subséquente, par l'observateur, de la même action sur le même objet. Ainsi, une diminution de la latence des pics de vitesse et de décélération du poignet ainsi que du pic de pince a été observée lorsque les participants devaient saisir un objet de petite taille après avoir observé l'expérimentateur effectuer la même action sur le même objet (i.e. condition congruente, vs. condition incongruente où les participants devaient saisir un objet de grande taille alors que le mouvement observé était réalisé vers un objet de petite taille). Enfin, Kilner et collègues (2003) ont rapporté une interférence entre l'exécution et l'observation simultanées de mouvements incongruents. Ils ont demandé à des sujets de réaliser des mouvements sinusoïdaux verticaux ou horizontaux, alors qu'ils observaient l'expérimentateur ou un robot effectuer simultanément les mêmes mouvements, soit dans la même direction (i.e. congruents) soit dans la direction contraire (i.e. incongruents). Les mesures de la variabilité des mouvements effectués par les sujets ont révélé que l'observation des mouvements incongruents interférait significativement avec la performance motrice des sujets. Plus précisément, la variabilité était plus importante lorsque les sujets réalisaient par exemple des mouvements verticaux tandis que l'expérimentateur effectuait des mouvements horizontaux. En outre, ce pattern d'interférence n'était obtenu que lorsque les mouvements observés étaient réalisés par l'expérimentateur et non par le robot, suggérant un appariement entre l'exécution et l'observation d'actions uniquement lorsque ces actions sont réalisées par un effecteur

[3] La cinématique est l'étude des mouvements, dont les différentes phases sont décrites à travers l'extraction de paramètres définis (Jeannerod, 1981, 1984).

biologique (en accord avec Perani et al., 2001, et Tai et al., 2004, pour des études en imagerie cérébrale).

Les résultats comportementaux fournissent donc, bien qu'indirectement, des preuves robustes quant à un partage des représentations neuronales entre l'observation et l'exécution d'actions dans notre système moteur.

Bien qu'un nombre croissant d'études suggère qu'un système miroir existe aussi chez l'homme, un point d'interrogation subsistait toujours sur ses corrélats neuronaux précis. Les travaux précités ont en effet utilisé des techniques bénéficiant d'une très haute résolution temporelle mais manquant cruellement de fiabilité quant à la localisation des sources neuronales mises en jeu. Si certains ont suggéré une implication, bilatérale ou à prédominance gauche, du cortex moteur, de l'aire de Broca et des aires pariétales dans le système d'appariement entre exécution et observation des actions, le réseau d'aires corticales recrutées restait encore à identifier plus précisément. Dans ce sens, les techniques d'imagerie cérébrale (IRMf et TEP) se sont présentées comme la solution-clé pour découvrir enfin quelles parties de notre cerveau nous permettent de reconnaître les actions d'autrui sur la base d'une transformation de leurs propriétés visuelles en représentations motrices.

II.3.4. Etudes d'imagerie cérébrale

L'IRMf et la TEP sont des techniques hémodynamiques basées sur le principe fondamental que toute augmentation de l'activité neuronale est associée à une augmentation régionale du débit et du volume sanguins. Ainsi, lors de la réalisation d'une tâche, les aires impliquées dans cette tâche consomment de l'oxygène et des nutriments, cette consommation pouvant être détectée grâce à l'imagerie cérébrale. Il est alors possible d'associer ces régions corticales ou sous-corticales particulières à la réalisation de la tâche en cours. Alors que l'IRMf exploite les variations de débit sanguin au travers des changements d'oxygénation du sang, la TEP, plus invasive, nécessite l'injection de traceurs radioactifs (eau ou déoxyglucose marqués) permettant de mesurer le débit sanguin ou encore la consommation neuronale de glucose. Ces techniques se caractérisent par une très bonne résolution spatiale (de l'ordre du millimètre), permettant de localiser les activations corticales de manière très précise, mais une résolution temporelle d'une à quelques secondes, c'est-à-dire insuffisante au regard du « timing » cognitif de l'ordre de la dizaine de millisecondes. Il est néanmoins important de noter que le potentiel de localisation des activations en imagerie cérébrale

est souvent surestimé au détriment de ses limites, les biais méthodologiques étant nombreux (e.g. déformations de la surface corticale lors du recalage des données dans les coordonnées de Talairach et Tournoux (1988), choix du seuil de significativité etc.).

Les travaux d'imagerie ont révélé que l'observation et l'imitation d'actions activait, outre les aires occipitales visuelles, la région du STS, le cortex pariétal, le cortex prémoteur, mais aussi, dans certains études, l'aire de Broca (Chaminade et al., 2002 ; Decéty et al., 1997, 2002 ; Grafton et al., 1996 ; Grèzes et al., 2003 ; Iacoboni et al., 1999, 2001 ; Koski et al., 2002, 2003 ; Rizzolatti et al., 1996b). Sur le versant de l'observation d'actions, Rizzolatti et collègues (1996b) ont par exemple décrit un recrutement du gyrus temporal médian, incluant le STS, et de l'aire 45 du gyrus frontal inférieur gauche. Sur le versant de l'imitation, Iacoboni et collègues (1999) ont quant à eux démontré une activation de la *pars opercularis* du gyrus frontal inférieur gauche (BA 44) et de la région pariétale antérieure droite à la fois lorsque des sujets imitaient des mouvements des doigts, les exécutaient en réponse à des indices spatiaux et symboliques (condition non imitative) et les observaient. Les activations étaient en outre plus soutenues dans la condition imitative que dans la condition non imitative, confirmant la sensibilité du système miroir à l'imitation des actions (Arbib, 2002, 2004 ; Nishitani & Hari, 2000, 2002). Les neurones miroir chez le singe ayant été découverts dans le cortex prémoteur ventral et le cortex pariétal inférieur, et des neurones répondant à l'observation de stimuli biologiques en mouvement ayant été décrits dans le STS simien, les résultats recueillis chez l'homme sont donc en faveur d'une *homologie des aires corticales formant le système miroir chez les primates humains et non humains*.

Decéty et ses collaborateurs (1997) ont par ailleurs révélé des patterns d'activation miroir différents en fonction du contenu sémantique des actions présentées (i.e. pantomimes d'actions ayant un sens, vs. actions « sans signification » dérivées du langage des signes) et de la stratégie cognitive des sujets (i.e. observation dans le but de reproduire vs. de reconnaître). Premièrement, indépendamment de la stratégie des sujets, l'observation de pantomimes d'actions activait principalement le gyrus frontal inférieur (BA 45 et 47) et le gyrus temporal médian (BA 21) de l'hémisphère gauche, tandis que l'observation d'actions sans signification recrutait les aires occipito-pariétales (BA 18, 19, 7 et 40) et prémotrice (BA 6) droites. Ces données suggèrent donc que l'aire de Broca ne semble participer qu'à la reconnaissance des actions ayant un sens et dirigées vers un but, proposition toutefois nuancée par l'activation de cette même aire lors de l'observation et de l'imitation d'actions intransitives et sans signification rapportée par Nishitani et Hari (2000). Les auteurs suggèrent également que l'activation latéralisée à gauche pour ces actions reflète l'accès à l'information sémantique associée, particulièrement lorsqu'elles sont réalisées sur un

objet ; à l'inverse, les actions sans signification seraient décodées à travers leurs aspects spatiotemporels (i.e. direction des mouvements, cinématique), conduisant à une activation de la voie dorsale[4] particulièrement dans l'hémisphère droit. Deuxièmement, lorsque l'intention du sujet était d'imiter le modèle observé, indépendamment de la nature des actions, les structures impliquées dans la planification d'actions étaient activées dès la phase perceptive (cortex préfrontal dorsolatéral bilatéral et partie antérieure de l'aire motrice supplémentaire gauche ou pré-AMS). Lorsque le but de l'observation était de reconnaître les actions, le gyrus parahippocampique droit, connu pour participer aux processus d'encodage mnésique, était recruté. L'ensemble de ces résultats démontre donc que *les régions cérébrales engagées dans l'observation d'actions sont, d'une part, modulées par la nature des mouvements perçus (possédant ou non une signification) et, d'autre part, dépendantes de la nature du traitement engagé (but de reproduire ou de reconnaître)*. Ils supportent également l'idée selon laquelle la médiation perception/action repose sur des représentations motrices qui sont activées ou construites dès la phase perceptive d'observation (Vogt, 1996, cité par les auteurs).

Le résultat le plus intéressant obtenu dans ces études d'imagerie est évidemment l'activation de l'aire de Broca, apportant une pierre supplémentaire à l'édifice « système miroir précurseur du langage ». Toutefois, cette activation a fait l'objet d'une controverse. Ainsi, bien qu'une homologie anatomique ait été proposée entre la *pars opercularis* de l'aire de Broca (BA44) et F5 (Petrides & Pandya, 1997 ; mais voir Petrides et al., 2005), il est classiquement admis que cette aire 44 soit l'aire motrice du discours articulé. Or, dans une méta-analyse des études réalisées en TEP, Grèzes et Decéty (2001) n'ont pas retrouvé cette activation robuste de l'aire 44 lors de l'observation d'actions, et ont donc soulevé l'idée que son activation, dans les études susmentionnées, puisse être liée à la médiation verbale de l'action observée, plutôt qu'à une résonance dans le système moteur de l'observateur. Deux types d'arguments viennent réfuter cette hypothèse. D'abord, un nombre croissant d'études suggère que l'aire 44, outre son rôle dans la production linguistique, contienne, tout comme l'aire F5 simienne, une représentation motrice de la main (Binkofski et al., 1999ab ; Decéty et al., 1994 ; Gerardin et al., 2000 ; Iacoboni et al., 1999 ; Krams et al., 1998 ; Uozumi et al., 2004). Dans une étude en IRMf, Binkofski et collègues (1999a) ont par exemple rapporté que la manipulation d'objets tridimensionnels de forme complexe (en l'absence de feedback visuel) activait, entre autres, l'aire 44 de manière bilatérale, avec une prédominance hémisphérique gauche

[4] La voie dorsale ou système du « where », qui s'étend du cortex occipital au cortex pariétal postérieur, est impliquée dans la perception des relations spatiales entre objets : elle transforme l'information relative à la position et à la disposition des objets par rapport à l'effecteur utilisé, et pourrait médier le contrôle visuel des actions dirigées vers ces objets. Elle fonctionne en parallèle de la voie occipito-temporale dite ventrale, spécialisée dans la discrimination et l'identification des objets visuels (système du « what » ; Ungerleider & Mishkin, 1982).

quelle que soit la main utilisée. Par ailleurs, une comparaison des activations cérébrales lorsque les sujets manipulaient attentivement et exploraient les propriétés des objets avec pour consigne d'éviter de les dénommer implicitement ou de les nommer silencieusement a révélé une activation de l'aire 44 dans les deux conditions, mais une activation supplémentaire de l'aire 45 (*pars triangularis* de l'aire de Broca) dans la condition de dénomination silencieuse uniquement. Il apparaît donc que la verbalisation interne ne puisse à elle seule expliquer l'activation de l'aire 44 dans cette étude, mais que cette aire, appartenant à un circuit cortical fronto-pariétal de manipulation des objets, code une représentation de la main.

Ensuite, les études d'imagerie plus récentes ont démontré un rôle crucial de l'aire de Broca dans l'appariement entre observation et exécution des actions (Buccino et al., 2001, 2004a ; Hamzei et al., 2003 ; voir aussi Heiser et al., 2003 pour une étude en TMS). Buccino et ses collègues (2001) ont ainsi étudié, en IRMf, l'activation du système moteur lors de l'observation d'actions, transitives ou non, réalisées avec la main, la bouche ou le pied. Le but de cette étude était double : i) déterminer si le pattern d'activation motrice lors de l'observation d'actions suivait l'organisation somatotopique du cortex moteur[5] (Penfield & Rasmussen, 1952). Si les actions observées résonnent effectivement dans le répertoire moteur de l'observateur, des représentations motrices spécifiques devraient être activées lorsque ces actions sont réalisées par différentes parties du corps ; ii) décider si l'activation de l'aire de Broca résultait d'une verbalisation interne, hypothèse selon laquelle cette aire devrait être recrutée quel que soit l'effecteur utilisé. Alternativement, un rôle spécifique de l'aire de Broca dans la reconnaissance des actions effectuées par autrui devrait se traduire par son activation uniquement lors de l'observation d'actions manuelles et buccales, les aires motrices de la main et de la bouche étant localisées dans ou à proximité de cette aire. De manière intéressante, leurs résultats ont mis en évidence une *activation somatotopique du cortex prémoteur bilatéral lors de l'observation des actions transitives et intransitives réalisées avec les différents effecteurs*. Ainsi, l'observation de mouvements transitifs de la main activait principalement le cortex prémoteur bilatéral dont la *pars opercularis* du gyrus frontal inférieur (BA 44) et la partie supérieure du gyrus précentral (BA 6). Deux foyers d'activation étaient également reportés dans le lobule pariétal

[5] Une somatotopie fonctionnelle a été décrite par Penfield et Rasmussen (1952) à la surface du cortex moteur. Tout au long de ce cortex, il existe en effet une représentation déformée du corps humain : la stimulation électrique de différents points corticaux produit des mouvements des parties corporelles correspondantes. Chacune des régions motrices représente un territoire corporel et sa surface est d'autant plus grande que la partie du corps considérée est complexe du point de vue de sa motricité. Les zones correspondant à la main et à la bouche sont particulièrement développées. Cette représentation déformée du corps humain à la surface du cortex moteur est appelée l'*homunculus* de Penfield (Figure 2.10.a).

inférieur bilatéral (Figure 2.9.a). L'observation de mouvements transitifs de la bouche conduisait également à une activation bilatérale du cortex prémoteur (BA 6 et 44), mais aussi de l'aire 45 droite et des lobules pariétaux principalement gauches (Figure 2.9.b). Enfin, l'observation des mouvements transitifs avec le pied activait le secteur dorsal du gyrus précentral (BA 6) et le lobe pariétal postérieur bilatéral (dont une partie recouvrait les activations observées pour les mouvements de la bouche et de la main ; Figure 2.9.c). Quel que soit l'effecteur utilisé, l'observation de mouvements intransitifs suscitait les mêmes activations prémotrices mais pas pariétales. La figure 2.10.b illustre la somatotopie des activations cérébrales lors de l'observation des actions réalisées avec les différents effecteurs.

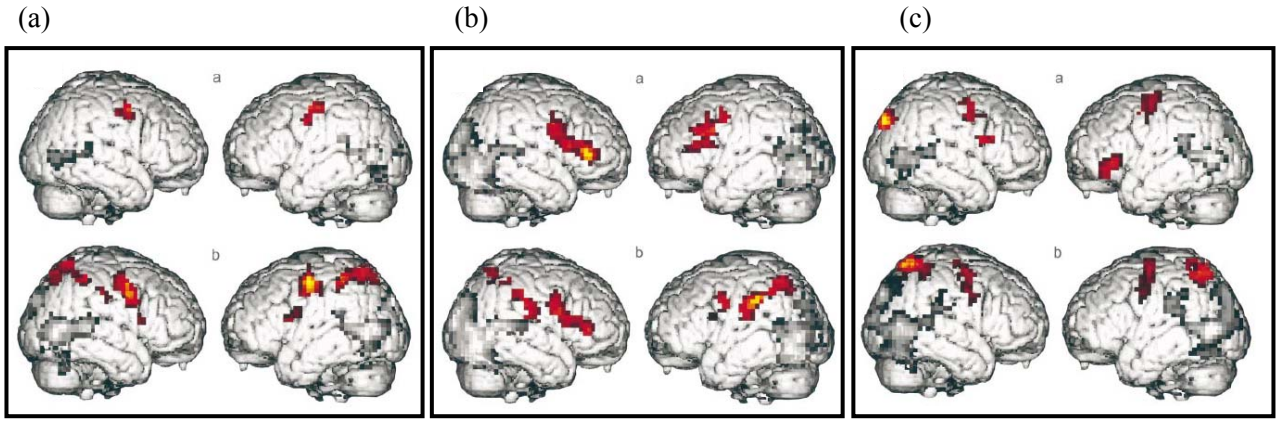


Figure 2.9 : **(a)** Observation d'actions de la main intransitives (mime de saisie, a) et transitives (saisie d'objet, b). **(b)** Observation d'actions de la bouche intransitives (mâcher, a) et transitives (croquer dans un fruit, b). **(c)** Observation d'actions du pied intransitives (mime de taper dans une balle, a) et transitives (taper dans une balle, b). La partie gauche de chaque panneau représente l'hémisphère droit et la partie droite l'hémisphère gauche *Pris de Buccino et al. (2001).*

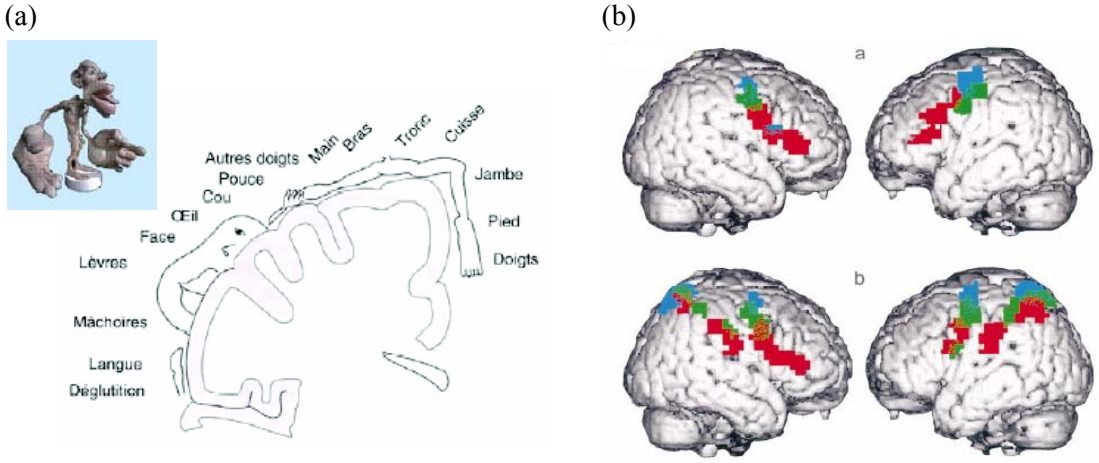


Figure 2.10 : ***(a) Somatotopie du cortex moteur humain*** (Penfield & Rasmussen, 1952). **(b)** ***Organisation somatotopique des activations prémotrices et pariétales lors de l'observation d'actions.*** (a) Actions intransitives. (b) Actions transitives. Vert, actions de la main ; Rouge, actions de la bouche ; Bleu, actions du pied. Le recouvrement des couleurs indique les régions cérébrales activées lors de l'observation des actions réalisées avec les différents effecteurs. La partie gauche de chaque panneau représente l'hémisphère droit, et la partie droite l'hémisphère gauche. *Pris de Buccino et al. (2001).*

Ces résultats indiquent donc que *les cartes d'activation motrice obtenues lorsque des sujets observent des actions réalisées avec différents effecteurs correspondent à la carte motrice obtenue lors de la stimulation électrique des mêmes régions corticales* (Penfield & Rasmussen, 1950). En d'autres termes, l'activation prémotrice suit un gradient ventro-dorsal lorsque les effecteurs utilisés pour réaliser les actions observées passent de la bouche à la main, puis au pied. La première preuve d'une implication du système miroir humain dans la reconnaissance des actions réalisées avec la main mais aussi avec d'autres effecteurs a donc été apportée en imagerie cérébrale, suggérant l'existence d'un *mécanisme de résonance observation/exécution dévolu à un répertoire très riche d'actions*. Aucune activation de l'aire de Broca n'ayant été relevée durant l'observation d'actions effectuées par le pied, ces données permettent également de réfuter l'hypothèse d'une activation de cette aire due à la verbalisation interne des actions observées. La présente étude démontre donc *l'existence d'un système miroir chez l'homme incluant une grande partie du cortex prémoteur mais aussi le lobe pariétal*. Ce dernier est toutefois recruté uniquement lorsque les actions observées sont transitives, indiquant qu'une analyse « pragmatique » de l'action soit réalisée alors même que cette action est observée et non exécutée (Jeannerod, 1994 ; Jeannerod et al., 1995 ; Milner & Goodale, 1995).

L'une des propriétés des neurones miroir simiens est qu'ils déchargent lorsque le singe observe l'un de ses congénères réaliser une action, mais aussi lorsque cette action, si tant est qu'elle appartienne à son répertoire moteur, est effectuée par l'expérimentateur. La question qui s'est alors rapidement posée était de déterminer si le système miroir chez l'homme répondait de manière semblable à l'observation d'actions appartenant ou non à notre répertoire moteur. Cette hypothèse a été récemment testée dans deux études d'imagerie cérébrale (Buccino et al., 2004a ; Mason et al., 2004) ayant comparé les activations obtenues lors de l'observation d'actions ou du traitement verbal de mots désignant des actions réalisées par un congénère ou par un animal. Buccino et ses collègues (2004a) ont ainsi demandé à des sujets sains d'observer des actions de la bouche, réalisées par un homme, un singe ou un chien, de deux natures : transitives, communes aux trois espèces (i.e. mordre dans de la nourriture), et communicatives, spécifiques à chaque espèce (i.e. articulation silencieuse - lecture labiale pour l'observateur -, « lip-smacking » silencieux et aboiement silencieux respectivement). Les résultats dans la condition « actions transitives communes » ont révélé, quel que soit l'agent de l'action, des activations des aires visuelles occipitales bilatérales, mais aussi prémotrices (*pars opercularis*) et pariétales bilatérales (lobules pariétaux inférieurs ; Figure 2.11.a). En revanche, lorsque les actions observées, à valeur communicative, étaient spécifiques à chaque espèce, des patterns d'activation différents ont été mis en évidence (Figure

2.11.b). Ainsi, l'aire de Broca (*pars opercularis* gauche) était activée lors de la lecture labiale (en accord avec Calvert & Campbell, 2003 et Campbell et al., 2001), alors que le STS droit était principalement recruté lors de l'observation du « lip-smacking » et de l'aboiement. Les aires occipitales étaient également activées quel que soit l'espèce considérée, les activations étant les moins prononcées dans le cas de l'observation d'actions communicatives propres à l'homme.

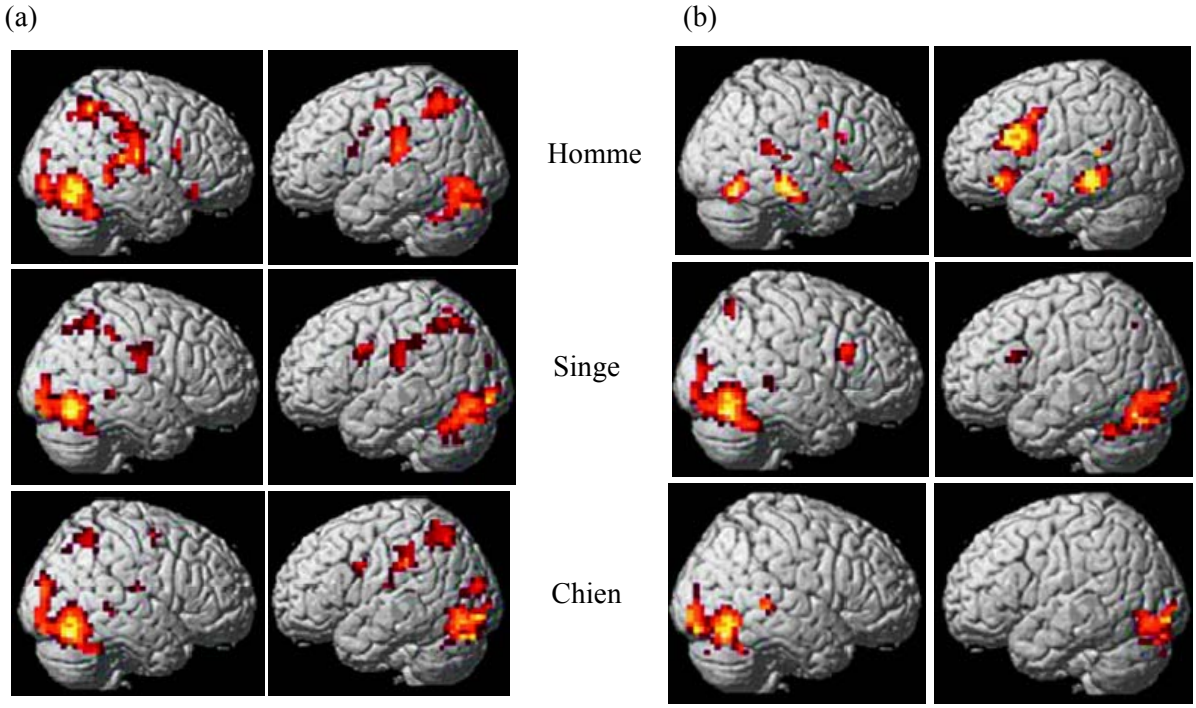


Figure 2.11 : **(a)** Observations d'actions transitives de la bouche (mordre dans de la nourriture), réalisées par un congénère, un singe et un chien. **(b)** Observations d'actions communicatives spécifiques de la bouche, réalisées par un congénère (articulation silencieuse), un singe (« lip-smacking silencieux ») et un chien (aboiement silencieux). *Pris de Buccino et al., (2004a).*

Ces résultats révèlent donc que l'observation d'actions communes à l'homme et à l'animal, bien que très différentes visuellement, active un même réseau d'aires corticales, tandis qu'un pattern d'activation distinct émerge lorsque les actions décrivent des comportements spécifiques à chaque espèce, alors même qu'ils partagent un but commun : communiquer. Les auteurs ont alors conclu que la reconnaissance des actions réalisées par autrui fasse appel à deux mécanismes. Pour les actions appartenant au répertoire moteur de l'observateur, qu'elles soient réalisées ou non par un congénère, un mécanisme de résonance entre la description visuelle de ces actions et leur représentation motrice dans le système moteur de l'observateur serait mis en jeu. A l'inverse, les actions externes à ce répertoire ne pourraient pas « résonner » dans le système moteur de l'observateur et seraient reconnues essentiellement par le biais d'une analyse visuelle. La démonstration d'une activation du système miroir chez le singe lors de l'observation d'actions réalisées au moyen d'outils, alors même que les singes ne sont pas capables d'exécuter ces mêmes

actions (Ferrari et al., 2005), suggère donc une *différence entre les mécanismes de résonance des primates humains et non humains*. Pour les premiers, la résonance ne se produirait que pour les actions possédant une représentation motrice dans le répertoire moteur de l'observateur, tandis que pour les seconds, le système miroir serait activé quand bien même les actions observées ne seraient pas partie intégrante de ces représentations motrices. Mais alors, comment les actions que nous percevons mais que nous n'avons jamais appris à exécuter (e.g. tricoter, skier etc.) sont-elles reconnues ? Activent-elles également le système miroir ? Bien que cette question nécessite encore d'être examinée de manière plus précise, deux éléments de réponse peuvent être apportés.

D'abord, Buccino et ses collègues (2004b) ont décrit une activation des aires « miroir » lors de l'observation et de l'imitation d'actions que les sujets n'avaient jamais appris à réaliser. Des musiciens « naïfs » devaient ainsi observer un guitariste jouer de son instrument, et après cette période d'observation, exécuter les mêmes mouvements. De manière intéressante, leurs résultats ont démontré une activation bilatérale du « circuit miroir » lors de l'observation de ces actions non familières, incluant le lobule pariétal inférieur, le gyrus frontal inférieur postérieur et le gyrus précentral dorsal. Une activation supplémentaire du gyrus frontal médian (BA 46) ainsi que des structures de préparation motrice (AMS) était en outre obtenue lors du délai entre les phases d'observation et d'exécution, suggérant que l'imitation d'actions repose principalement sur l'interaction de l'aire 46 avec le système miroir. Ces résultats suggèrent donc que le système miroir soit impliqué dans des processus d'abstraction du but de l'action, permettant aux individus de reconnaître et d'imiter cette action, qu'ils en aient ou non une expérience motrice (Ferrari et al., 2005). Autrement dit, *le système miroir coderait le but général d'une action, de sorte que nous serions capables de la comprendre, sans savoir, ou sans avoir encore appris à la réaliser*.

Par la suite, Calvo-Merino et al. (2005) ont révélé un degré de correspondance entre l'action observée et les capacités motrices de l'observateur. Aussi l'activation du système miroir est-elle modulée, lors de l'observation d'actions, en fonction du degré d'expertise de l'observateur pour effectuer ces actions. Les auteurs ont demandé à des sujets experts en danse classique et en capoeira (art martial brésilien) de regarder attentivement des séquences vidéo de ballet de danse et de mouvements de capoeira alors que leur activité cérébrale était mesurée en IRMf. Leurs résultats ont révélé des activations « miroir » prémotrice et pariétale, à prédominance gauche, et du STS bilatéral, plus importantes lorsque les sujets possédaient la représentation motrice des actions observées dans leur propre répertoire moteur. Chez les danseurs, l'activité du système miroir était donc plus soutenue pour le ballet et chez les « capoeiristes » pour les mouvements de capoeira. Aucune influence du type de mouvements observés n'a été rapportée chez des sujets contrôle non experts, suggérant que les patterns observés dépendent des habiletés motrices des sujets experts et

non des propriétés visuelles de ces mouvements. Mais les effets observés pourraient également résulter d'une plus grande familiarité visuelle des danseurs avec les mouvements observés plutôt que d'une résonance spécifique avec leurs représentations motrices. Deux arguments viennent réfuter cette alternative. D'une part, aucun effet lié à l'expertise n'a été retrouvé dans le gyrus fusiforme, pourtant recruté dans des tâches de familiarité visuelle et d'apprentissage perceptuel (Gauthier et al., 1999, et Tarr & Gauthier, 2000, cités par les auteurs). D'autre part, Glaser et al. (2004) ont rapporté des effets similaires alors même que la familiarité visuelle des actions avait été contrôlée. Ainsi, chez les danseurs de ballet, certains mouvements sont spécifiques au genre, alors que d'autres sont exécutés à la fois par les femmes et les hommes. En dissociant ces mouvements, les auteurs ont démontré une activation pariétale gauche moins prononcée chez les danseuses lorsqu'elles observaient des mouvements réalisés uniquement par leurs partenaires, en regard de mouvements exécutés soit par elles seules soit par les deux sexes. *Le mécanisme de résonance semble donc spécifiquement adapté au répertoire moteur des individus, suggérant que l'observation d'actions implique une simulation interne de ces actions* (Gallese & Goldman, 1998 ; Jeannerod, 1994).

Ces deux études, bien qu'elles doivent encore être corroborées, suggèrent donc que notre système miroir soit recruté lors de l'observation d'actions qui nous sont familières ou non en termes moteurs, la résonance étant toutefois plus forte pour les actions possédant déjà une représentation dans notre répertoire moteur.

L'ensemble des études d'imagerie cérébrale révèle donc que le système miroir humain est recruté en réponse à l'observation et à l'imitation d'actions transitives et intransitives, mais les données restent confuses quant à sa latéralisation. Certains auteurs ont en effet décrit des patterns d'activation corticale sensiblement latéralisés dans l'hémisphère gauche, alors que d'autres, plus nombreux, ont rapporté des activations bilatérales. Aussi est-il surprenant de constater que les auteurs se soient, jusqu'à très récemment, peu intéressés à cette question. La démonstration d'une correspondance entre la latéralisation du langage et celle du système miroir permettrait pourtant d'accréditer, ou au contraire de réviser, l'hypothèse du système miroir comme germe du langage (Rizzolatti & Arbib, 1998).

II.3.5. Système miroir humain et latéralisation hémisphérique

Deux études, l'une menée en TMS et l'autre en IRMf, ont à l'heure actuelle tenté de déterminer si le système miroir humain présentait un degré de latéralisation conforme à celui du langage (Aziz-Zadeh et al., 2002, 2006a). Aziz-Zadeh et collaborateurs (2002) ont d'abord cherché à savoir si la latéralisation de la facilitation d'excitabilité cortico-spinale lors de l'observation d'actions était similaire à celle du contrôle moteur. Autrement dit, chaque hémisphère est-il plus activé lors de l'observation d'actions de la main controlatérale ? En outre, si le langage a effectivement évolué à partir d'un système miroir primitif, la facilitation d'excitabilité ne devrait-elle pas être plus prononcée sur l'hémisphère gauche dominant du langage ? Pour tenter de répondre à ces questions, les auteurs ont examiné les modulations d'excitabilité des cortex moteurs primaires droit et gauche lors de l'observation de mouvements réalisés avec l'index droit ou gauche. D'une part, et conformément à leur première prédiction, leurs résultats ont révélé une correspondance entre les effets de facilitation cortico-spinale et la latéralisation du système moteur. Aussi l'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles de la main droite était-elle plus élevée lors d'une stimulation hémisphérique gauche, et inversement pour les PEMs enregistrés sur la main gauche (Figure 2.12). Les auteurs ont en outre noté une plus grande sensibilité de l'hémisphère droit à ces effets de facilitation, l'écart d'amplitude entre les PEMs enregistrés sur les muscles des deux mains étant plus important lors d'une stimulation droite. Ces premiers résultats suggèrent donc que, de la même manière que pour l'exécution des actions, l'hémisphère droit soit recruté lors de l'observation d'actions de l'hémicorps controlatéral, alors que l'hémisphère gauche soit impliqué dans l'observation d'actions de la main droite, mais aussi, quoique dans une moindre mesure, de la main gauche (i.e. contrôle moteur bilatéral ; Chen et al., 1997, et Kim et al., 1993, cités par les auteurs). D'autre part, quelle que soit la main sur laquelle les PEMs étaient enregistrés (i.e. PEMs des muscles des mains droite et gauche confondus), la facilitation d'excitabilité corticale n'était pas plus importante pour l'hémisphère gauche en regard du droit. Autrement dit, *les effets de facilitation ne suivaient pas la latéralisation hémisphérique du langage, jetant le trouble sur l'hypothèse d'une évolution du langage à partir du système miroir*. Les auteurs proposent toutefois que l'hémisphère droit participe également au traitement du langage, particulièrement dans ses aspects lexicaux et pragmatiques (Giora et al., 2000 ; Iacoboni & Zaidel, 1996), impliqués, tout comme le système miroir, dans la cognition sociale. Selon eux, leurs résultats ne constitueraient donc pas une preuve formelle réfutant l'hypothèse du système miroir comme fondement du langage, mais pourraient suggérer que le système miroir soit impliqué dans les aspects sociaux du langage plutôt que dans la grammaire.

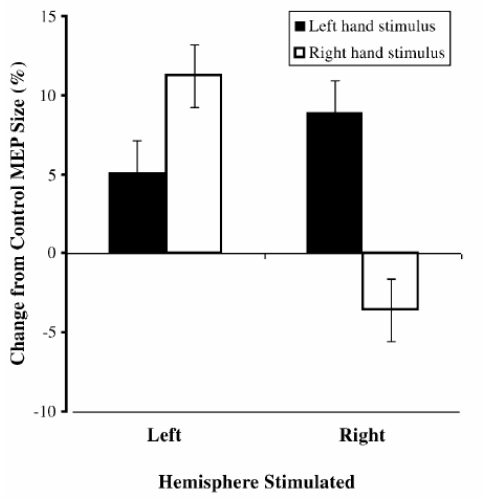


Figure 2.12 : Modulation (en %) des PEMs enregistrés sur les muscles des mains droite et gauche (stimulation hémisphérique gauche et droite respectivement) durant l'observation de mouvements des index droit ou gauche. L'interaction entre l'action observée (index droit ou gauche) et l'hémisphère stimulé est significative, indiquant une plus grande sensibilité de l'hémisphère droit aux effets de facilitation. *Pris d'Aziz-Zadeh et al. (2002).*

Dans une seconde étude, les mêmes auteurs (Aziz-Zadeh et al., 2006a) ont examiné de manière systématique les activations de la *pars opercularis* lors de l'observation, l'imitation et l'exécution de mouvements de pointage de l'index vers une cible. Les actions de la main droite ou gauche étaient présentées dans l'hémichamp visuel droit ou gauche respectivement des sujets, et les réponses (imitation et exécution) étaient données avec la main droite ou gauche respectivement. Leurs résultats IRMf ont démontré une activation *bilatérale* de la *pars opercularis* quel que soit l'hémichamp visuel stimulé (et par conséquent la main observée et celle utilisée pour imiter ou exécuter les mouvements). Cette activation suivait le pattern d'activation miroir « classique », à savoir que le signal IRMf était plus fort dans la condition d'imitation en regard de l'exécution et de l'observation des actions. La *pars opercularis* était en outre recrutée de manière plus prononcée pour les actions observées et exécutées/imitées avec la main ipsilatérale (en accord avec Ehrsson et al., 2000 pour une activation du gyrus frontal inférieur ipsilatéral lors de l'exécution de mouvements des doigts, et Cramer et al., 1999, et Hanakawa et al., 2005, ayant décrit des représentations ipsilatérales des doigts dans le cortex prémoteur ventral).

Ces résultats démontrent donc que les *pars opercularis* droite et gauche sont impliquées dans la reconnaissance et l'imitation des actions d'autrui (en accord avec une méta-analyse de Molnar-Szakacs et al., 2005, cités par les auteurs). *Le système miroir chez l'homme semble donc bilatéral, posant le problème du lien entre l'émergence du langage, et particulièrement de sa latéralisation hémisphérique gauche, et le système miroir*. Selon les auteurs, ces données, loin de rejeter l'hypothèse de Rizzolatti & Arbib (1998), pourraient suggérer que d'autres facteurs aient présidé à la progression vers la dominance hémisphérique gauche du langage. Si la latéralisation du langage humain ne découle pas directement du système miroir visuo-moteur, ne pourrait-elle s'expliquer par

l'existence d'un système miroir latéralisé de reconnaissance des actions via la modalité auditive, celle-là même qui est utilisée pour la communication orale ? De récents travaux ont testé cette hypothèse en examinant les réponses corticales lors de l'écoute de sons associés à des actions (Aziz-Zadeh et al., 2004 ; Gazzola et al., 2005, 2006 ; Hauk et al., 2006 ; Pizzamiglio et al., 2005).

- *Système miroir humain et sons associés aux actions*

Dans une étude en TMS, Aziz-Zadeh et al. (2004) ont démontré une latéralisation de la facilitation d'excitabilité de l'aire motrice de la main lors de la perception de sons se référant à des actions des deux mains (e.g. déchirer du papier, taper sur un clavier). Ainsi, l'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles de la main droite était plus élevée pour ces sons que pour des sons associés à des actions des jambes (e.g. marcher ; Figure 2.13). Aucune différence entre les deux catégories de sons n'était observée lorsque la stimulation magnétique était délivrée sur l'hémisphère droit (PEMs de la main gauche). En outre, les sons d'actions des mains suscitaient des PEMs d'amplitude plus importante lors de la stimulation hémisphérique gauche vs. droite, alors qu'aucune différence interhémisphérique n'est apparue lorsque les sons se référaient à des actions de la jambe. Pour la première fois, *l'existence d'un système miroir auditif latéralisé à gauche a donc été démontrée, ré-accréditant l'hypothèse du système miroir comme germe du langage*. Les auteurs ont notamment suggéré que le système miroir code les actions de manière différente dans les deux hémisphères. Dans l'hémisphère gauche, ces actions seraient représentées sur les plans auditif, visuel et moteur, alors que dans l'hémisphère droit, le codage serait uniquement visuo-moteur. Autrement dit, seules les représentations d'actions latéralisées à gauche renfermeraient le « contenu entier » de ces actions. Selon les auteurs, le plus grand nombre de modalités d'actions représenté dans l'hémisphère gauche dominant du langage aurait donc permis de produire un plus grand nombre de représentations abstraites de ces actions dans cet hémisphère, facilitant l'émergence du langage (Hauser et al., 2002).

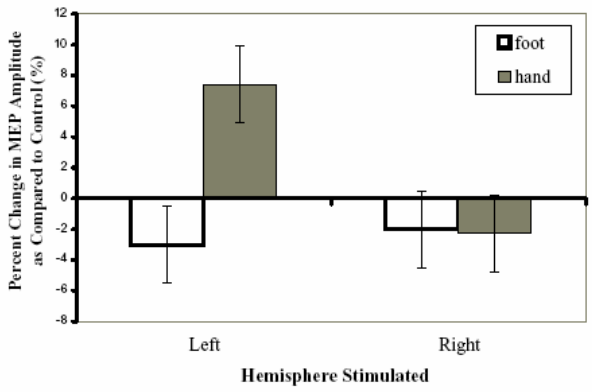


Figure 2.13 : Variations moyennes d'amplitude des PEMs lors de la perception auditive de sons se référant à des actions des mains et des jambes, lors de la stimulation des aires motrices gauche et droite de la main. L'hémisphère gauche est particulièrement sensible au type de stimulus, puisque les PEMs ont une amplitude plus élevée lors de l'écoute des sons associés aux actions de la main vs. de la jambe. Aucune différence n'est observée lors de la stimulation hémisphérique droite. *Pris de Aziz-Zadeh et al. (2004).*

Cette latéralisation du système miroir auditif a été confirmée par la suite. Ainsi, Pizzamiglio et ses collègues (2005) ont rapporté des patterns de réponses EEG distincts lors de l'écoute de sons associés à des actions de la main et de la bouche et de sons qui n'étaient pas spécifiquement liés à des actions. Plus précisément, les sons se référant à des actions corporelles ont suscité une activité dans le STS et le cortex prémoteur *gauches*, l'activation temporale précédant l'activation prémotrice d'environ 10 ms. Un pattern différent était observé pour les sons non associés à des actions, à savoir une activation principalement au niveau des pôles temporaux bilatéraux. Pour les auteurs, *les sons se référant à des actions corporelles activeraient donc des programmes moteurs spécifiques via un système miroir audiovisuel latéralisé à gauche*, tandis que l'identification des autres sons reposerait sur leurs propriétés acoustiques et perceptuelles. Dans une étude EEG, Hauk et collègues (2006) ont quant à eux décrit des patterns d'activation somatotopique distincts lors de la perception passive de claquements des doigts ou de la langue (voir aussi Gazzola et al., 2006 pour une étude en IRMf). Alors que les sons des doigts étaient principalement générés au niveau centro-médian gauche, concordant avec la représentation motrice de la main recrutée pour produire ces sons, ceux de la langue suscitaient une activation des aires inférieures bilatérales, correspondant à la représentation somatotopique de cet effecteur activée lors de la réalisation des mêmes mouvements.

Pour résumer, la perception de sons se référant à des actions corporelles active le système miroir chez l'homme, les effets étant latéralisés à l'hémisphère gauche. Si ces résultats s'accordent avec l'existence d'un mécanisme de résonance entre exécution et observation des actions, indépendamment de l'effecteur utilisé et de la modalité de présentation de ces actions, ils démontrent que le système miroir auditif est plus latéralisé que le système miroir visuel. Conformément à l'hypothèse du système miroir comme fondement du langage, la progression vers la dominance hémisphérique gauche du langage aurait donc pu être facilitée par une composante auditive du système miroir multimodal latéralisée à gauche (Aziz-Zadeh et al., 2006a). Le fait que les neurones miroir audio-visuels chez le singe aient été découverts dans les deux hémisphères cérébraux (Kohler et al., 2002) pourrait en outre laisser penser que la latéralisation gauche du système miroir auditif soit apparue tardivement au cours de l'évolution, probablement chez les grands singes (Cantalupo & Hopkins, 2001, cités par les auteurs), sinon chez l'homme (Aziz-Zadeh et al., 2004).

II.4. Conclusion

Comme nous l'avons décrit tout au long de ce chapitre, les preuves s'accumulent en faveur de l'existence, chez l'homme, d'un système miroir impliqué dans la reconnaissance et l'imitation des actions. Ce système miroir semble partager de nombreuses propriétés avec celui découvert chez le singe. Il est ainsi recruté lors de l'observation d'actions de la main, de la bouche et du pied, d'actions réalisées au moyen d'outils (en contrepartie d'une longue phase d'habituation visuelle chez le singe) et d'actions présentées de manière auditive. Il est également activé lorsque les actions observées sont réalisées par des individus appartenant à une autre espèce, à la condition toutefois que ces actions appartiennent potentiellement au répertoire moteur de l'observateur. Pour les actions externes à ce répertoire, la reconnaissance serait au contraire basée sur une analyse visuelle. Mais ce système possède également ses propres caractéristiques telles que le fait d'être activé, quoique de façon moindre, durant l'observation d'actions intransitives, ou de participer fortement à l'imitation complexe d'actions, capacité unique à l'homme. L'ensemble de ces données supporte donc l'hypothèse selon laquelle un mécanisme de résonance entre exécution et observation des actions pourrait être à la base de l'émergence du langage (Arbib, 2002, 2004 ; Iacoboni, 2005 ; Rizzolatti & Arbib, 1998 ; Rizzolatti et al., 2001 ; Rizzolatti & Fadiga, 2004). Il nous permettrait en effet de comprendre les actions d'autrui, et d'interagir en conséquence avec celui-ci, fondement même de la communication et des interactions sociales (Gallese & Goldman, 1998). Les déficits d'activation du système miroir chez les enfants autistes semblent supporter cette hypothèse (Dapretto et al., 2006 ; Fecteau et al., 2006 ; Gallese, 2006 ; Hadjikhani et al., 2005 ; Oberman et al., 2005).

Ce regain d'intérêt en faveur de l'hypothèse d'une origine motrice du langage a jeté les bases d'un vaste courant de recherches, en plein essor actuellement, et dans lequel s'inscrit ce travail de thèse. La suite de cette introduction s'attachera à présenter l'ensemble des résultats disponibles à ce jour, visant à révéler les liens supposés entre langage et motricité manuelle.

III. Liens entre langage et motricité

La découverte d'un système miroir chez l'homme et les interprétations fortes qui en ont découlé quant à un partage des substrats neuronaux entre production/reconnaissance des actions et langage ont suscité un intérêt croissant en neurosciences cognitives ces dernières années. De nombreux travaux se sont ainsi attachés à examiner les liens entre langage et système moteur, à la fois sur le versant de la production et de la perception linguistiques. Dans la suite, nous présenterons d'abord les études ayant examiné les interactions potentielles entre productions linguistique et motrice, puis celles attestant de liens entre perception linguistique, auditive ou visuelle, et système moteur. Nous terminerons en décrivant les résultats des travaux ayant évalué plus précisément l'impact du sens des mots sur la motricité manuelle fine.

III.1. Productions linguistique et motrice

L'influence de la motricité sur la production linguistique a principalement fait l'objet d'études comportementales ayant utilisé les techniques d'analyses de la cinématique des mouvements et du spectre vocal. Mais les études menées en TMS ont également apporté leur part de contribution en évaluant l'influence inverse de la production orale sur l'état du système moteur. Nous décrirons d'abord les résultats obtenus dans les études comportementales, nous présenterons ensuite les études de TMS.

Au niveau comportemental, les liens entre langage et motricité manuelle fine ont été évalués via la production de syllabes, unités élémentaires du discours (Gentilucci, 2003a ; Gentilucci et al., 2001, 2004a, 2004b pour une étude comparative chez les adultes et les enfants ; Gentilucci & Bernardis, 2006), mais aussi de mots (Bernardis & Gentilucci, 2006). Gentilucci et al. (2001) ont par exemple décrit une influence de l'exécution d'un mouvement de préhension sur la prononciation simultanée de syllabes. Dans leur tâche, des participants devaient saisir des objets de petite ou de grande taille avec la main droite, tout en prononçant les syllabes inscrites sur ces objets. La cinématique d'ouverture de la bouche et le spectre vocal étaient mesurés. Leurs résultats ont révélé un effet significatif de la réalisation du mouvement sur l'ouverture de la bouche (i.e. pic de vitesse d'ouverture et ouverture maximale plus grands lors de la saisie du grand objet). La taille de l'objet a également influencé le spectre vocal, à savoir que la puissance vocale maximale était plus importante si les sujets saisissaient le grand objet. Des résultats similaires ont par la suite été obtenus par Gentilucci (2003a) et Gentilucci et al. (2004ab) ayant examiné l'influence de

l'*observation* d'actions sur la production syllabique. Dans un paradigme identique à celui précédemment décrit, Gentilucci (2003a) a ainsi rapporté une plus grande ouverture de la bouche et une émission vocale plus importante (i.e. augmentation d'amplitude des formants[6] F0 et F1) lorsque des sujets prononçaient une syllabe alors qu'ils observaient l'expérimentateur saisir un grand objet en regard d'un plus petit objet.

Ainsi, l'exécution et l'observation d'un mouvement de préhension semblent affecter à la fois l'ouverture de la bouche et le système articulatoire permettant la prononciation des syllabes, renforçant, selon les auteurs, l'hypothèse de liens fonctionnels spécifiques entre langage et motricité. Gentilucci (2003a) a notamment suggéré que *l'observation du mouvement de préhension ait activé, chez les sujets, la préparation du même acte moteur*, *que celui-ci soit réalisé avec la main ou la bouche*. Afin de conforter son hypothèse, il cite les travaux de Gentilucci et al. (2001) quant à une influence réciproque entre des mouvements réalisés par différents effecteurs distaux. Ainsi, l'exécution de mouvements de saisie avec la main peut influencer l'ouverture simultanée de la bouche, alors que la même tâche motrice réalisée avec la bouche affecte l'ouverture de la main. Selon les auteurs, la commande motrice de saisie d'objets serait envoyée aux circuits neuronaux contrôlant les mouvements des effecteurs distaux, de sorte que la réalisation d'un mouvement de la main activerait implicitement la préparation du même acte réalisé avec la bouche. Gentilucci (2003a) a alors interprété les effets observés sur la prononciation syllabique dans le cadre de cette hypothèse : l'exécution et l'observation de la saisie avec la main auraient activé un programme moteur de saisie avec la bouche. A son tour, ce programme moteur aurait influencé l'émission vocale. Autrement dit, l'exécution/observation d'actions manuelles, activant les représentations motrices de la main, aurait pu « accéder » aux représentations motrices de la bouche, impliquées dans la production verbale. Un bémol peut toutefois être apporté à cette interprétation : l'effet observé sur la production vocale pourrait n'être qu'un effet moto-moteur. Aussi, compte tenu de la proximité spatiale des représentations motrices de la main et de la bouche (Cavada, 2001 ; Matelli & Luppino, 2001 ; Rizzolatti et al., 1988), l'exécution du mouvement de préhension avec la main aurait pu « contaminer » le mouvement exécuté avec la bouche pour produire la syllabe. Une plus grande ouverture de la bouche aurait alors pu conduire à une émission vocale plus forte, effet qui ne serait pas spécifique des liens entre langage et motricité. De la même manière, une simple coactivation des motricités manuelle et orofaciale, non spécifique au langage, pourrait être à

[6] Un formant est un pic d'amplitude (zone de fréquences plus intense) dans le spectrogramme sonore. Il est déterminé par l'intensité du son à une fréquence donnée. Le nombre des formants, selon les caractéristiques du résonateur (volume, forme et ouverture), est variable : d'un seul à (théoriquement) une infinité. Néanmoins, du point de vue perceptif, seuls quelques-uns d'entre eux jouent un rôle central au niveau de la parole. Par exemple, on peut caractériser toute voyelle en ne tenant compte que de ses trois premiers formants (F1, F2, F3).

l'origine des effets obtenus dans la condition d'observation. Si l'observation du mouvement manuel a conduit à la préparation d'un acte de saisie avec la bouche, rien n'indique en effet que ce mouvement soit sélectif de l'articulation de la syllabe, et donc du langage.

En résumé, selon les auteurs (Gentilucci et al., 2001 ; Gentilucci, 2003a), l'ensemble de ces résultats supporterait « l'existence de substrats neuronaux communs aux représentations linguistiques exprimées par les gestes articulatoires et aux représentations motrices des gestes manuels », fondement de l'hypothèse d'une origine motrice du langage (Rizzolatti & Arbib, 1998). Comme nous l'avons mentionné, les éléments apportés semblent néanmoins insuffisants pour soutenir franchement une telle hypothèse.

Gentilucci et al. (2004ab) se sont ensuite intéressés à l'influence de l'exécution d'un autre type de mouvement, celui de « porter un objet à la bouche », sur la prononciation syllabique. Si le langage humain dérive d'un système de communication gestuelle, outre le mouvement de préhension, d'autres mouvements liant le bras à la bouche auraient en effet pu appartenir au répertoire d'actions de ce système. Les deux types de mouvements pourraient alors influencer sélectivement la production langagière. Afin de tester cette hypothèse, les auteurs (2004a) ont demandé à des sujets sains d'exécuter ou d'observer des mouvements de « porter un fruit à la bouche » et de prononcer la syllabe BA en fin de course du mouvement. Dans trois conditions supplémentaires, soit les sujets émettaient une vocalisation n'existant pas dans la langue italienne (OE) en lieu et place de la syllabe, soit ils observaient l'expérimentateur mimer l'action avec la main ou à l'aide d'un effecteur non biologique (en absence de fruit ; l'expérimentateur n'ouvrait pas la bouche). Les mouvements étaient réalisés sur une cerise (objet de petite taille) ou une pomme (objet de grande taille). D'une part, les résultats ont révélé que l'exécution et l'observation des mouvements transitifs *et* intransitifs (mime) ont affecté l'émission vocale (i.e. augmentation d'amplitude du formant F2 lorsque l'objet porté à la bouche était la pomme). L'obtention du même pattern de résultats, que l'action observée soit réalisée sur le fruit ou simplement mimée, a conduit les auteurs à écarter l'éventualité d'un effet purement lié à l'observation du fruit ou de l'ouverture de la bouche de l'expérimentateur. Elle est également congruente avec les études ayant décrit l'existence d'un système miroir impliqué dans la reconnaissance des actions transitives mais aussi intransitives chez l'homme (Buccino et al., 2001, 2004a ; Fadiga et al., 1995 ; Maeda et al., 2002). D'autre part, un effet a été obtenu sur la cinématique d'ouverture de la bouche (i.e. latence et amplitude du pic d'ouverture plus grandes lors de la saisie de la pomme) uniquement lorsque les mouvements observés étaient transitifs, c'est-à-dire lorsque l'expérimentateur ouvrait la bouche

pour croquer le fruit (en accord avec Gentilucci et al., 2001, et Gentilucci, 2003a). Cet effet ne pourrait-il toutefois simplement résulter de l'imitation de l'ouverture de la bouche par les sujets ? Enfin, aucun effet sur le spectre vocal n'a été retrouvé lorsque les participants devaient produire la vocalisation (OE) ou lorsque le mime du mouvement observé était réalisé avec l'effecteur non biologique. Ces données semblent donc conforter l'idée (i) de liens *spécifiques* entre système linguistique et motricité et (ii) que le stimulus biologique en mouvement soit un pré-requis nécessaire à l'émergence des liens entre langage et motricité (Gentilucci, 2003a). Conformément à leurs précédentes interprétations, les auteurs ont suggéré que l'exécution et l'observation du mouvement manuel de « porter un fruit à la bouche » aient implicitement activé la préparation du mouvement de « manipuler de la nourriture avec la bouche » (i.e. mâcher). La représentation motrice de cet acte aurait alors influencé l'ouverture de la bouche mais aussi l'émission de la voyelle « a » (F2) lors de la prononciation de la syllabe. La même critique d'un effet moto-moteur de la main à la bouche, plutôt que spécifique des liens entre langage et motricité, peut là encore s'appliquer à cette interprétation. Les effets obtenus uniquement sur le spectre vocal, et non sur la cinématique d'ouverture de la bouche, lors de l'observation de mouvements intransitifs pourraient quant à eux suggérer une influence directe de la motricité manuelle sur la motricité du larynx pour la production vocale.

Pour Gentilucci et al. (2004a), l'hypothèse formulée permettrait également de rendre compte des effets distincts de l'exécution/observation du mouvement de « porter un fruit à la bouche » et du mouvement de préhension manuelle sur la production syllabique (voir aussi Gentilucci et al., 2004b). En effet, alors que le premier mouvement a principalement affecté le formant F2, le deuxième a surtout influencé F1. Les deux types d'actions semblent ainsi induire des changements distincts d'articulation et de positionnement de la bouche, et par conséquent, influencent la production vocale de manière différente. En d'autres termes, « les conséquences motrices des actions manuelles seraient transcrites en postures articulatoires spécifiques affectant les formants ». Gentilucci et al. (2004b) ont même proposé que certaines voyelles puissent dériver de différentes actions manuelles. Selon cette hypothèse, certains phonèmes découleraient de postures articulatoires de la bouche induites par des gestes manuels particuliers : ces phonèmes auraient émergé pour exprimer le but d'une action manuelle. Ces sons liés aux actions auraient été initialement utilisés pour communiquer entre individus de la même espèce (e.g. le son associé au mouvement de préhension aurait eu le sens de « prendre possession de », alors que celui associé au geste de porter à la bouche aurait signifié « objet comestible »). Puis, les interactions sociales se complexifiant, les hommes auraient ajouté d'autres phonèmes à ces sons afin de construire des mots plus élaborés et d'en préciser le sens. Certains aspects du sens original de ces phonèmes persisteraient toutefois,

rendant compte, pour les auteurs, des effets de la motricité manuelle sur la production syllabique. L'hypothèse avancée par Gentilucci et collègues (2004b) ne semble toutefois reposer que sur de pures spéculations et paraît difficile à corroborer au vu des données disponibles actuellement.

L'ensemble des résultats comportementaux présentés démontre donc que l'exécution, et même l'observation d'actions manuelles, qu'elles soient transitives ou non, peuvent influencer la production syllabique. Si les auteurs suggèrent que ces données s'accordent clairement avec l'hypothèse d'un système primitif « miroir » basé sur la communication brachio-manuelle comme précurseur du langage (Corballis, 2002 ; Rizzolatti & Arbib, 1998), les effets observés pourraient néanmoins émerger comme conséquence d'une co-activation des motricités manuelle et orofaciale, cette dernière n'étant pas nécessairement spécifique aux gestes articulatoires et donc au langage.

Comme nous l'avons mentionné plus haut, les études menées en TMS se sont intéressées à l'influence de la production verbale sur l'excitabilité du système moteur (Floël et al., 2003 ; Meister et al., 2003 ; Tokimura et al., 1996). Tokimura et ses collègues (1996) ont par exemple décrit une augmentation d'amplitude des potentiels évoqués moteurs (PEMs) enregistrés sur les muscles de la main droite (stimulation hémisphérique gauche) lors de la lecture de textes à voix haute. Aucun effet facilitateur n'a été observé lorsque la stimulation était délivrée dans l'hémisphère droit non dominant du langage (PEMs sur la main gauche). Pour la première fois, des *effets latéralisés de la production linguistique sur le système moteur manuel ont donc été mis en évidence* (mais voir Floël et al., 2003 pour des effets bilatéraux). Plus récemment, Meister et ses collègues (2003) ont demandé à des sujets sains de lire à voix haute des noms concrets isolés ou en triplets (non liés sémantiquement), alors que les aires motrices de la main et de la jambe de leurs deux hémisphères étaient stimulées. L'utilisation de stimuli de différentes longueurs leur a ainsi permis de déterminer si l'augmentation potentielle d'excitabilité motrice lors de la lecture n'était induite qu'au début de la production ou persistait pendant toute la durée de l'articulation. En outre, la TMS était délivrée à différents intervalles, soit avant, pendant ou après la tâche verbale (Figure 3.1.a pour la séquence temporelle des stimuli). Conformément aux résultats de Tokimura et al. (1996), ils ont démontré une augmentation de l'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles de la main droite lorsque la stimulation était appliquée sur le cortex moteur gauche *pendant* la lecture (Figure 3.1.b). Aucun effet n'est apparu pour les stimulations précédant et suivant la tâche verbale, ni pour celles appliquées sur l'hémisphère droit. Enfin, la tâche verbale n'affectait pas l'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles de la jambe (i.e. stimulation de l'aire motrice de la jambe), soulignant le

rôle de la motricité *manuelle* dans le traitement du langage. Ces résultats confirment donc que *la production linguistique peut affecter l'excitabilité corticale motrice, les effets étant restreints à l'hémisphère gauche*. En outre, une corrélation entre les effets facilitateurs et la durée de la tâche verbale a été mise en évidence, suggérant des *liens fonctionnels spécifiques entre langage et système moteur*. Ainsi, l'augmentation des PEMs enregistrés sur la main droite durait tant que la tâche verbale était en cours (Figure 3.1.b).

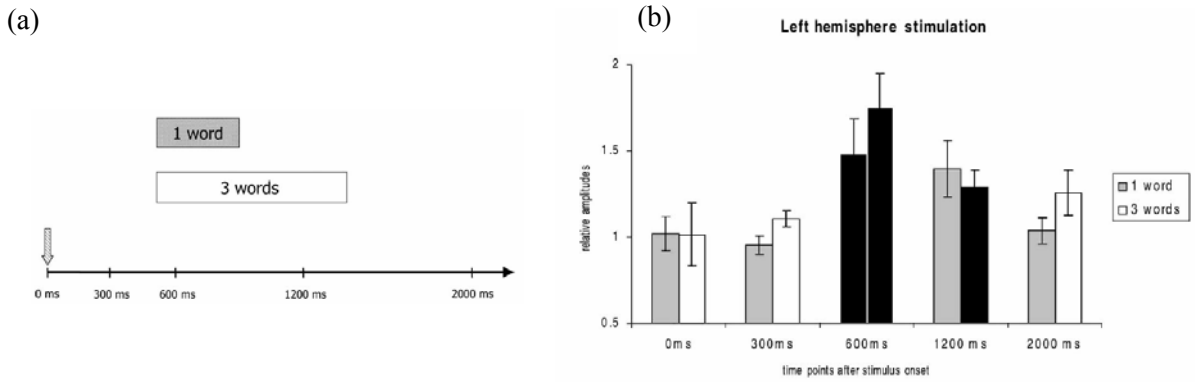


Figure 3.1 : ***(a) Séquence temporelle des stimuli.*** La flèche indique le moment de présentation des stimuli (mots isolés ou triplets de mots). En moyenne, les temps de réponse des sujets étaient de 500 ms (i.e. la production orale débutait au temps t = 500 ms). La durée moyenne de prononciation des mots isolés était de 400 ms (barre horizontale grise) et celle des triplets de mots de 1000 ms (barre horizontale blanche). Les stimulations magnétiques étaient délivrées à différents intervalles après la présentation des mots : 0, 300, 600, 1200 et 2000 ms. ***(b) Résultats.*** Amplitude moyenne des PEMs enregistrés sur les muscles de la main droite, lors de la stimulation du cortex moteur gauche. Les résultats sont présentés pour les différents temps de stimulation magnétique. Les barres noires indiquent les conditions significativement différentes de la ligne de base. L'effet facilitateur était observé lors d'une stimulation à 600 ms, soit 100 ms après le début de la production orale, pour les mots isolés et en triplets. Pour les triplets, il était également obtenu pour une stimulation à 1200 ms (la tâche de production de ces triplets était encore en cours alors que celle des mots isolés était terminée). *Pris de Meister et al. (2003).*

Ces études menées en TMS démontrent donc clairement un recrutement de l'aire motrice gauche de la main lors de la production linguistique, témoin probable des connexions étroites entre les centres du langage et le système moteur manuel établies lors du développement du langage. De la même manière que pour les études comportementales, un effet moto-moteur pourrait néanmoins être partiellement à l'origine des résultats obtenus. En raison de la proximité spatiale des représentations motrices de la main et de la bouche, la réalisation de mouvements avec la bouche lors de la lecture à voix haute pourrait affecter l'excitabilité motrice de l'aire de la main sans que cette influence soit spécifique au langage. Le fait que les effets soient latéralisés dans l'hémisphère gauche, dominant du langage, conforte toutefois l'hypothèse de liens intimes entre production verbale et motricité manuelle.

Comme nous l'avons décrit au travers de la revue des différentes études menées jusqu'à présent, la production linguistique semble activer des aires corticales initialement dévolues à la motricité

manuelle, mais qui, au cours de l'évolution, auraient été recrutées dans un but communicatif, devenant ainsi les aires « précurseurs » du langage humain. Qu'en est-il alors de la perception du langage ? Si comme le postule la théorie motrice de la perception du langage, les processus de production et de perception linguistiques partagent des substrats neuronaux communs, la perception de mots devrait influencer l'excitabilité corticale motrice de la même manière. Nous allons maintenant présenter les travaux, menés en TMS, ayant examiné cette hypothèse.

III.2. Perception linguistique et système moteur

Dans la première étude portant sur l'interaction potentielle entre perception du langage et système moteur, Fadiga et al. (2002) ont examiné les changements d'excitabilité de l'aire motrice primaire gauche de la *langue* lors de l'écoute passive de mots. Contrairement aux études précédemment décrites focalisées sur la motricité manuelle ou la stimulation de l'aire motrice de la main lors de la production verbale, les auteurs ont donc choisi de tester plus directement les liens supposés entre perception et production linguistiques dans la théorie motrice de la perception du langage (Liberman et al., 1967 ; Liberman & Mattingly, 1985 ; Liberman & Whalen, 2000). Pour rappel, cette théorie stipule que ce qui est reconnu dans toute communication orale ne sont pas les sons composant les mots, mais les gestes articulatoires réalisés pour produire ces sons. La production et la perception de langage partageraient ainsi un répertoire moteur commun : des gestes articulatoires inhérents à ce répertoire seraient générés chez l'auteur d'un message, alors que ce même répertoire de gestes serait activé chez le destinataire du message selon un mécanisme de résonance motrice évoquée de manière acoustique. Pour tester cette hypothèse, Fadiga et collègues (2002) ont mesuré, en TMS, les variations d'excitabilité de l'aire motrice de la langue lors de la perception auditive de stimuli requérant des mouvements de la langue pour être produits. Plus précisément, des sujets devaient écouter des mots et pseudo-mots contenant la double consonne « rr », nécessitant un fort recrutement de la langue pour être prononcée, ou la double consonne « ff » ne nécessitant pas de contribution particulière de cet effecteur. La TMS était délivrée, 100 ms après le début de présentation de la double consonne, sur l'aire motrice gauche de la langue, et les PEMs étaient enregistrés sur les muscles de la langue. Deux résultats principaux ont été obtenus : d'abord, l'amplitude des PEMs augmentait lors de l'écoute des mots et pseudo-mots contenant la double consonne « rr » en regard de « ff » (Figure 3.2) ; ensuite, la facilitation motrice était plus prononcée lorsque les stimuli étaient des mots de la langue italienne par rapport à des pseudo-mots,

suggérant un effet du sens des mots, probablement inféré dès l'écoute de la première syllabe des stimuli.

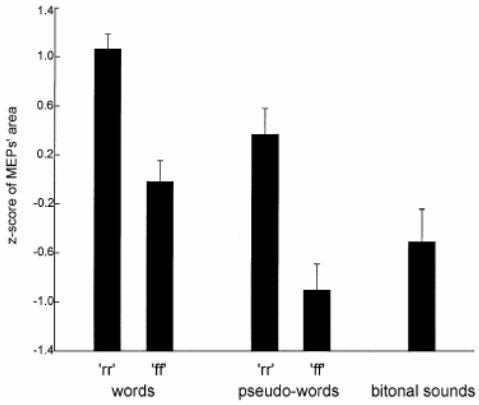


Figure 3.2 : Valeurs moyennes des PEMs normalisés pour tous les sujets dans chaque condition. « rr » et « ff » désignent les doubles consonnes contenues dans les stimuli (mots ou pseudo-mots). La condition contrôle d'écoute de sons bitonaux est également représentée. *Pris de Fadiga et al. (2002).*

L'écoute passive de stimuli verbaux active donc automatiquement et spécifiquement les centres moteurs de production verbale. *Les phonèmes impliquant un fort recrutement de la langue pour être prononcés produisent automatiquement, lorsqu'ils sont entendus, une activation des centres moteurs contrôlant les muscles de la langue chez le destinataire du message*. En outre, cette activation se produit alors même que les sujets ne doivent ni répéter les stimuli entendus ni même y répondre. Ces résultats étayent donc la théorie motrice de la perception du langage, et de fait le modèle du système miroir, en démontrant que *les phonèmes sont reconnus et compris lorsque les deux protagonistes d'une conversation partagent le même répertoire moteur articulatoire*. Des études récentes menées en IRMf viennent également conforter ces données (Pulvermüller et al., 2006 ; Wilson et al., 2004). Pulvermüller et al. (2006) ont par exemple démontré des activations distinctes au sein même du cortex précentral lors de la perception auditive de syllabes commençant par les sons [p] et [t], c'est-à-dire nécessitant un recrutement des lèvres et de la langue respectivement pour être produits. Plus intéressant, ce pattern d'activation suivait l'organisation somatotopique des cortex moteur et prémoteur observée lors de l'articulation de ces mêmes syllabes mais aussi lors de la réalisation de mouvements non verbaux des lèvres et de la langue. Ainsi, lorsque le son [t] était entendu ou produit, ou encore lorsque les sujets exécutaient des mouvements de la langue, une aire précentrale inférieure était recrutée. Pour le son [p], l'activation était également localisée dans le cortex précentral, mais de manière plus dorsale et ventrale par rapport à celle observée pour le son [t]. Autrement dit, *la perception linguistique engage des circuits moteurs spécifiques identiques à ceux qui contrôlent les muscles recrutés lors de la production verbale*. Ces données corroborent l'idée que l'information relative aux caractéristiques articulatoires et motrices des phonèmes soit activée lors de la perception linguistique. Par ailleurs, elles suggèrent l'existence d'un *substrat neuronal commun, dans le cortex précentral, aux processus phonologiques*

articulatoires et perceptuels et aux processus moteurs non linguistiques. Le cortex précentral, incluant les cortex moteur primaire et prémoteur, participerait donc à la fois à la planification et à l'exécution articulatoires et à la perception des sons verbaux.

D'autres études en TMS ont confirmé l'existence de liens spécifiques entre perception linguistique et système moteur, aussi bien lors de la stimulation des aires motrices bilatérales de la main (Floël et al., 2003) que de la perception, non plus seulement auditive mais aussi visuelle, de langage (Sundara et al., 2001 ; Watkins et al., 2003 ; Watkins & Paus, 2004). Floël et al. (2003) ont ainsi démontré une augmentation des PEMs enregistrés sur les muscles des deux mains lorsque des sujets écoutaient passivement des histoires et des phrases (en désaccord avec Tokimura et al., 1996 pour des effets latéralisés à gauche lors de la production verbale). *La perception de langage ne semble donc pas seulement activer les muscles directement impliqués dans la production verbale (Fadiga et al., 2002), mais aussi les représentations motrices des gestes manuels* (en accord avec les résultats sur les liens entre production verbale et motricité manuelle). La démonstration d'une activation bilatérale des aires motrices de la main lors de la perception auditive de matériel verbal semble toutefois en désaccord avec les études ayant rapporté la présence d'un système miroir de perception des sons d'actions latéralisé à gauche (Aziz-Zadeh et al., 2002 ; Gazzola et al., 2006 ; Pizzamiglio et al., 2005). Le fait que les stimuli utilisés par Floël et al. (2003) soient des phrases, et non des mots isolés, et qu'elles ne désignent pas particulièrement des actions manuelles pourrait rendre compte de cette divergence. Watkins et al. (2003) ont quant à eux évalué les changements d'excitabilité motrice lors de la perception auditive et visuelle de langage. Dans les conditions de perception auditive, les sujets devaient écouter un texte ou des sons non verbaux (e.g. son de cloche). Dans les conditions de perception visuelle, ils devaient observer des mouvements verbaux des lèvres ou des mouvements des yeux. La TMS était délivrée sur les aires motrices du visage et de la main, et les PEMs étaient enregistrés sur les muscles des lèvres et de la main droite. Les résultats ont révélé une facilitation des PEMs induits sur les muscles des lèvres, uniquement lors de la stimulation hémisphérique gauche, à la fois dans les conditions de perception auditive et visuelle de langage (en accord avec Fadiga et al., 2002 pour la perception auditive, mais en désaccord avec Nishitani et al., 2002 pour la perception visuelle de mouvement verbaux et non verbaux de lèvres). Aucun effet n'a été obtenu lors de la stimulation de l'aire motrice droite du visage, de l'aire motrice gauche de la main, ou encore lors de la perception d'items non verbaux (Figure 3.3). Ces résultats divergent donc de ceux obtenus dans les précédentes études quant à une influence de la production verbale sur l'excitabilité motrice manuelle gauche (Meister et al., 2003 ; Tokimura et al., 1996), ou encore quant à des effets facilitateurs de l'écoute de textes/phrases sur les PEMs des deux mains (Floël et al., 2003). Ces différences ne semblent pas pouvoir s'expliquer en termes de seuils de

stimulation ou de matériel verbal utilisé. L'hétérogénéité des populations de participants recrutées pourrait éventuellement constituer un facteur d'influence : alors que les participants de Floël et al. (2003) présentaient une dominance hémisphérique gauche avérée pour le langage, des sujets gauchers (Tokimura et al., 1996) ou dont la latéralité manuelle n'était pas précisée (Meister et al., 2003 et Watkins et al., 2003) ont participé aux autres études.

Les résultats de Watkins et al. (2003) s'accordent par contre avec la prédiction de la théorie motrice de la perception du langage (Liberman et al., 1967 ; Liberman & Mattingly, 1985 ; Liberman & Whalen, 2000), mais aussi avec les études ayant rapporté une dominance hémisphérique gauche lors de tâches de lecture sur les lèvres (Burt & Perrett, 1997 ; Campbell, 1987). *La perception linguistique, qu'elle soit auditive ou visuelle, augmente donc l'excitabilité des unités motrices sous-tendant la production, particulièrement dans l'hémisphère gauche.* Conformément au modèle du système miroir (Rizzolatti & Arbib, 1998 ; Rizzolatti et al., 2001), les auteurs ont proposé que *les changements d'excitabilité corticale motrice observés lors de la perception linguistique soient impliqués dans l'imitation, la reconnaissance et la compréhension des sons et mouvements verbaux.*

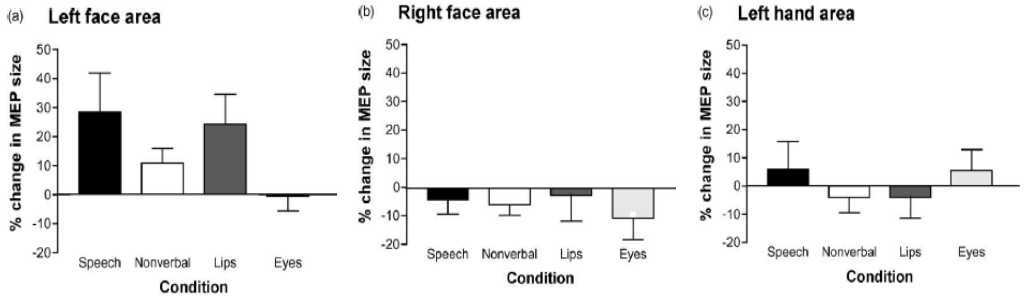


Figure 3.3 : Changements d'amplitude des PEMs (en % par rapport à la condition contrôle : perception de bruits blancs et d'items visuels neutres) enregistrés sur les muscles des lèvres et de la main droite lors de la perception auditive et visuelle de langage et d'items non verbaux. **(a)** Stimulation de l'aire motrice gauche du visage. **(b)** Stimulation de l'aire motrice droite du visage. **(c)** Stimulation de l'aire motrice gauche de la main. Speech, perception auditive de textes ; Nonverbal, perception auditive de sons non verbaux ; Lips, perception visuelle de mouvements verbaux des lèvres ; Eyes, perception visuelle de mouvements oculaires. *Pris de Watkins et al. (2003).*

Ces données révèlent l'existence de liens très forts entre perception et production linguistiques, la perception influençant l'état du système moteur directement ou indirectement impliqué dans la production (aires motrices de la bouche ou de la main respectivement). Toutefois, aucune étude jusqu'à présent n'a permis d'identifier précisément les régions cérébrales responsables de ce mécanisme de « résonance » dans le système moteur. En combinant les techniques de TMS et de TEP, Watkins et Paus (2004) ont tenté d'apporter de premiers éléments de réponse à cette question. Dans le même paradigme que celui utilisé par Watkins et al. (2003), ils ont stimulé l'aire motrice gauche du visage et ont parallèlement enregistré les variations de débit sanguin cérébral lors de la

perception auditive et visuelle de langage. D'une part, les résultats en TMS ont mis en évidence une augmentation significative des PEMs enregistrés sur les muscles des lèvres lors de l'écoute de textes en regard de bruits blancs. En revanche, et contrairement à Watkins et al. (2003), aucun effet facilitateur n'a été obtenu lors de la perception visuelle de mouvements verbaux des lèvres. Les auteurs ont interprété ces différences en termes de changements méthodologiques dus à l'adaptation à la technique de la TEP. D'autre part, les résultats en TEP ont révélé une *activation spécifique du gyrus frontal inférieur gauche* dans les deux conditions testées. Enfin, et plus intéressant encore, des analyses de régression ont montré que la région operculaire du gyrus frontal inférieur gauche, correspondant à l'aire de Broca, constituait la principale région dans laquelle les changements de débit sanguin étaient corrélés aux changements d'excitabilité motrice dans la condition de perception auditive de textes. Ces données démontrent donc que *la facilitation d'excitabilité motrice lors de la perception linguistique est associée à une activation de l'aire de Broca*, supportant un rôle actif de cette région dans la modulation, soit directement soit via le cortex prémoteur ventral, du cortex moteur primaire. Elles s'accordent également avec les résultats de Nishitani et Hari (2002), ayant mis en évidence un réseau d'activation s'étendant de la région temporale supérieure à l'aire de Broca puis au cortex moteur primaire lors de l'observation de mouvements verbaux ou non de la bouche. Watkins et Paus (2004) ont alors suggéré l'existence d'un réseau cortical similaire impliqué dans la perception linguistique, au sein duquel *l'aire de Broca « amorcerait » le système moteur sous-tendant la production verbale lors de la perception, quand bien même aucune production orale explicite ne serait requise.*

En résumé, les études menées en TMS ont révélé un recrutement spécifique des représentations motrices primaires de la bouche et de la main lors de la perception de langage. Toutefois, si elles suggèrent un partage de substrats neuronaux entre langage et motricités manuelle et orofaciale, les données disponibles ne permettent pas de décider si les aires recrutées participent uniquement au traitement du langage ou si elles jouent également un rôle dans les comportements moteurs. Dans la suite, nous présenterons des résultats, recueillis au niveau comportemental, favorisant la deuxième alternative. En outre, et pour la première fois, les travaux ont cherché à déterminer si le sens des mots pouvait interagir sélectivement avec la performance motrice. Jusqu'à présent en effet, les études comportementales et TMS avaient évalué la production syllabique et la lecture ou la perception de textes sans réellement examiner l'impact du sens des mots. Si une tentative dans ce sens a été proposée par Bernardis et Gentilucci (2006) lors de la prononciation de mots et de la réalisation des gestes symboliques correspondants, les données ci-après démontrent quant à elles

l'existence de liens spécifiques entre les processus sémantiques de traitement des mots et le contrôle moteur.

III.3. Perception du sens des mots et motricité manuelle fine

L'hypothèse de l'existence de substrats neuronaux communs au traitement sémantique des mots et au contrôle moteur manuel a été testée dans diverses études comportementales (Gentilucci & Gangitano, 1998 ; Gentilucci et al., 2000 ; Gentilucci, 2003b ; Glover & Dixon, 2002 ; Glover et al., 2003). Si la perception des mots engage effectivement les zones motrices de contrôle moteur, alors le traitement du sens de ces mots devrait affecter sélectivement la performance motrice manuelle. Plus précisément, les auteurs ont évalué l'impact potentiel de la lecture automatique des mots sur la cinématique d'un mouvement de préhension. Il est en effet admis que la présentation de mots active automatiquement leurs représentations sémantiques et phonologiques en mémoire, même si l'attention des lecteurs « malgré eux » n'est pas focalisée sur ces mots (McLeod, 1991 ; Posner et al., 1988 ; Posner & Petersen, 1990). Les auteurs ont alors supposé que ces représentations, engagées implicitement, pourraient affecter l'analyse descriptive des objets, nécessaire à toute transformation visuo-motrice (Jeannerod, 1981, 1988). Gentilucci et Gangitano (1998) ont par exemple demandé à des sujets sains de réaliser des mouvements de préhension vers des objets, placés à des distances plus ou moins longues d'eux, sur lesquels étaient inscrits les adjectifs « long » ou « court ». Des analyses cinématiques ont révélé une influence de la lecture de ces mots sur les différents paramètres du mouvement. Aussi les pics de vitesse et d'accélération/décélération du poignet étaient-ils plus amples lorsque l'adjectif « long », en regard de « court », était écrit sur les objets. *L'analyse inconsciente/automatique de ce mot semble donc avoir activé un programme moteur adapté à la saisie d'un objet dont les propriétés étaient congruentes avec celles décrites par le mot* (Jeannerod, 1988 pour une revue). Les auteurs ont conclu à un *partage des mécanismes neuronaux entre le traitement des adjectifs se référant à des propriétés particulières des objets et la planification des actions dirigées vers ces objets*. En d'autres termes, les aires « pragmatiques » de représentations des objets seraient impliquées à la fois dans la préparation motrice et dans la lecture automatique de ces mots. Ces résultats ont été confirmés par la suite par Gentilucci et al. (2000) ayant utilisé des mots liés aux propriétés extrinsèques (i.e. distance : près et loin) mais aussi intrinsèques (i.e. taille : petit ou grand) des objets. Une objection peut toutefois être soulevée : les

effets observés pourraient simplement résulter d'un effet de type Stroop[7] (Stroop, 1935 ; MacLeod, 1991 pour une revue), dans lequel la compatibilité (ou l'incompatibilité) entre les propriétés de l'objet et le mot aurait pu affecter le mouvement. Autrement dit, le traitement sémantique des mots pourrait ne pas avoir influencé directement le contrôle moteur, mais la prise en compte des propriétés de l'objet dans l'élaboration du programme moteur. En ce sens, ces données ne constitueraient pas une preuve tangible d'un lien spécifique entre langage et motricité manuelle. Gentilucci et ses collègues (2000) ont réfuté cette interprétation d'un effet Stroop purement perceptuel en démontrant que la lecture automatique de mots désignant des couleurs congruentes ou incongruentes avec la couleur des objets cibles (rouge ou vert) n'affectait pas la cinématique du mouvement de préhension réalisé sur ces objets. Ces derniers résultats tendent donc à démontrer que *les effets d'interaction entre langage et motricité n'émergent que lorsque le sens des mots est lié aux propriétés intrin- et extrinsèques de l'objet*, *lesquelles sont codées en patterns moteurs pour planifier le mouvement* (Chieffi et al., 1992 ; Chieffi & Gentilucci, 1993 ; Gentilucci et al., 1991, 1994 ; Jeannerod, 1988). De fait, l'influence automatique de la lecture des mots sur l'analyse de l'objet semble bel et bien se produire lors du processus de transformation visuo-motrice, au cours duquel *le sens des mots serait automatiquement comparé aux propriétés de l'objet cible et pris en compte dans l'élaboration du programme moteur*. Corroborant ces données, Glover et collègues (Glover & Dixon, 2002 ; Glover et al., 2003) ont rapporté une influence de la lecture automatique de mots, directement (« petit » ou « grand ») ou implicitement (« raisin » ou « pomme ») associés aux propriétés intrinsèques d'objets cibles, sur la réalisation de mouvements de préhension de ces objets. De manière intéressante, leurs résultats ont révélé que cet effet sémantique obtenu sur l'ouverture de la pince, et maximal lors de la phase précoce du mouvement, diminuait pour finalement s'annuler à mesure que la main des sujets approchait des objets. Conformément aux modèles dissociant les processus de planification et de contrôle en ligne du mouvement (Keele & Posner, 1968 ; Glover, 2002 ; Glover & Dixon, 2001ab ; Jeannerod, 1988), les auteurs ont suggéré que *la sémantique des mots ait affecté la planification des mouvements*, cet effet étant ensuite corrigé lors de la phase finale du mouvement pour atteindre le but initialement fixé, à savoir saisir correctement l'objet.

[7] L'effet Stroop (Stroop, 1935) désigne l'effet produit par la lecture automatique d'un nom de couleur sur la dénomination de la couleur de l'encre dans laquelle il est écrit. Les temps de réponse sont généralement plus longs lorsque le nom de couleur et l'encre sont incongruents (e.g. dire « rouge » pour le mot vert écrit en rouge) : il s'agit d'un effet d'interférence. Par contre, les temps de réponse sont plus courts dans les cas congruents (e.g. dire « rouge » pour le mot rouge écrit en rouge) : il s'agit dans ce cas d'un effet de facilitation.

L'ensemble de ces résultats comportementaux suggère donc un lien étroit entre langage et contrôle moteur manuel, résultant probablement de la proximité, voire du recouvrement, des centres du langage et des aires de préparation motrice (Rizzolatti & Arbib, 1998).

Si ces premières études ont utilisé des noms ou adjectifs en tant que stimuli verbaux, l'idée d'une influence spécifique de la classe grammaticale des mots sur le comportement moteur a rapidement émergé (Gentilucci et al., 2000 ; Gentilucci, 2003b). Alors que les noms et adjectifs désignent l'objet ou ses propriétés, les verbes et adverbes se rapportent plutôt aux actions réalisées sur cet objet et pourraient donc affecter plus directement le contrôle moteur. Afin de tester cette hypothèse, Gentilucci et collègues (2000) ont comparé l'influence de la lecture automatique des adverbes « en haut » (« sopra » en italien) et « en bas » (« sotto ») et des adjectifs sémantiquement équivalents (« haut/alto » et « bas/basso »), lorsque des sujets devaient saisir des objets situés en hauteur sur un plan vertical et les placer ensuite sur un plan horizontal. De manière intéressante, leurs résultats ont montré *un effet inversé des deux catégories de mots sur la phase de transport du mouvement*. Tandis que la lecture de l'adjectif « haut », en regard de « bas », augmentait l'amplitude des pics d'accélération et de vitesse du poignet, la lecture de l'adverbe équivalent « en haut » réduisait l'amplitude de ce pic d'accélération. En outre, la composante de saisie du mouvement n'était affectée que par la lecture des adjectifs. Les auteurs ont alors proposé que *tandis que les adjectifs influenceraient l'analyse des propriétés des objets cibles prises en compte dans l'élaboration du programme moteur, les adverbes affecteraient directement la planification de l'action.* Cette étude, en plus de confirmer les précédents résultats quant à une influence du langage sur le contrôle moteur, démontre donc un *rôle spécifique de la classe grammaticale des mots dans l'interaction entre langage et motricité manuelle*. Compte tenu du rôle de l'aire de Broca dans l'analyse des règles grammaticales (Damasio, 1984 ; Kluender & Kutas, 1993 ; Neville et al., 1991 ; Stromswold et al., 1996), les auteurs ont interprété leurs données comme reflétant une *relation étroite entre la construction de phrases et la planification de l'action (Rizzolatti & Arbib, 1998) : les adjectifs affecteraient l'analyse des propriétés de l'objet cible, alors que les adverbes influenceraient la planification de l'action, de la même manière que, dans la structure d'une phrase, un adjectif est associé à un nom, lié aux objets, et un adverbe à un verbe, lié aux actions*. Gentilucci (2003b) a confirmé cette influence particulière de la classe grammaticale des mots en mesurant l'effet de la lecture automatique de verbes conjugués à l'impératif (« place » et « lève ») et d'adjectifs (« latéral » et « haut ») sur le contrôle moteur. Lorsque les sujets devaient saisir un objet puis le déplacer latéralement sur le plan expérimental, un effet sélectif du traitement des verbes, en regard des adjectifs, a été observé. Plus précisément, la lecture du verbe « place » a affecté la phase de

transport du mouvement de préhension et celle du verbe « lève » le mouvement subséquent de placement de l'objet. A l'inverse, et contrairement aux études précédentes (Gentilucci & Gangitano, 1998 ; Gentilucci et al., 2000), aucun effet de la lecture des adjectifs n'a été rapporté sur le comportement moteur. Les auteurs ont expliqué cette divergence des résultats par des différences méthodologiques (i.e. utilisation d'adjectifs congruents et non liés aux propriétés de l'objet cible, vs. adjectifs congruents et incongruents dans les précédents travaux) ou encore par la basse fréquence de l'adjectif « latéral » dans la langue italienne, réduisant les chances d'obtenir quelque effet. Mais l'utilisation de verbes conjugués à l'impératif, désignant un ordre, aurait également pu fortement affecter le comportement moteur et accroître la différence avec les résultats obtenus pour les adjectifs. Dans l'ensemble, ces résultats tendent donc à démontrer que *la lecture des verbes affecte le contrôle moteur plus facilement que celle d'adjectifs ayant le même sens*. *Attendu que les verbes codent directement les interactions avec les objets, la lecture automatique de ces mots aurait activé les représentations motrices des actions qu'ils désignent, influençant fortement l'exécution de l'action*.

La perception visuelle de mots semble donc recruter les aires corticales motrices directement impliquées dans l'exécution des actions, étayant l'hypothèse de l'existence de mécanismes neuronaux communs au traitement du langage et à la motricité manuelle fine. Plus intéressant encore, le sens des mots affecte sélectivement la performance motrice, les effets les plus prononcés étant observés lors de la lecture de verbes décrivant des actions manuelles. Ces données suggèrent donc des liens très étroits entre la représentation sémantique des mots, particulièrement ceux liés aux actions, et le système de l'action.

III.4. Conclusion

Un nombre croissant d'études atteste de l'existence de liens fonctionnels spécifiques entre les systèmes du langage et de l'action. Ainsi, la production mais aussi la perception, auditive ou visuelle, de langage affecte l'état du système moteur, que ce soit directement au niveau de la performance motrice ou indirectement via son excitabilité. Bien qu'une seule étude d'imagerie cérébrale ait jusqu'à présent tenté de préciser la localisation des aires corticales impliquées dans ce partage des représentations motrices et linguistiques (Watkins & Paus, 2004), il semble que l'aire de Broca constitue la source idéale des interactions observées. L'ensemble de ces données supporte donc l'hypothèse d'une évolution du langage à partir d'un système de communication initialement

basé sur la motricité manuelle, mais aussi celle de l'existence d'un mécanisme de résonance entre perception et production linguistiques.

Comme nous l'avons décrit au travers des études comportementales ayant évalué l'influence du sens des mots sur la motricité manuelle fine (Gentilucci et al., 2000 ; Gentilucci, 2003b), le traitement des adverbes et des verbes, se référant communément à des actions, affecte sélectivement la performance motrice. Les représentations lexicales et sémantiques des verbes, et plus généralement des mots désignant des actions, pourraient alors être distribuées, outre dans les aires définies comme les centres du langage, dans le système moteur impliqué dans la réalisation et la reconnaissance de ces actions. Les travaux que nous présenterons dans la suite de cette introduction se sont attachés à tester cette hypothèse, en examinant les patterns d'activation corticale lors du traitement de ce que nous appellerons les « mots d'action ».

IV. Le traitement des mots d'action

L'identification des substrats neuronaux impliqués dans le traitement des mots d'action fait l'objet d'un intérêt croissant en neurosciences cognitives depuis quelques années, cette catégorie de mots se présentant comme le moyen idéal de faire émerger les liens fonctionnels unissant langage et motricité. Pendant longtemps, l'étude du langage a été dominée par une vision manichéenne selon laquelle deux aires corticales précises, considérées comme les « centres du langage », seraient dévolues à la production et à la perception linguistiques (Lichtheim, 1885 ; Geschwind, 1970). D'une part, l'aire de Broca, située dans la troisième circonvolution frontale gauche (gyrus frontal postérieur inférieur gauche, BA44/45) et initialement décrite chez un patient présentant des troubles de l'articulation et de l'expression du langage (« tan » ; Broca, 1861), était reconnue pour participer aux processus de production verbale. Cette aire était classiquement définie comme l' « aire des images motrices » de la parole, sa lésion entraînant une aphasie de Broca ou aphasie motrice. D'autre part, l'aire de Wernicke, localisée dans le cortex temporal supérieur postérieur gauche (BA22/42 ; Wernicke, 1874), était considérée comme l' « aire des images auditives » de la parole, impliquée dans la compréhension du langage. Sa lésion provoque une aphasie de Wernicke ou aphasie sensorielle. Si l'existence d'une « zone du langage » responsable de la plupart des fonctions langagières, et située autour de la scissure de Sylvius de l'hémisphère gauche, est aujourd'hui encore admise au sein de la communauté scientifique, les techniques d'imagerie cérébrale ont permis de faire évoluer le regard traditionnel porté sur l'organisation du langage dans le cerveau, en démontrant des activations corticales distribuées s'étendant au-delà des aires « classiques » du langage (Bookheimer, 2002 pour une revue). En particulier, une perspective récente considère que le traitement du sens des mots fasse appel, outre aux aires périsylviennes « classiques » du langage, au système sensori-moteur. Deux modèles ont été avancés en faveur de cette hypothèse. D'une part, le modèle du système miroir, proposé par le groupe de Parme (Buccino et al., 2005 ; Rizzolatti et al., 2001 ; Rizzolatti & Arbib, 1998 ; Tettamanti et al., 2005), suppose que la compréhension des mots d'action repose sur la *résonance* ou *simulation*, dans le système moteur, des actions désignées par ces mots, selon un mécanisme identique à celui impliqué dans la reconnaissance visuelle des actions. D'autre part, le modèle proposé par le groupe de Cambridge (Hauk et al., 2004ab ; Pulvermüller, 1996a, 1999a, 2001a, 2005a) postule que les représentations sémantiques des mots s'établiraient selon le principe de l'apprentissage « hebbien » (Hebb, 1949). Dans cette optique, le traitement des mots d'action reposerait à la fois sur les aires corticales stockant la forme verbale des mots et sur les aires motrices représentant les actions auxquelles ces mots se réfèrent. Ces modèles,

s'ils prédisent tous deux un recrutement des aires motrices lors du traitement des mots d'action, se placent néanmoins à des niveaux d'évolution phylogénétique et ontogénétique différents. Alors que le modèle du système miroir est basé sur l'existence d'un processus mis en place chez les primates non humains, qui aurait ensuite évolué chez l'homme, le modèle de l'apprentissage « hebbien » rend compte de la formation de réseaux neuronaux au cours du développement de l'individu. Dans un premier temps, nous présenterons ces deux modèles, et plus particulièrement celui de Pulvermüller, ainsi que leurs prédictions quant au cas particulier du traitement des mots d'action. Nous exposerons ensuite les études d'imagerie cérébrale et d'électrophysiologie ayant testé la validité de ces prédictions.

IV.1. Modèle du système miroir et traitement des mots d'action

Comme nous l'avons déjà amplement décrit, le modèle du système miroir stipule que la reconnaissance des actions réalisées par autrui repose sur un mécanisme de résonance dans le système moteur de l'observateur (Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a, 2001 ; Rizzolatti & Arbib, 1998). Ainsi, lors de l'observation d'une action, la représentation motrice de cette action serait implicitement activée dans le répertoire moteur de l'observateur, et serait ensuite appariée à l'action observée. Cet appariement permettrait alors à l'observateur de reconnaître l'action de l'acteur, mais également de prédire son comportement et d'interagir avec lui (Gallese & Goldman, 1998). Un tel système de parité entre auteur et destinataire d'un message étant à la base de toute communication volontaire (Liberman et al., 1967 ; Liberman & Mattingly, 1985 ; Liberman & Whalen, 2000), Rizzolatti et Arbib (1998) ont suggéré que le système miroir, initialement dévolu à la motricité manuelle, constitue le précurseur du langage humain (voir Gentilucci & Corballis, 2006 pour une revue).

Si le système miroir permet de reconnaître les actions via la motricité, la question qui s'est rapidement posée était de déterminer s'il en était de même lorsque les actions sont exprimées via le langage. Les mots ou les phrases désignant des actions activent-ils également le système miroir ? Une réponse positive semble pouvoir être apportée dans le cadre de l'hypothèse selon laquelle la compréhension du sens des mots serait « incarnée » (« embodied » ; Feldman & Narayanan, 2004 ; Gallese & Lakoff, 2005 ; Glenberg & Robertson, 2000). Gallese et Lakoff (2005) proposent notamment que les concepts, et particulièrement les concepts d'action, soient totalement « imbriqués » dans notre système sensori-moteur (mais voir Mahon & Caramazza, 2005 pour une

discussion de ce postulat). En d'autres termes, la compréhension des actions, qu'elles soient exprimées à travers la motricité ou le langage, reposerait sur des mécanismes de simulation inhérents à ce système sensori-moteur. L*a compréhension de phrases ou de mots désignant des actions devrait alors recruter les aires corticales motrices impliquées dans l'exécution et l'observation de ces actions. Autrement dit, la perception de mots d'action, et non seulement la perception des actions elles-mêmes, suffirait à activer le système miroir*. En outre, ce système miroir étant activé de manière somatotopique lors de l'observation d'actions réalisées avec différentes parties du corps, une organisation similaire devrait également être mise en évidence lors de tâches verbales portant sur des mots se référant à des actions exécutées par différents effecteurs.

Comme nous allons à présent le décrire, ces prédictions du modèle du système miroir quant au traitement du langage lié à l'action sont partagées par le modèle avancé par Pulvermüller (1996a, 1999a 2001a, 2005a), pourtant basé sur des principes différents.

IV.2. Modèle de l'apprentissage « hebbien »

Dès 1996, Pulvermüller (1996a) propose que le langage soit représenté dans le cerveau par des « réseaux fonctionnels » ou « assemblées de cellules » se mettant en place selon le principe de l'apprentissage associatif, dit aussi de « corrélation » (Hebb, 1949). Selon Hebb (1949), l'activité synchrone de plusieurs neurones résulterait en la formation d'une assemblée de cellules sous-tendant les processus cognitifs de haut niveau. En d'autres termes, « *lorsque deux neurones ou systèmes sont fréquemment activés de manière simultanée, le poids de leurs connexions synaptiques serait renforcé de sorte que l'activité d'un de ces neurones ou systèmes suscite automatiquement l'activation de l'autre* ». Ces neurones connectés réciproquement agiraient alors en tant qu'unité fonctionnelle, l'activation d'une fraction de cette unité conduisant à l'activation de l'unité tout entière. En outre, le renforcement synaptique pourrait s'établir aussi bien entre des neurones adjacents qu'entre des neurones situés dans des aires corticales distantes, postulat supporté par des études neuroanatomiques (Braitenberg & Schüz, 1991, et Deacon, 1992, cités dans Pulvermüller, 1996a). Prenons l'exemple d'un objet : il peut être défini par de multiples caractéristiques telles que sa forme, sa texture, sa couleur, ou encore sa fonction, chacun de ces traits étant représenté via des modalités différentes dans des régions corticales plus ou moins distantes les unes des autres. Le principe d'apprentissage « hebbien » permettrait d'établir une représentation multimodale distribuée de cet objet, impliquant tous les neurones dont l'activité était synchrone au moment de sa

perception. Un réseau de neurones fortement connectés, chacun contribuant à des processus sensoriels et moteurs spécifiques liés à l'objet, deviendrait alors *la* représentation corticale de cet objet. Aussi Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a) a-t-il suggéré que le langage, et plus particulièrement les informations phonologique et sémantique relatives aux mots, soient représentés par de tels réseaux neuronaux. Chaque type d'assemblée de cellules, ayant une localisation corticale précise, serait ainsi sélectif d'une fonction cognitive et d'un type particulier d'information à traiter.

IV.2.1. L'information phonologique

Lors de la production verbale, les gestes articulatoires, recrutant le cortex moteur inférieur et les aires préfrontales adjacentes, seraient associés aux sons produits conjointement, activant les aires temporales supérieures. L'apprentissage « hebbien » conduirait alors à la formation d'un réseau neuronal distribué au niveau du cortex périsylvien, liant les aires de contrôle des programmes moteurs linguistiques et les aires auditives (Figure 4.1). Ce réseau constituerait les aires « classiques » du langage. De surcroît, bien que comprenant également des neurones dans l'hémisphère droit, il serait latéralisé dans l'hémisphère gauche, dominant du langage. Ce processus serait à la base de la répétition de mots, les programmes articulatoires moteurs étant activés suite à la présentation auditive de la même forme verbale que celle codée par le réseau. Par ailleurs, le modèle ne prévoit aucune activation de tels réseaux neuronaux lors du traitement de pseudo-mots ne possédant aucune représentation lexico-sémantique. Cette prédiction a été confirmée dans une étude en MEG (Pulvermüller et al., 1996b) ayant rapporté des patterns d'activation distincts dans les aires périsylviennes gauches lors du traitement de mots et de pseudo-mots. Elle semble également congruente avec les résultats obtenus en TMS de Fadiga et al. (2002) quant à des changements d'excitabilité de l'aire motrice de la langue plus prononcés lors de l'écoute de mots en regard de pseudo-mots.

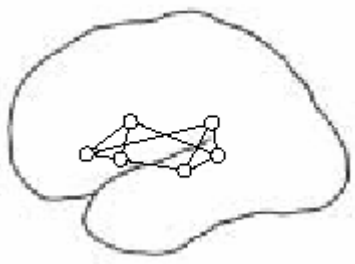


Figure 4.1 : Réseau fonctionnel de la forme verbale des mots liant les aires de contrôle des programmes articulatoires aux aires auditives. Ce réseau périsylvien, constituant les aires « classiques » du langage, est latéralisé à gauche. Les cercles représentent les groupes de neurones et les lignes représentent les connexions réciproques entre ces groupes. *Pris de Pulvermüller (2001a).*

IV.2.2. L'information sémantique

Le principe d'apprentissage « hebbien » suppose que les mots utilisés dans les contextes d'objets et d'actions conduisent à la formation de réseaux neuronaux impliquant les aires périsylviennes du langage et les aires de traitement de ces objets et actions. Par exemple, le nom d'un animal serait associé à son image visuelle, alors qu'un verbe serait associé à l'action qu'il désigne. Les modalités sensorielle et motrice via lesquelles les mots sont appris apparaissent donc *primordiales* dans l'établissement des réseaux fonctionnels liés au sens des mots. Dans son modèle, Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a) postule que *les mots fréquemment rencontrés dans le cadre de la perception visuelle, à savoir majoritairement les noms (« mots de vision »), soient représentés par des assemblées neuronales distribuées sur les aires langagières et le cortex visuel temporo-occipital. A l'inverse, les mots fréquemment perçus dans le contexte d'actions corporelles, les verbes pour la plupart (« mots d'action »), seraient codés par des réseaux distribués dans les aires langagières et les aires frontales motrices* (Figure 4.2). Plus précisément, au cours de l'enfance, les mots d'action sont appris dans le contexte de la performance motrice, à savoir qu'ils sont fréquemment utilisés en étroite relation avec les actions exécutées (i.e. mot produit avant, pendant ou immédiatement après l'action ; Tomasello & Kruger, 1992). Autrement dit, lorsqu'un enfant exécute une action, ses parents tendent à produire, ou l'incitent à produire, le mot, généralement un verbe, associé à cette action. Au niveau cortical, le programme moteur nécessaire à la réalisation de l'action et la représentation neuronale du mot prononcé par les parents seraient donc simultanément activés, de sorte que les connexions synaptiques se renforcent entre les aires motrices et prémotrices et les aires classiques du langage. De la même manière, lors de la désignation d'un objet par l'enfant, ses parents tendent à, ou l'incitent à, produire le nom associé à cette image visuelle, conduisant à la formation de réseaux fonctionnels liant les aires langagières aux aires de traitement visuel.

Il faut noter que, contrairement à ce qu'il pourrait paraître, ce modèle n'est pas de type « tout ou rien », la majorité des mots possédant à la fois des associations visuelles et motrices. Ces associations peuvent toutefois être réparties le long d'un gradient, avec par exemple, des mots possédant de nombreuses associations visuelles et moins d'associations motrices ou inversement. En conséquence, le modèle prévoit que la densité de neurones localisés dans les aires visuelles et motrices devrait varier en fonction du caractère plus ou moins prononcé de telle ou telle association. Autrement dit, un mot fortement associé à des actions et, de façon moindre, à des images visuelles, activerait préférentiellement les aires corticales motrices et prémotrices, mais aussi, plus faiblement, les aires visuelles.

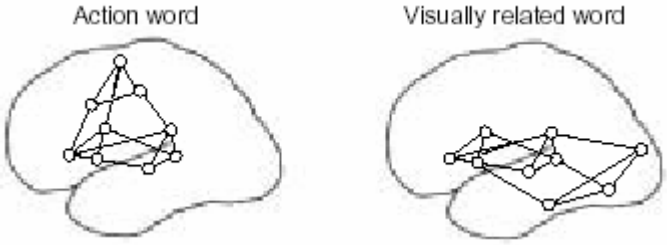


Figure 4.2 : Réseaux fonctionnels de mots à fortes associations motrices ou visuelles. Pour les « mots d'action », les assemblées neuronales seraient distribuées sur les aires périsylviennes du langage et le cortex moteur, tandis que pour les « mots de vision », elles impliqueraient les aires langagières et les aires visuelles. *Pris de Pulvermüller (2001a).*

Les études d'imagerie cérébrale (Chao & Martin, 2000 ; Grafton et al., 1997 ; Martin et al., 1995, 1996) et d'EEG (Dehaene, 1995 ; Preissl et al., 1995 ; Pulvermüller et al., 1999bc) sont venues étayer ce modèle, en démontrant des patterns d'activation distincts lors du traitement de « mots de vision » et « d'action ». Ainsi, la dénomination silencieuse d'images d'animaux active principalement les lobes temporal inférieur et occipital, tandis que pour des images d'outils, les activations se produisent sélectivement dans le cortex prémoteur, dont l'activité est liée à l'utilisation de ces outils (Martin et al., 1996). Pulvermüller et ses collègues (1999b) ont pour leur part décrit des réponses électrophysiologiques différentes lors du traitement de noms à fortes associations visuelles et de verbes à fortes associations motrices dans une tâche de décision lexicale[8]. Alors que les noms ont suscité une activité sélective dans les régions occipitales, l'identification des verbes a activé les régions centrales motrices. Une deuxième étude (Pulvermüller et al., 1999c) a également permis de démontrer des activations distinctes lors du traitement de noms à fortes associations visuelles et motrices. Aucune différence dans les réponses corticales n'a en revanche été observée entre les noms et les verbes associés à des actions, suggérant que *les réseaux fonctionnels de traitement des mots reflètent les propriétés sémantiques et non grammaticales de ces mots* (nous reviendrons sur ce point dans le Chapitre V).

Considérant que la topographie des réseaux fonctionnels reflète le sens des mots, Pulvermüller (2001a, 2005a) a émis l'hypothèse selon laquelle des mots se référant à des actions réalisées avec différentes parties du corps devraient être représentés par des assemblées neuronales distinctes. Les verbes d'action peuvent en effet désigner des actions de la main ou du bras (e.g. écrire), de la jambe (e.g. marcher) ou encore de la bouche (e.g. parler). Le cortex moteur étant organisé de manière somatotopique (Penfield & Rasmussen, 1950), de bonnes raisons laissent à penser que cette

[8] La tâche de décision lexicale consiste à décider si un stimulus, généralement présenté visuellement, est un mot de la langue maternelle des sujets ou un pseudo-mot (i.e. séquences de lettres n'appartenant pas à cette langue). La réponse est communément donnée en appuyant avec la (les) main(s) sur une (des) touche(s) prédéfinie(s).

organisation pourrait se refléter dans les représentations corticales des mots. Ainsi, l'auteur a proposé une « *somatotopie sémantique des mots d'action* », selon laquelle les mots désignant des actions de la jambe seraient en partie représentés dans les aires motrices dorsales, alors que ceux désignant des actions de la main/bras et de la bouche trouveraient leurs corrélats neuronaux dans les aires motrices latérales et plus ventrales respectivement (Figure 4.3).

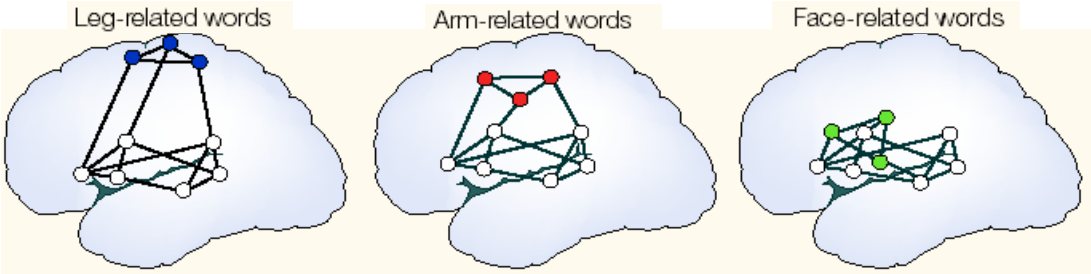


Figure 4.3 : Topographie corticale des réseaux neuronaux représentant des mots se référant à des actions réalisées avec différentes parties du corps. Cette topographie suivrait l'organisation somatotopique du cortex moteur (Penfield & Rasmussen, 1950). Les mots d'action de la jambe seraient représentés, outre dans les aires langagières (ronds blancs), dans les régions motrices dorsales (ronds bleus), alors que les mots d'action du bras et de la bouche activeraient les aires motrices latérales (ronds rouges) et ventrales (ronds verts) respectivement. *Pris de Pulvermüller (2005a).*

En résumé, Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a, 2005a) considère donc que *les systèmes du langage et de l'action développent des liens fonctionnels réciproques chaque fois que des actions sont associées à des processus linguistiques spécifiques*. En d'autres termes, lorsque le traitement de l'information relative à l'action et au langage est simultané, des réseaux fonctionnels distribués se mettraient en place, permettant un traitement rapide et interactif de l'information au travers des différentes aires corticales constituant ce réseau.

IV.2.3. Les prédictions

Quatre grandes prédictions sont avancées par l'auteur. Premièrement, il propose, tout comme le modèle du système miroir, que *la perception, auditive ou visuelle, de mots d'action recrute les aires corticales impliquées dans le contrôle et l'exécution des actions désignées par ces mots*. En outre, cette activation devrait dépendre de la sémantique des mots, à savoir qu'*elle devrait refléter la somatotopie du cortex moteur* lorsque les mots désignent des actions réalisées avec différents effecteurs. Deuxièmement, il suggère que la propagation d'activation au sein même d'une assemblée de neurones représentant les mots d'action soit un processus rapide, de telle sorte que *les aires sensori-motrices soient activées précocement lors du traitement et de la compréhension de ces mots*. Troisièmement, en raison des connexions fortes liant les aires langagières aux aires motrices,

il prédit que *l'activation du cortex moteur soit automatique*, ne nécessitant aucune attention particulière des sujets dans la tâche expérimentale en cours. Quatrièmement, les assemblées de neurones étant formées de connexions réciproques entre les aires, *des changements fonctionnels au niveau des cortex moteur et prémoteur devraient se traduire par une influence spécifique sur le traitement des mots d'action*.

Bien que les deux modèles – système miroir et apprentissage « hebbien » – soient construits sur des principes différents, tous deux prédisent donc un recrutement des aires corticales motrices impliquées dans l'exécution des actions lors du traitement des mots d'action. Par ailleurs, cette activation devrait suivre l'organisation somatotopique du cortex moteur et prémoteur, les mots se référant à des actions réalisées par différentes parties du corps étant supposés activer les représentations motrices spécifiques de ces effecteurs. Pour le premier modèle (Buccino et al., 2005 ; Rizzolatti & Arbib, 1998 ; Tettamanti et al., 2005), ce recrutement serait basé sur l'existence d'un système miroir de reconnaissance des actions à l'origine du langage humain. Pour le second (Pulvermüller, 1996a, 1999a, 2001a, 2005a), les corrélats neuronaux des mots d'action incluraient, par le biais d'un apprentissage, le cortex moteur. Nous présenterons les études, menées à l'aide de diverses techniques expérimentales, ayant testé les différentes prédictions de ces modèles.

IV.3. Le sens des mots d'action et le cortex moteur

L'étude des substrats neuronaux des mots d'action suscite, comme nous l'avons déjà mentionné, un intérêt croissant à l'heure actuelle, et bien que les travaux soient récents, ils permettent déjà de faire émerger un consensus quant à une activation spécifique du système moteur lors du traitement de ces mots. Dans la suite, nous distinguerons les études comportementales, électrophysiologiques, d'imagerie cérébrale et de TMS.

IV.3.1 Etudes comportementales

Seules deux études comportementales ont été menées pour tester les interactions potentielles entre traitement des mots d'action et contrôle moteur (Glenberg & Kaschak, 2002 ; Setola & Reilly, 2005). Glenberg et Kaschak (2002) ont rapporté un « effet de compatibilité d'action » lors d'une tâche motrice de jugement sémantique de phrases désignant des actions réalisées dans différentes

directions. Les séquences verbales se référaient à des actions nécessitant un transfert « vers soi » ou « vers l'autre ». En outre, elles étaient soit impératives (e.g. Ouvre le tiroir vs. Ferme le tiroir) soit elles décrivaient un transfert concret (e .g. Lise t'a donné le livre vs. Tu as donné de livre à Lise) ou abstrait (e.g. Lise t'a raconté une histoire vs. Tu as raconté une histoire à Lise). Les participants devaient décider si ces phrases avaient un sens en donnant une réponse compatible ou non avec les deux directions évoquées (i.e. appuyer sur un bouton proche (vers soi) ou éloigné (vers l'autre) du corps). Les auteurs ont décrit un effet d'interférence (i.e. temps de réponse plus longs) lorsque la direction des actions évoquées par les phrases, quelles qu'elles soient, et la réponse motrice étaient incongruentes vs. congruentes. *Ces résultats, en démontrant que la compréhension de phrases désignant des actions peut interférer avec (ou faciliter) une réponse motrice, viennent donc corroborer les modèles selon lesquels la compréhension du langage lié à l'action reposerait sur les mêmes mécanismes neuronaux que ceux impliqués dans la planification et l'exécution des actions* (Kaschak & Glenberg, 2000 ; Gallese & Lakoff, 2005). Autrement dit, l'accès au sens d'une « phrase d'action » serait établi lorsque la manière dont est exécutée l'action qu'elle décrit serait elle-même comprise.

Setola et Reilly (2005) ont quant à eux récemment examiné l'influence de l'exécution d'actions sur la reconnaissance de verbes désignant des actions de la main (e.g. tirer, pousser) ou des actions d'ordre plus général (e.g. voir, éveiller). Dans leur étude, les participants devaient exécuter des actions avec la main gauche (e.g. pousser) et réaliser simultanément une tâche de décision lexicale, incluant les verbes d'action et des pseudo-verbes, en donnant leur réponse avec la main droite. Les actions exécutées pouvaient être facilement dénommées en un seul mot (i.e. compatibles avec les verbes d'action testés), ou plus difficilement verbalisables (i.e. utilisation de plusieurs mots pour les décrire, incompatibles avec les verbes). En accord avec le modèle de Pulvermüller (2001a), les auteurs ont émis les prédictions suivantes : 1) l'exécution de mouvements de la main devrait influencer sélectivement le traitement des verbes d'action de la main par rapport aux autres verbes et aux pseudo-verbes, 2) le type d'actions exécutées (facilement ou difficilement nommables) devrait également affecter le comportement moteur : les actions compatibles devraient réduire les temps de réponse et/ou les taux d'erreurs pour les verbes d'action en regard des actions incompatibles. Leurs résultats n'ont que partiellement confirmé ces prédictions. Ainsi, les temps de réponse pour les trois catégories de stimuli étaient comparables lors de l'exécution des actions et étaient affectés de la même manière par le type d'actions (i.e. temps de réponse plus courts pour les actions compatibles). Seuls les résultats obtenus sur les taux d'erreurs des sujets, plus élevés dans la condition compatible *uniquement pour les pseudo-verbes*, ont pu être interprétés par les auteurs dans le cadre de l'apprentissage « hebbien ». Selon eux, l'identification des pseudo-verbes, mais

aussi l'action parallèlement exécutée, auraient pu activer partiellement les représentations neuronales des verbes d'action, conduisant finalement à l'activation des assemblées de cellules tout entières. Les sujets auraient alors été « trompés », les pseudo-verbes étant jugés plus facilement comme étant des verbes de la langue (taux d'erreurs plus importants). Une expérience supplémentaire, dans laquelle le même pattern de résultats a été obtenu lors de l'observation d'actions et du traitement simultané de verbes d'action et de pseudo-mots, a par ailleurs conduit les auteurs à supporter l'existence du système miroir. En résumé, les résultats de cette étude ne démontrent donc que partiellement l'existence de liens spécifiques entre le traitement des mots d'action et l'action elle-même, des patterns d'interaction n'ayant été mis en évidence que lors de l'identification des pseudo-verbes.

Les études comportementales portant sur les liens entre motricité et traitement des mots d'action sont encore peu nombreuses, les résultats ne fournissant en outre que peu d'éléments convaincants quant à une implication réelle des régions motrices dans la reconnaissance de ces mots. A cet égard, les études d'électrophysiologie et d'imagerie cérébrale ont apporté des preuves beaucoup plus probantes de l'existence de substrats neuronaux communs aux mots d'action et à l'action elle-même.

IV.3.2. Etudes électrophysiologiques

Pulvermüller et ses collaborateurs (2001b), premiers auteurs à avoir examiné les réponses corticales lors du traitement de mots d'action, ont décrit des patterns d'activation spatio-temporelle distincts lors du traitement de mots liés à des actions du visage (majoritairement la bouche) et de la jambe dans une tâche de décision lexicale (réponse manuelle). Ainsi, les mots se référant à des actions de la bouche ont suscité une activité maximale, 250 ms après le début de leur présentation, sur les électrodes frontales latérales, localisées à proximité de la scissure sylvienne gauche et correspondant à la représentation motrice de la face. A l'inverse, les mots d'action de la jambe ont activé, plus tardivement, soit 300 ms après leur présentation, les régions centrales (vertex), proche de la représentation motrice de l'effecteur correspondant. Ce pattern temporel d'activation concordait en outre avec les mesures comportementales ayant révélé des temps de réponse plus courts pour les mots d'action de la bouche en regard de la jambe (différences de 16 à 32 ms entre les deux conditions). Selon le modèle de l'apprentissage « hebbien » (Pulvermüller, 1996a, 2001a), la vitesse d'activation d'une assemblée de cellules dépendrait de la distribution de ses neurones

dans le cortex. Pour les mots désignant des actions de la bouche, l'activation au sein de l'assemblée serait donc rapide, les neurones étant regroupés dans la région périsylvienne. Au contraire, l'assemblée de cellules représentant les mots d'action de la jambe étant formée de neurones distribués jusque dans les régions motrices dorsales, le processus d'activation du réseau serait plus long en raison d'une transmission de l'information sur de plus longues distances axonales, expliquant de ce fait les résultats obtenus. Par ailleurs, un délai de 50 ms, en faveur des mots d'action de la bouche, entre l'activation des représentations corticales, et de 16 à 32 ms entre les réponses comportementales données avec la main, pourrait refléter la proximité spatiale des représentations motrices de la main et de la bouche, ou encore la prédisposition de la main pour le langage. Hauk et Pulvermüller (2004a) ont par la suite corroboré ces résultats dans une tâche de lecture silencieuse de mots désignant des actions réalisées par les différents effecteurs. Leurs résultats ont en effet mis en évidence des différences entre les catégories de mots dès 220 ms après leur présentation, les mots d'action de la bouche et de la jambe recrutant les aires frontales inférieures et dorsales gauches respectivement.

Les données de ces deux études démontrent donc, en accord avec la prédiction de Pulvermüller (2001a, 2005a), un *recrutement précoce des aires corticales motrices lors de la perception des mots d'action, suggérant que ces régions participent aux processus d'accès à l'information lexicale et sémantique relative à ces mots* (en accord avec Marslen-Wilson & Tyler, 1980 ; Pulvermüller et al., 2001c ; Sereno et al., 1998). Par ailleurs, et toujours en accord avec le modèle « hebbien », *le traitement du sens des mots se référant à des actions réalisées par différentes parties du corps active des régions corticales distinctes selon l'organisation somatotopique du cortex moteur*. Ces résultats sont également congruents avec ceux obtenus en imagerie cérébrale par Buccino et al. (2001) lors de l'observation d'actions réalisées par différents effecteurs, suggérant un rôle possible du système miroir dans les réponses électrophysiologiques observées. Hauk et Pulvermüller (2004a) ont alors proposé que *les régions de traitement de l'action, incluant probablement des neurones miroir, et activées précocement lors du traitement des mots d'action, jouent un rôle majeur dans l'indentification de ces mots*. Les données neuropsychologiques démontrant des déficits de traitement de mots d'action suite à des lésions frontales semblent conforter cette hypothèse (Bak et al., 2001 ; Daniele et al., 1994 ; Gainotti, 2000 ; mais voir Mahon & Caramazza, 2005 pour une discussion).

Si les deux premières prédictions du modèle avancé par Pulvermüller ont été étayées, à savoir que le traitement des mots d'action recrute le cortex moteur de manière somatotopique et rapide, l'hypothèse d'une activation de ces régions indépendamment de l'attention des participants restait encore à tester. Dans ce but, Shtyrov et ses collègues (2004) ont enregistré l'activité cérébrale de

sujets auxquels des mots d'action étaient présentés de manière auditive, alors qu'ils devaient focaliser leur attention sur des séquences vidéo. La réponse choisie était la MMN[9] ou « Mismatch Negativity » : les mots, désignant des actions de la main (« pick » en anglais) ou du pied (« kick »), étaient présentés en tant que stimuli « déviants » dans une séquence continue de pseudo-mots « standard » (« hick »). Les résultats ont d'une part révélé la présence d'une onde, maximale sur les régions centrale et centro-pariétale, dont la latence variait en fonction du sens des mots (144 ms et 174 ms post-stimulus pour les mots d'action de la main et du pied respectivement). D'autre part, le sens des mots a affecté la topographie de cette réponse corticale : alors que le mot « pick » suscitait une MMN localisée dans les régions motrices latérales gauches, la réponse était plus prononcée sur les régions médio-dorsales gauches pour le mot « kick ». *Ces résultats démontrent donc, pour la première fois, que les aires corticales motrices gauches, en sus d'être activées précocement et somatotopiquement (en accord avec Hauk & Pulvermüller, 2004a et Pulvermüller et al., 2001b), sont recrutées de manière automatique* : *elles constitueraient de fait une partie intégrante des réseaux fonctionnels sous-tendant le traitement des mots d'action*. Dans un paradigme identique mais en utilisant la MEG, Pulvermüller et collègues (2005b) ont corroboré ces résultats en démontrant des patterns d'activation de la MMNm (composante magnétique de la MMN) distincts pour des mots se référant à des actions du visage (« hotki » en suédois/« eat » en anglais) et de la jambe (« potki/kick »). La perception passive du mot « hotki/eat » suscitait en effet une propagation d'activation des aires du langage aux aires motrices centrales inférieures, alors que le décours d'activation était observé des aires du langage aux aires centrales supérieures dans le cas du mot « potki/kick » (Figure 4.4.a). Cette activité des régions motrices, de durée éphémère comparée à celle des régions périsylviennes du langage, était par ailleurs observée à des latences différentes pour les mots « hotki/eat» et « potki/kick », soit environ 176 ms et 200 ms après la présentation des mots respectivement (Figure 4.4.b). Il faut noter ici des discordances entre les patterns temporels obtenus dans cette étude et dans celle de Shtyrov et collègues (2004). Alors qu'un délai de 30 ms a été observé entre les activations corticales obtenues pour les mots d'action de la *main* et du *pied* par Shtyrov et al. (2004), un délai de 24 ms est apparu entre les activations correspondant aux mots d'action de la *bouche* et du *pied*. Or, les réseaux neuronaux sous-tendant les représentations de la bouche et du pied sont censés être plus éloignés que ceux représentant la main et le pied. Des différences méthodologiques pourraient expliquer ces divergences : les techniques utilisées étaient

[9] La MMN est une onde négative produite lors de la détection automatique d'un changement inattendu (stimulus « déviant ») dans une séquence acoustique de stimuli « standard » (Alho, 1995 ; Kraus et al., 1995 ; Näätänen, 1995 ; Picton et al., 2000). Elle est censée refléter les traces mnésiques liées à l'expérience en général, et au langage en particulier (Korpilahti et al., 2001 ; Näätänen et al., 1997 ; Näätänen, 2001 ; Shtyrov et al., 2000 ; Shtyrov & Pulvermüller, 2002).

différentes (EEG à 65 canaux vs. MEG à 306 canaux), l'EEG étant particulièrement sensible aux sources radiales d'activité et la MEG aux sources tangentielles. En outre, le champ magnétique décroît plus rapidement que le potentiel électrique à mesure que la distance entre le capteur et le dipôle augmente, la contribution des sources profondes aux enregistrements étant plus importante en EEG qu'en MEG. A l'inverse, la MEG présente une meilleure résolution spatiale que l'EEG. D'autres différences entre les études peuvent être notées, à savoir la langue testée (anglais vs. suédois), la durée des stimuli acoustiques (330 ms vs. 350 ms) et leur nombre de syllabes (une vs. deux).

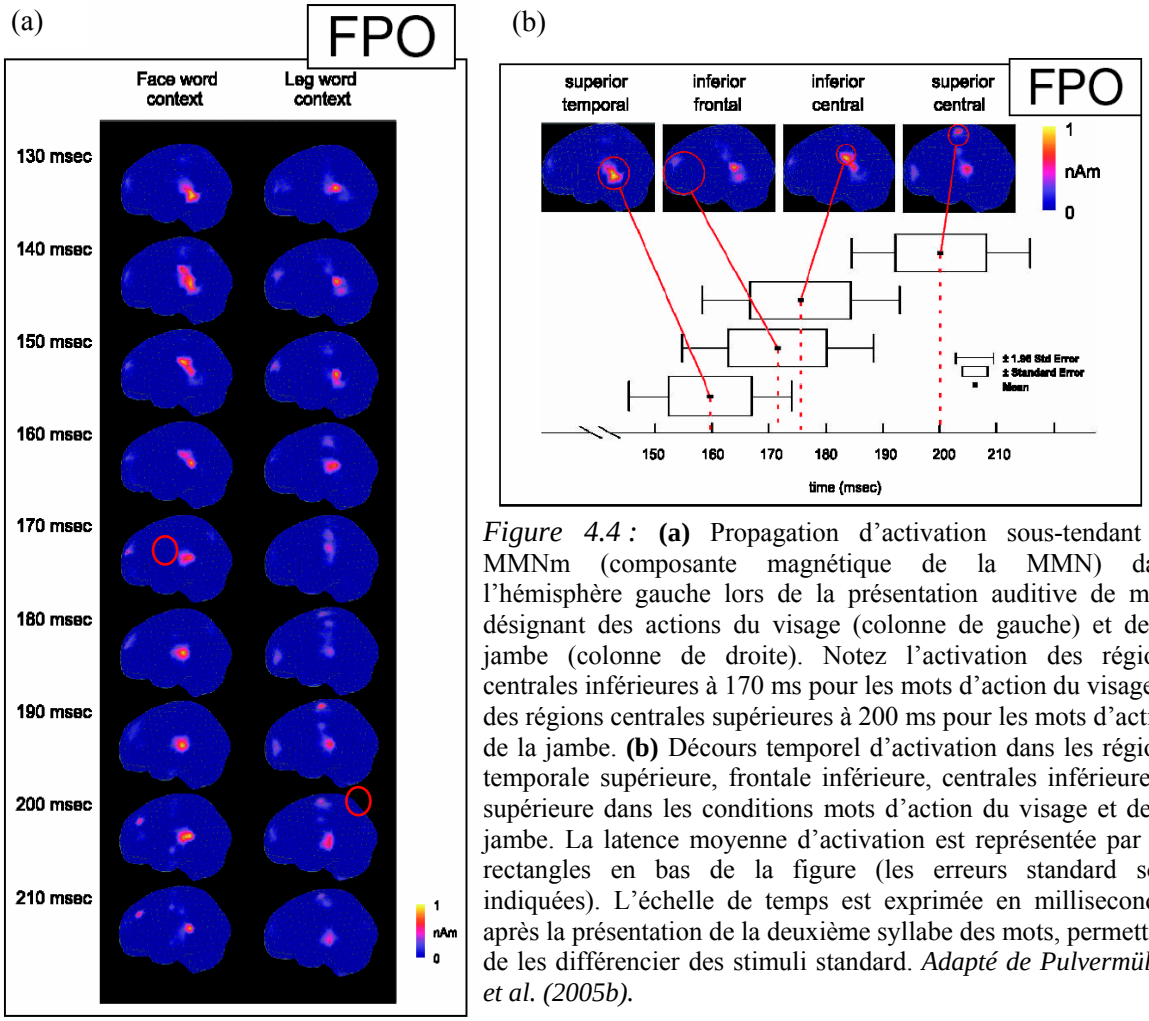


Figure 4.4 : **(a)** Propagation d'activation sous-tendant la MMNm (composante magnétique de la MMN) dans l'hémisphère gauche lors de la présentation auditive de mots désignant des actions du visage (colonne de gauche) et de la jambe (colonne de droite). Notez l'activation des régions centrales inférieures à 170 ms pour les mots d'action du visage et des régions centrales supérieures à 200 ms pour les mots d'action de la jambe. **(b)** Décours temporel d'activation dans les régions temporale supérieure, frontale inférieure, centrales inférieure et supérieure dans les conditions mots d'action du visage et de la jambe. La latence moyenne d'activation est représentée par les rectangles en bas de la figure (les erreurs standard sont indiquées). L'échelle de temps est exprimée en millisecondes après la présentation de la deuxième syllabe des mots, permettant de les différencier des stimuli standard. *Adapté de Pulvermüller et al. (2005b).*

L'ensemble de ces données EEG et MEG conforte, d'une part, l'idée d'un accès précoce à l'information sémantique des mots, soit dans les 250 premières millisecondes après leur présentation visuelle ou auditive. D'autre part, il révèle une activation somatotopique, précoce et automatique, des aires corticales motrices impliquées dans la programmation et l'exécution des actions lors du traitement de mots se référant à ces mêmes actions. Ainsi, l'identification de mots

désignant des actions réalisées avec la bouche recrute préférentiellement, en sus des aires périsylviennes du langage, les représentations motrices de la bouche, tandis que lorsque les mots sont associés à des actions de la jambe et de la main, les représentations motrices des effecteurs correspondants sont activées, que l'attention des participants soit focalisée ou non sur la tâche. Autrement dit, la lecture de mots désignant des actions de la jambe par exemple ferait « bouger le pied de l'homunculus moteur » (de Lafuente & Romo, 2004).

Si ces études ont permis de mettre en évidence des patterns spatio-temporels d'activation motrice distincts en fonction de la sémantique des mots d'action, la faible résolution spatiale des techniques utilisées, et en particulier de l'EEG, a contraint les auteurs à préciser la localisation des régions corticales impliquées en faisant appel aux techniques d'imagerie cérébrale.

IV.3.3. Etudes d'imagerie cérébrale

Trois études, menées en IRMf, ont cherché à localiser les régions corticales motrices supposées participer à la reconnaissance des mots d'action (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Hauk et al., 2004b ; Tettamanti et al., 2005). Hauk et ses collègues (2004b) ont par exemple comparé les variations d'activité hémodynamique lors de l'exécution de mouvements des doigts, de la langue et du pied, et lors de la lecture passive de mots désignant des actions réalisées par ces mêmes effecteurs. Sur le versant de l'exécution motrice, leurs résultats ont révélé des activations des aires motrices et somatosensorielles suivant l'organisation somatotopique du cortex moteur (Figure 4.5.a). La perception des mots d'action a quant à elle recruté, outre le gyrus fusiforme gauche probablement impliqué dans les processus d'accès sémantique communs à tous les mots (Devlin et al., 2002 ; Tyler & Moss, 2001), les cortex frontal inférieur, moteur primaire (gyrus précentral) et prémoteur (gyrus frontal médian postérieur). Conformément aux données précédentes (Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Pulvermüller et al., 2005b ; Shtyrov et al., 2004), les aires motrices étaient donc recrutées alors même qu'aucune réponse motrice explicite n'était requise de la part des sujets, indiquant qu'*elles participent au traitement proprement dit des mots d'action*. Par ailleurs, une activation somatotopique de ces régions corticales, fortement similaire à celle obtenue lors de l'exécution réelle des actions, a été mise en évidence en fonction des effecteurs utilisés pour réaliser les actions désignées par les mots (Figure 4.5.b). Les mots d'action de la bouche ont activé les aires prémotrices inférieures bilatérales, tandis que les mots d'action de la main ont suscité une activation des aires prémotrices dorsolatérales. Enfin, les mots se référant à des actions de la jambe ont recruté

spécifiquement les aires dorsales (gyri pré- et postcentral gauches et cortex prémoteur dorsal). Ces résultats démontrent donc clairement que *les aires impliquées dans la programmation et la réalisation de mouvements de différentes parties du corps sont également recrutées lors de la lecture de mots sémantiquement liés aux actions des mêmes effecteurs*. *Des neurones miroir contribuant à la fois au traitement du langage et à l'action pourraient être à la base du recouvrement d'activation observé entre les actions et les mots (voir Aziz-Zadeh et al., 2006b pour des activations communes entre traitement de mots d'action et observation de ces actions)*. Hauk et al. (2004b) ont interprété leurs résultats dans le cadre du modèle de l'apprentissage « hebbien » : *le pattern d'activation corticale produit lors du traitement d'un mot d'action reflèterait la représentation corticale de l'action à laquelle il se réfère*. Certains aspects du sens des mots, comme sa référence, seraient donc sous-tendus par des liens cortico-corticaux spécifiques.

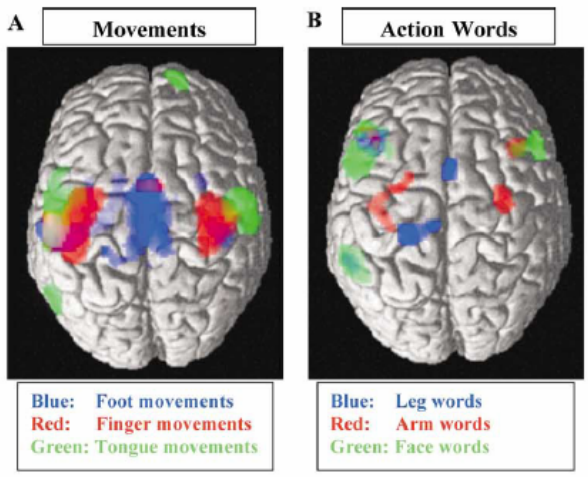


Figure 4.5 : **(a)** Patterns d'activation hémodynamique lors de l'exécution de mouvements de la langue (en vert), des doigts (en rouge) et du pied (en bleu). **(b)** Patterns d'activation hémodynamique lors de la lecture passive de mots désignant des actions de la bouche (en vert), de la main/bras (en rouge) et de la jambe (en bleu). *Pris de Hauk et al. (2004b).*

Tettamanti et al. (2005) ont par la suite confirmé ces données sur le versant de la perception auditive de phrases composées de verbes désignant des actions effectuées par différentes parties du corps (bouche, main et jambe). Une première analyse a mis en évidence une activation spécifique de l'aire de Broca (*pars opercularis*) lors de l'écoute passive des trois types de phrases, conduisant les auteurs à lui conférer un rôle crucial dans le codage des actions à un niveau abstrait, et plus particulièrement dans l'*accès aux représentations sémantiques abstraites de ces actions*. La comparaison des stimuli en fonction de l'effecteur utilisé pour réaliser les actions décrites a ensuite révélé une somatotopie des réponses corticales (Figure 4.6 ; en accord avec Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Hauk et al., 2004b ; Buccino et al., 2001 pour l'observation d'actions). Ainsi, les phrases désignant des actions de la bouche ont activé une région plus étendue de la *pars opercularis* que celle recrutée conjointement pour les trois types de stimuli, mais aussi la *pars triangularis* du gyrus frontal inférieur gauche. Les phrases se référant à des actions de la main ont quant à elles produit

une activation sélective de la représentation motrice de la main dans le gyrus précentral gauche, alors que les phrases liées à des mouvements de la jambe ont recruté le cortex prémoteur dorsal gauche, de manière plus dorsale et rostrale que pour les phrases désignant des actions de la main. Ces données mettent donc en évidence *l'implication d'un réseau prémoteur et moteur gauche lors de la perception auditive passive de phrases liées à des actions corporelles, également impliqué dans l'exécution/observation de ces actions (Buccino et al., 2001 ; Gallese et al., 2002).* La latéralisation gauche des activations est également congruente avec la latéralisation du système miroir de reconnaissance des sons associés aux actions (Aziz-Zadeh et al., 2002 ; Gazzola et al., 2006 ; Pizzamiglio et al., 2005). *Le système miroir contribuerait ainsi à la compréhension du sens des actions exprimées à travers la motricité mais aussi le langage, supportant l'idée qu'au cours de l'évolution, le langage ait intimement établi des liens avec le système sensorimoteur*.

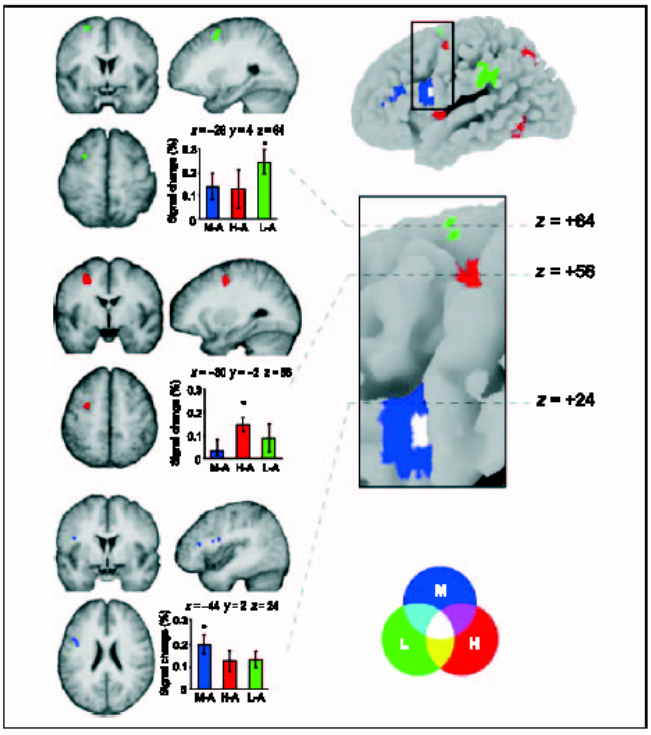


Figure 4.6 : Patterns d'activation corticale motrice lors de l'écoute passive de phrases désignant des actions effectuées par différentes parties du corps (bouche, bras et jambe). Les activations communes aux trois types de stimuli, indépendamment de l'effecteur utilisé pour réaliser les actions désignées par les phrases, sont présentées en blanc (aire de Broca). Les effets spécifiques aux différentes phrases sont indiqués en bleu (bouche), rouge (main) et vert (jambe). Ces activations somatotopiques dans le cortex prémoteur gauche sont illustrées dans le cadre à droite de la figure. Les plans axiaux (z) y sont indiqués par les lignes en pointillés, mises en correspondance avec les coordonnées stéréotaxiques et les coupes axiales, coronales et sagittales du cerveau. Des histogrammes montrent également le pourcentage de changement de signal hémodynamique dans les différentes conditions (M, bouche ; H, main et L, jambe) par rapport à la condition contrôle (A, écoute de phrases abstraites). (*) indique un effet significatif de la condition considérée. *Pris de Tettamanti et al. (2005).*

Ces études d'imagerie cérébrale révèlent l'existence de substrats neuronaux spécifiques, dans les cortex moteur et prémoteur, sous-tendant le traitement des mots d'action. Elles confirment donc la prédiction des deux modèles avancés (Buccino et al., 2005 ; Gallese & Lakoff, 2005 ; Pulvermüller, 1996a, 1999a, 2001a, 2005a ; Rizzolatti & Arbib, 1998), à savoir que les aires corticales impliquées dans l'exécution et l'observation d'actions sont également recrutées lors de la perception, visuelle ou auditive, de mots se référant à ces mêmes actions. En outre, et conformément aux études d'électrophysiologie (Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Pulvermüller et

al., 2001b ; Shtyrov et al., 2004), elles démontrent une correspondance étroite entre le langage lié à l'action et l'action elle-même, les activations observées suivant l'organisation somatotopique des cortex moteur et prémoteur.

Cette thématique des liens unissant système moteur et mots d'action suscitant encore et toujours un intérêt croissant, les chercheurs ont par la suite fait appel à la TMS afin d'examiner les modulations d'excitabilité de ce système lors du traitement des mots (Buccino et al., 2005 ; Oliveri et al., 2004). Cette technique, en plus de révéler l'influence des mots d'action sur l'état du système moteur, a de surcroît permis de déterminer la nature, facilitatrice ou inhibitrice, de cette influence. Pulvermüller et ses collègues (2005c) ont également testé l'une de leurs prédictions jamais mise à l'épreuve jusque là : les changements d'activité du système moteur peuvent-ils affecter le traitement des mots d'action ?

IV.3.4. Etudes en TMS

Oliveri et collaborateurs (2004) ont testé les modulations d'excitabilité motrice lors de la production de noms et de verbes associés ou non à des actions réalisées par différents effecteurs (ex : clé vs. nuage, et mordre vs. adorer). Dans une tâche morphologique, les participants devaient produire oralement les formes singulière ou plurielle des noms présentés, et conjuguer les verbes, présentés à l'infinitif, à la troisième personne du singulier ou du pluriel. La stimulation magnétique était délivrée sur le cortex moteur primaire gauche 500 ms après le début de la présentation des stimuli, et les PEMs étaient enregistrés sur les muscles de la main droite. Les résultats n'ont mis en évidence aucun effet de la classe grammaticale des mots (noms vs. verbes), indépendamment de leur sens, sur les modulations d'excitabilité corticale motrice. Ils ont par contre révélé une influence de la sémantique des stimuli, indépendamment de leur classe grammaticale, à savoir que les mots associés à des actions activaient de façon plus prononcée le cortex moteur primaire (i.e. augmentation d'amplitude des PEMs) comparés aux mots sans association motrice. Ainsi, *l'excitabilité de l'aire motrice gauche de la main est modulée lors de la production de mots d'action, quel que soit l'effecteur utilisé pour réaliser ces actions, et quand bien même aucun accès explicite à l'information sémantique ne serait requis* (en accord avec Meister et al., 2003 dans une tâche de lecture à voix haute). Les auteurs ont conclu que le recrutement de l'aire motrice de la main puisse refléter le fait que la représentation corticale d'un mot d'action inclue les schémas moteurs associés à ce mot, de sorte que les régions motrices soient automatiquement activées lors

du traitement de ce mot (Pulvermüller, 1996a, 1999a, 2001a). Il faut cependant noter que les mots d'action employés ici ne désignaient pas seulement des actions de la main mais aussi de la bouche ou des jambes, suggérant une activation non spécifique de l'aire de la main lors de la production de ces mots. Alternativement, ils ont soulevé l'hypothèse que cette modulation puisse résulter de l'imagerie motrice des actions auxquelles les mots se réfèrent. Dans ce sens, l'activation motrice gauche pourrait ne pas être nécessaire à la production des mots d'action (Mahon & Caramazza, 2005) et ne constituer qu'un phénomène post-linguistique. Les données EEG démontrant un recrutement des régions motrices de manière précoce (dans les 250 ms) lors de l'identification des mots d'action tendent à réfuter cette deuxième alternative (Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Pulvermüller et al., 2001b ; Shtyrov et al., 2004).

Si Oliveri et al. (2004) n'ont pas dissocié les effets produits par les mots décrivant des actions réalisées par différents effecteurs, Buccino et al. (2005) ont pour leur part mesuré les changements d'excitabilité motrice lors de la perception auditive de phrases se référant à des actions de la main ou du pied et de phrases au contenu « abstrait» (condition contrôle). Dans un paradigme similaire à celui de Tettamanti et al. (2005), ils ont demandé à des sujets sains d'écouter passivement des phrases associées à des actions alors que leur cortex moteur primaire gauche était stimulé au niveau de l'aire motrice de la main ou de la jambe. La TMS était délivrée *à la fin de la présentation de la seconde syllabe* des verbes composant les phrases, et les PEMs étaient enregistrés sur les muscles de la main droite et de la jambe. Les auteurs ont observé une diminution sélective d'amplitude des PEMs de la main droite lors de l'écoute des phrases se référant à des actions de la main. A l'inverse, lorsque les phrases décrivaient des actions du pied ou lors de l'écoute des phrases abstraites, aucun effet n'était observé (Figure 4.7.a). Les analyses portant sur les PEMs de la jambe ont révélé le pattern de modulation inverse, à savoir une diminution d'amplitude lorsque les sujets écoutaient des phrases associées à des actions du pied en regard des phrases d'actions de la main et des phrases abstraites. Une étude comportementale supplémentaire, dans laquelle les participants devaient donner une réponse motrice avec la main ou le pied (appuyer sur un bouton ou une pédale respectivement) lorsqu'ils entendaient des phrases associées à des actions par rapport à des phrases abstraites (le signal de réponse était également délivré à la fin de la présentation de la seconde syllabe des verbes), a conforté ces résultats. Les temps de réaction étaient en effet plus longs pour les phrases désignant des actions de la main lorsque la réponse était donnée avec la main ; le même pattern de résultats était obtenu pour les phrases se référant à des actions du pied lorsque la réponse était donnée avec ce même effecteur (Figure 4.7.b).

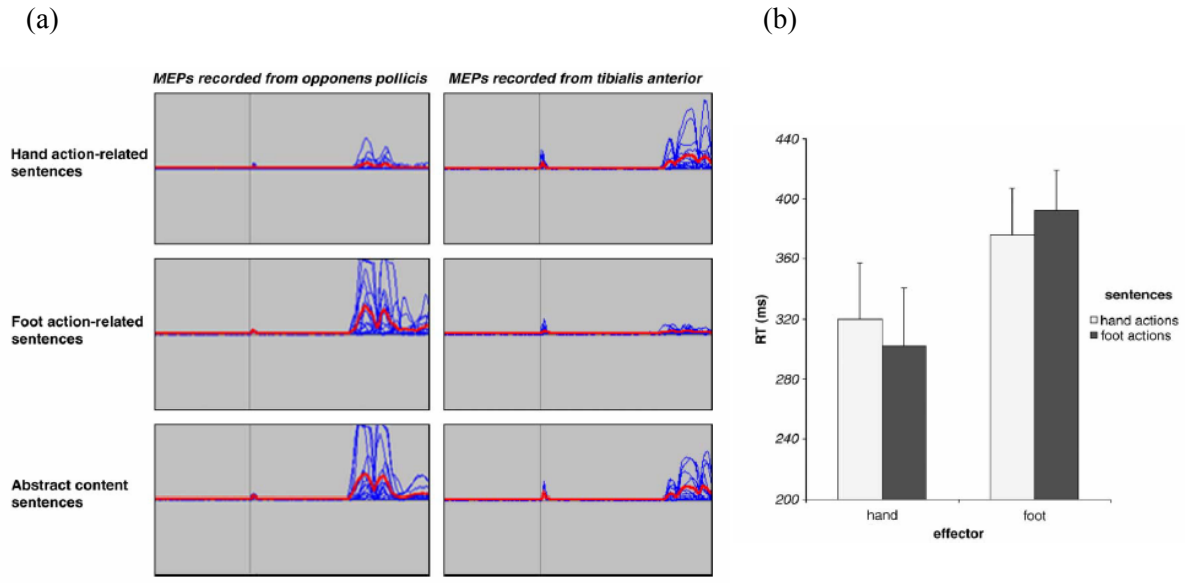


Figure 4.7 : ***(a) Etude en TMS.*** Modulations des PEMs enregistrés sur les muscles de la main (*opponens pollicis*) et de la jambe (*tibialis anterior*) lors de l'écoute de phrases décrivant des actions de la main et du pied respectivement, par rapport à des phrases au contenu abstrait. ***(b) Etude comportementale.*** Temps de réaction moyens (en millisecondes) lorsque la réponse était donnée avec la main ou le pied durant l'écoute de phrases décrivant des actions de la main et du pied. *Pris de Buccino et al. (2005).*

Cette étude de Buccino et collègues (2005) révèle donc *une diminution d'excitabilité du cortex moteur primaire lors de la perception de phrases décrivant des actions. En outre, cette inhibition est spécifique de l'effecteur utilisé pour réaliser les actions auxquelles les phrases se réfèrent, les mots désignant des actions de la main et du pied affectant les représentations motrices de la main et de la jambe respectivement*. Ces résultats sont en accord avec les études d'imagerie cérébrale (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Hauk et al., 2004b ; Tettamanti et al., 2005), et confortent l'idée que le système miroir soit impliqué dans la reconnaissance des actions présentées visuellement (i.e. observation) mais aussi acoustiquement (i.e. phrases). Toutefois, une divergence majeure vient distinguer cette étude de celle d'Oliveri et al. (2004) ou encore des travaux menés en TMS lors de l'observation d'actions (Fadiga et al., 1995 ; Maeda et al., 2002) et de la perception et production verbales (Fadiga et al., 2002 ; Meister et al., 2003 ; Watkins et al., 2003). Ainsi, alors que Buccino et al. (2005) ont mis en évidence une diminution d'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles utilisés pour réaliser les actions décrites dans les phrases, les autres études ont démontré une *facilitation* d'excitabilité motrice (i.e. augmentation d'amplitude des PEMs). Les modalités de stimulation magnétique pourraient notamment rendre compte de certaines de ces différences : alors que Buccino et al. (2005) ont délivré la TMS *pendant* la présentation des verbes d'action composant les phrases, Fadiga et al. (1995, 2002) l'ont appliquée juste *avant la fin* de la présentation des séquences d'actions ou 100 ms *après* la présentation des doubles consonnes testées respectivement.

Cette explication ne peut toutefois s'appliquer aux autres études (Meister et al., 2003 ; Oliveri et al., 2004 ; Watkins et al., 2003) ayant démontré des effets de facilitation lorsque la TMS était appliquée *pendant* la présentation des stimuli. Les modalités testées (production vs. perception) ou encore le fait que les phrases dans deux ces études n'étaient pas spécifiquement associées à des actions pourraient alors constituer des facteurs influents.

Au vu de leurs résultats comportementaux, Buccino et al. (2005) ont proposé que l'écoute de phrases liées à des actions ait activé, via un mécanisme de simulation, les représentations motrices de ces actions ; ces représentations auraient alors *interféré* avec le programme moteur activé pour répondre avec l'effecteur souhaité. Un tel effet d'interférence permettrait également de rendre compte des résultats obtenus en TMS : alors que la progression d'une action peut être suivie « pas à pas » lorsqu'elle est observée, elle ne peut être comprise que globalement lorsqu'elle est décrite à travers le langage. Autrement dit, contrairement à l'observation d'une action où le sujet fait face à un agent et à un contexte spécifiques, l'action décrite verbalement est totalement décontextualisée et perd son aspect temporel. Ainsi, lorsqu'une action est présentée visuellement, et non verbalement, la manière dont elle est exécutée est explicite, permettant à l'observateur d'activer un schéma moteur spécifique, directement apparié à cette action. Les auteurs ont en outre suggéré que, la TMS étant délivrée avant la fin de la présentation des verbes d'action des phrases, soit avant que les participants n'entendent le prédicat des actions, aucun schéma moteur spécifique à ces actions ne pouvait être activé/simulé. Au contraire, une variété de représentations motrices compatibles avec les prédicats éventuels de l'action aurait été recrutée à un niveau infraliminal. L'inhibition réciproque entre les différents schémas moteurs étant un principe de base de l'organisation du système moteur, cette « simulation à grande échelle » de l'action entendue aurait pu interférer avec les programmes moteurs spécifiques et les activations musculaires induits par la TMS.

Jusqu'à présent, les études menées en TMS ont rapporté une modulation spécifique d'excitabilité des représentations corticales motrices liées aux actions décrites par des stimuli verbaux (mots ou phrases). En outre, corroborant les résultats des précédentes études, cette modulation suit l'organisation somatotopique du cortex moteur. Si la signification et l'importance fonctionnelles du recrutement de ces aires motrices dans la compréhension du langage lié à l'action restent encore à préciser, un premier pas dans ce sens a été fait par Pulvermüller et al. (2005c), ayant évalué l'influence de l'activité motrice induite par la TMS sur le traitement de mots d'action. Les auteurs ont en effet cherché à savoir si les aires motrices, dont on sait maintenant qu'elles sont recrutées lors de la perception de mots ou de phrases se référant à des actions, étaient aussi cruciales dans le traitement de ces mots que les aires « classiques » du langage, ou si leur activation ne résultait

simplement que de processus post-linguistiques. Autrement dit, l'échange d'informations entre les systèmes du langage et de l'action est-il réciproque, de telle sorte que le système moteur contribue activement au traitement des mots d'action ? Afin de répondre à cette question, Pulvermüller et ses collègues (2005c) ont stimulé les aires motrices gauches de la main et de la jambe de participants sains lors de l'identification de mots associés à des actions de ces mêmes effecteurs (i.e. décision lexicale en produisant un léger mouvement des lèvres en réponse aux mots). La TMS était délivrée, à un niveau infraliminal, 150 ms *après* le début de présentation des stimuli. Dans deux conditions contrôles, elle était appliquée sur le cortex moteur droit ou simplement simulée (i.e. stimulation « sham »). Les latences de réponse des participants étaient mesurées à partir de l'enregistrement de l'activité EMG de leurs lèvres. De manière intéressante, leurs résultats ont démontré un effet du site moteur stimulé sur le traitement des mots liés aux actions de la main et de la jambe. Aussi les latences de réponse étaient-elles plus courtes pour les mots désignant des actions manuelles, par rapport à des actions de la jambe, lorsque la TMS était appliquée sur l'aire motrice gauche de la main. L'effet inverse était observé pour les mots se référant à des actions de la jambe, les latences de réponse étant cette fois plus courtes lors de la stimulation de l'aire motrice gauche correspondante (Figure 4.8). Aucun effet n'a été mis en évidence lorsque le cortex moteur droit était stimulé, ni lors de la stimulation « sham ». *Pour la première fois, une influence du système moteur sur le traitement des mots d'action a donc été révélée chez des sujets sains : ainsi, non seulement les mots d'action recrutent sélectivement les aires motrices et prémotrices (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Hauk et al., 2004b ; Pulvermüller et al., 2001b ; Shtyrov et al., 2004 ; Tettamanti et al., 2005), mais l'activité du cortex frontocentral contribue spécifiquement au traitement de ces mots.* En réponse à la question ayant motivé cette étude, *l'activation des régions motrices et prémotrices lors de la perception de mots d'action ne serait donc pas une simple conséquence du traitement de ces mots, mais ces aires joueraient un rôle fonctionnel spécifique dans la reconnaissance des mots d'action*. Plus particulièrement, le traitement de mots désignant des actions réalisées par différentes parties du corps serait facilité lors de la stimulation du site moteur correspondant. Les auteurs insistent à ce propos sur la méthodologie utilisée : la stimulation à un seuil infraliminal et l'asynchronie entre cette stimulation et le début de présentation des mots (150 ms ; en accord avec Hauk & Pulvermüller 2004a ; Pulvermüller, 2001a ; Sereno & Rayner, 2003 ; Shtyrov et al., 2004) seraient des conditions favorables à l'émergence de ces effets de facilitation. Ces différences méthodologiques entre la présente étude et celle de Buccino et al. (2005) pourraient également rendre compte des effets inverses observés, à savoir la facilitation et l'interférence respectivement.

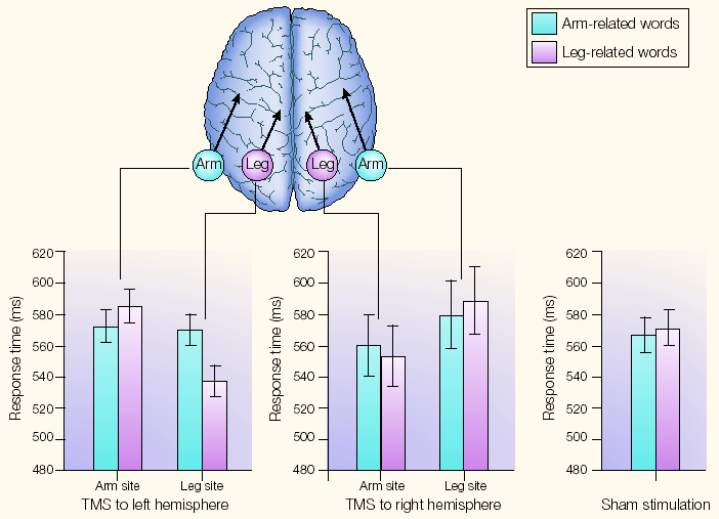


Figure 4.8 : Latences de réponse moyennes lors de la tâche de décision lexicale portant sur les mots désignant des actions de la main (en turquoise) et de la jambe (en violet), lorsque la TMS était appliquée sur les aires motrices gauches de la main et de la jambe. Les résultats obtenus dans les conditions contrôle de stimulation hémisphérique droite et de stimulation « sham » sont également représentés. *Pris de Pulvermüller (2005a).*

IV.4. Conclusion

Un nombre croissant de travaux est mené depuis quelques années dans le but d'approfondir l'étude des liens fonctionnels unissant le langage et l'action. L'ensemble des résultats disponibles à l'heure actuelle a permis de révéler une activation spécifique des régions corticales motrices et prémotrices, principalement dans l'hémisphère gauche dominant du langage, lors de la perception de mots d'action. La principale prédiction des deux modèles avancés, l'un fondé sur l'existence du système miroir et l'autre basé sur l'apprentissage « hebbien », a donc été confirmée. Par ailleurs, ce recrutement des aires motrices suit l'organisation somatotopique des cortex moteur et prémoteur, corroborant l'hypothèse selon laquelle le langage lié à l'action et l'action elle-même seraient intimement liés. Enfin, les études électrophysiologiques ont démontré, conformément aux prédictions de Pulvermüller (2001a, 2005a), que les aires motrices étaient activées précocement et de manière automatique lors de l'identification des mots d'action, suggérant là encore qu'elles contribuent fortement au traitement de ces mots. Une première preuve probante en a été apportée par Pulvermüller et al. (2005c) ayant décrit une influence facilitatrice spécifique de l'activité du cortex moteur primaire sur la reconnaissance de mots d'action. Les études futures permettront de préciser le rôle fonctionnel du système moteur dans le traitement du langage.

Toutes ces données, si elles s'accordent avec les prédictions des deux modèles, ne permettent cependant pas de les distinguer, si tant est qu'ils le soient. Il est en effet intéressant de noter que, s'ils semblent s'opposer à première vue de par les principes sur lesquels ils se basent, ces modèles ne s'excluent finalement pas complètement. Ainsi, des assemblées neuronales, formées selon le

principe de l'apprentissage associatif et distribuées sur les aires « classiques » du langage, stockant les formes verbales, et les aires motrices, stockant les représentations motrices des mots, pourraient sous-tendre le traitement des mots d'action. Mais, comme le suggèrent Hauk et al. (2004ab) et Pulvermüller et al. (2005c), il est tout à fait envisageable que ces assemblées contiennent des neurones miroir impliqués dans l'exécution et la reconnaissance des actions. L'on peut alors supposer que, au cours de l'enfance, les représentations neuronales des mots d'action s'établiraient, outre dans les aires périsylviennes du langage, dans les cortex moteur et prémoteur « miroir » lorsque les enfants exécuteraient et observeraient les actions, et lorsqu'ils entendraient simultanément leurs parents prononcer les mots désignant ces actions.

Si les deux modèles présentés permettent de rendre compte des liens étroits entre action et langage, seul le modèle de Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a, 2005a) est capable d'expliquer les distinctions de traitement, observées chez les patients cérébro-lésés et les sujets sains, entre une catégorie particulière de mots d'action, les verbes, et une autre catégorie de mots, les noms. Abandonnant pour un temps l'interaction entre langage et motricité, la suite de cette introduction sera focalisée sur cette thématique de la dissociation entre noms et verbes. Nous nous attacherons à décrire les études neuropsychologiques et celles menées chez les sujets sains suggérant des patterns d'activation corticale distincts pour les deux types de mots, ainsi que les modèles proposés pour rendre compte de ces résultats.

V. Le traitement des noms et des verbes

Comprendre comment l'information sémantique et grammaticale est implémentée dans le cerveau reste l'un des thèmes cruciaux de l'étude du langage en neurosciences cognitives. A cet égard, les études neuropsychologiques menées chez les patients cérébro-lésés sont apparues comme une opportunité de pouvoir associer le fonctionnement de régions cérébrales précises au traitement d'un type particulier d'information. L'on considère en effet que le comportement pathologique reflète le fonctionnement du système cognitif sain dont certains « modules » ont été partiellement ou totalement lésés. En particulier, l'étude des déficits de traitement sélectifs à un type d'information ou une catégorie de mots a permis des avancées remarquables dans l'émergence de théories portant sur l'organisation du lexique mental, la structure interne de ses composants, ou encore l'organisation de la connaissance sémantique. Aussi certains patients sont-ils incapables de nommer des images désignant des entités animées (e.g. animaux, plantes etc.) en regard d'entités inanimées (e.g. outils, meubles etc.), alors que d'autres présentent la dissociation inverse (Cardebat et al., 1996 ; Laiacona et al., 1997 ; Sacchett & Humphreys, 1992 ; Warrington & McCarthy, 1983, 1987). Dans ce travail, nous nous intéresserons tout spécialement aux déficits touchant sélectivement deux catégories particulières de mots : *les noms et les verbes*.

V.1. L'acquisition des noms et des verbes

Les noms et les verbes constituent deux catégories de mots qui diffèrent à la fois de par leurs dimensions sémantique et grammaticale. D'une part, alors que les noms se réfèrent à des objets, lieux ou évènements, les verbes désignent des actions ou des états mentaux, les proportions d'attributs sensoriels et fonctionnels caractérisant ces mots étant différentes. En outre, les représentations sémantiques des verbes sont généralement plus complexes que celles des noms (Gentner, 1981). Les verbes tendent également à être moins concrets et imageables[10] que les noms (Chiarello et al., 1999). D'autre part, ces deux classes de mots jouent des rôles syntaxiques différents dans la phrase : alors que les noms constituent généralement les sujets et les thèmes des phrases, les verbes sont des prédicats et des commentaires (Laudanna et al., 2002). Les verbes possèdent également une structure argumentaire plus complexe que celle des noms (Kim & Thompson, 2000) et sont plus étroitement liés au traitement grammatical que les noms. Enfin, ces

[10] L'imageabilité désigne la facilité avec laquelle un mot peut évoquer une image mentale.

mots diffèrent en termes de propriétés morphologiques, particulièrement en ce qui concerne la nature des inflexions. La morphologie des noms est ainsi plus influencée par l'inflexion « inhérente » (i.e. non déterminée par le contexte ; Laudanna et al., 2002) que celle des verbes, alors que l'inflexion « contextuelle » (i.e. dépendant du rôle syntaxique de l'item dans la phrase) prédomine dans la morphologie verbale vs. nominale.

Au vu de ces distinctions, de nombreux auteurs ont alors postulé que les noms et les verbes puissent être appris à des âges différents au cours de l'enfance, les verbes étant désavantagés par rapport aux noms, mais aussi qu'ils fassent appel à des systèmes d'apprentissage distincts (Black & Chiat, 2003 ; Goldfield, 2000 ; Marshall, 2003). Des études développementales sont venues conforter cette hypothèse, en démontrant un *biais en faveur des noms lors de l'acquisition du vocabulaire chez les enfants issus de plusieurs communautés linguistiques* (Bassano, 2000 et Goldfield, 1993, 2000 pour l'anglais ; Caselli et al., 1995 pour l'italien). A cet égard, le comportement des parents semble exercer une influence notable. Ainsi, les parents des enfants en cours d'apprentissage de la langue sollicitent davantage la production de noms plutôt que de verbes. En revanche, lorsque l'un des parents produit un verbe, ce n'est pas pour engendrer sa répétition mais pour faire référence à une action qu'il souhaite obtenir de l'enfant, ou déjà produite par l'enfant. Autrement dit, dès les stades précoces d'apprentissage de sa langue, un enfant traiterait différemment les deux catégories de mots : alors qu'il produirait majoritairement des noms, il serait plus entraîné à la compréhension des verbes. Black et Chiat (2003) insistent également sur le fait que les verbes de la langue anglaise soient complexes sur le plan phonologique. La première syllabe est en effet généralement accentuée pour les noms, alors que l'accent est mis sur la deuxième pour les verbes. Dans l'hypothèse où les enfants se basent sur la prosodie pour découper le flux verbal en mots distincts, l'identification des verbes serait donc plus difficile que celle des noms. En outre, la position différente de ces mots dans les phrases influencerait leur traitement : celui-ci serait facilité pour les noms occupant fréquemment la dernière position en regard des verbes dont la position est plus variable. Selon Gentner (1982), cet avantage en faveur des noms lors de l'acquisition du langage serait universel, les facteurs cognitifs et perceptuels le sous-tendant étant communs à toutes les langues. Cette proposition est toutefois difficilement conciliable avec d'autres études ayant rapporté, dans d'autres langues, un avantage de l'acquisition des verbes sur celle des noms (Camaioni & Longobardi, 2001 pour l'italien ; Tardif, 1996 pour le mandarin et le maya au Mexique ; Tardif et al., 1997, 1999 pour une comparaison de l'anglais, de l'italien et du mandarin) ou encore la mise en place d'un vocabulaire composé d'autant de noms que de verbes (Choi & Gopnik, 1995, pour l'italien et le coréen). Tardiff et al. (1997) ont suggéré que de telles disparités qualitatives entre les langues puissent là encore s'expliquer par les attitudes adoptées par les parents

envers leurs enfants. Aussi, tandis que le discours des parents anglais envers leurs enfants est majoritairement constitué de noms, le pattern inverse est observé chez les parents mandarins où l'accent est mis sur les verbes. Marshall (2003) reprend quant à elle l'hypothèse de Black et Chiat (2003) en proposant que, contrairement à la langue anglaise, le mandarin et le coréen autorisent les verbes à être produits isolément ou à être placés en position finale dans les phrases, leur caractère phonologique étant alors plus saillant. Le biais en faveur des noms s'en verrait par conséquent réduit au profit des verbes. De Bleser & Kauschke (2002) ont néanmoins décrit, dans la langue allemande caractérisée par la position finale des verbes dans les phrases, un avantage pour les noms chez les enfants allemands en cours d'acquisition du langage. Ainsi, s'il semble envisageable que la position adoptée par les verbes dans les phrases influence l'ordre avec lequel les mots sont appris dans l'enfance, ce seul trait ne paraît pas suffisant pour rendre compte de l'acquisition de ces mots.

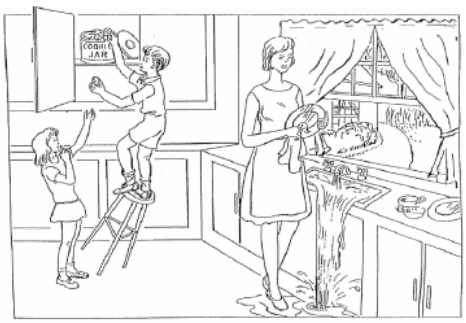
Des études comportementales ont par la suite démontré que *ces distinctions entre les noms et les verbes semblaient persister à l'âge adulte, suggérant une distinction plus fondamentale que de simples différences qualitatives dans le traitement de ces deux catégories de mots*. Ainsi, les verbes sont rappelés moins facilement que les noms et montrent des effets de latéralité plus importants dans des tâches de traitement lexical (Reynolds & Flagg, 1976 ; Sereno, 1999). Dans une tâche de catégorisation de noms et de verbes issus de la langue anglaise, Sereno (1999) a notamment montré des temps de réponse plus rapides pour les noms que pour les verbes, les résultats ayant été interprétés comme reflétant des différences de traitement entre les deux classes grammaticales.

Si les études développementales et comportementales suggèrent l'existence de systèmes d'apprentissage et de processus de traitement différents pour les noms et les verbes, des preuves plus convaincantes quant à l'existence de substrats neuronaux distincts sous-tendant le traitement de ces deux catégories de mots ont été apportées par les études neuropsychologiques menées chez les patients cérébro-lésés.

V.2. Les études neuropsychologiques : déficits spécifiques aux noms et aux verbes

Les premières dissociations entre le traitement de mots associés à des objets et à des actions ont été rapportées par Goodglass et al. (1966) et Luria et Tsvetkova (1967). Les auteurs ont en effet démontré qu'alors que les aphasiques de Broca, dont les lésions sont localisées dans le cortex frontal gauche, présentaient des difficultés à dénommer des actions, les aphasiques dont le discours était fluent (i.e. aphasie de Wernicke et anomie, corrélées à des lésions plus postérieures) avaient

des performances amoindries lors de la production de noms associés à des objets. Au vu de ces résultats, il était alors tentant de suggérer que les régions antérieures et postérieures soient impliquées dans le traitement des actions et objets respectivement. Toutefois, une telle interprétation était limitée tant de par la localisation imprécise des syndromes aphasiques que du nombre restreint de stimuli utilisés pour examiner les performances de ces patients. Il a fallu attendre les années 80 pour que des hypothèses plus solides concernant les substrats neuronaux sous-tendant le traitement des noms et des verbes voient le jour. Miceli et al. (1984) ont été les premiers à confirmer la double dissociation entre les deux catégories de mots. Ils ont ainsi décrit le cas de patients anomiques, lésés au niveau des aires corticales postérieures gauches, dont les performances étaient sélectivement altérées pour les noms, et de patients agrammatiques, dont les lésions s'étendaient sur les régions antérieures gauches, incapables de dénommer des verbes. De telles dissociations sont maintenant bien connues dans la littérature, tant chez les patients cérébro-lésés que chez ceux atteints de pathologies neurodégénératives (Bak et al., 2001 ; Bak & Hodges, 2003 ; Cappa et al., 1998 ; Caramazza & Hillis, 1991 ; Damasio & Tranel, 1993 ; Daniele et al., 1994 ; Goodglass et al., 2001 ; Hillis & Caramazza, 1995 ; Hillis et al., 2002, 2003, 2004 ; Laiacona & Caramazza, 2004 ; McCarthy & Warrington, 1985 ; Miceli et al., 1988 ; Rapp & Caramazza, 1998, 2002 ; Robinson et al., 1996 ; Shapiro et al., 2000 ; Shapiro & Caramazza, 2003ab ; Silveri & Di Betta, 1997 ; Silveri et al., 2003 ; Zingeser & Berndt, 1988, 1990 ; pour une revue, voir Druks, 2002). Hillis et Caramazza (1995) ont par exemple décrit le cas de la patiente EBA souffrant de difficultés à produire les noms appropriés à une image qu'elle devait décrire, alors qu'elle produisait parfaitement les verbes correspondants. Le patient CH présentait par contre la dissociation inverse, à savoir un net déficit de production des verbes désignant les actions dépeintes par cette image (Figure 5.1).



EBA: 'Oh Lordy, she's making a mess. She let the thing go, and it's getting on the floor. They're stealing something. He's falling; he's gonna hurt himself. She's cleaning these things. She's looking at him falling, and she's gonna get some of the stuff he's giving her.'

CH: 'Okay, the boy is, his cookies, he is, uh, his sister is look for him cookies, but he is going to fall out of his stool because his legs are not bent that way. And his mother is, all the time her dishes are bein'...and his mother is, she has got this [k ʌ srt] and her faucet is never really on that, and then he has a tree, but he is, I don't know.'

Figure 5.1 : ***Exemple de déficits spécifiques aux catégories des noms et des verbes***. Lors de la description de cette image, la patiente EBA présente clairement un déficit de production des noms, alors que le patient CH connaît d'impressionnantes difficultés à produire les verbes. *Pris de Shapiro & Caramazza (2003a).*

Damasio et Tranel (1993) ont quant à eux précisé, en IRM, la localisation des corrélats neuronaux sous-tendant ces déficits sélectifs aux noms et aux verbes. Dans une tâche de dénomination d'images, ils ont rapporté les cas des patients Boswell et AN-1033, souffrant d'un trouble spécifique de traitement des noms, dont les lésions se recouvraient au niveau du lobe temporal médian et antérieur gauche (Figure 5.2). A l'inverse, le patient KJ-1360, porteur d'une lésion frontale prémotrice gauche, présentait des difficultés pour dénommer des actions (i.e. verbes). Les auteurs ont alors suggéré l'existence de *réseaux neuronaux distincts impliqués dans le traitement des deux catégories de mots : alors que le cortex temporal médian gauche serait essentiel au traitement des noms, la région frontale gauche serait dévolue à celui des verbes.*

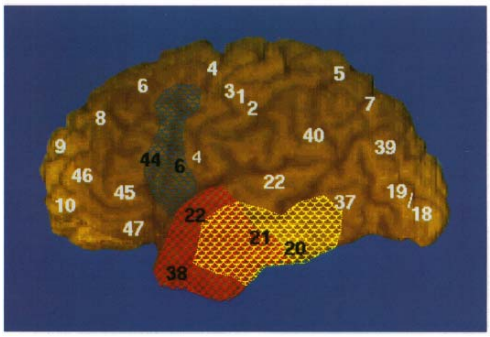


Figure 5.2 : Localisation des lésions des trois patients étudiés par Damasio et Tranel (1993) sur un cerveau sain reconstruit en 3 dimensions. Le patient Boswell est porteur de lésions bilatérales incluant la région temporale mésiale et le cortex temporal latéral (rouge). AN-1033 est lésé au niveau de la région temporale antérieure gauche (jaune). Enfin, le cortex prémoteur gauche est lésé chez le patient KJ-1360, alors que le lobe temporal est intact (bleu). *Pris de Damasio & Tranel (1993).*

Confortant cette hypothèse, Hillis et al. (2002) ont démontré un déficit de production écrite des verbes chez deux patients atteints d'une hypoperfusion des régions corticales frontales gauches, incluant le gyrus frontal inférieur et le gyrus précentral (Figure 5.3.ab). Plus intéressant, ce déficit disparaissait lorsque le débit sanguin était rétabli dans ces régions, suggérant qu'elles jouent un rôle crucial dans le traitement des verbes. Chez un troisième patient, un déficit de traitement écrit des noms a été rapporté en relation avec une hypoperfusion des gyri temporaux médian et inférieur gauches (Figure 5.3.c). Il faut toutefois noter que ce pattern lésionnel ne semble pas systématique : les performances de dénomination d'actions et de génération de verbes peuvent en effet être normales suite à des lésions fronto-pariétales (De Renzi & di Pellegrino, 1995 ; Shapiro et al., 2000) ou encore altérées suite à des lésions pariétales et non frontales (Silveri & Di Betta, 1997).

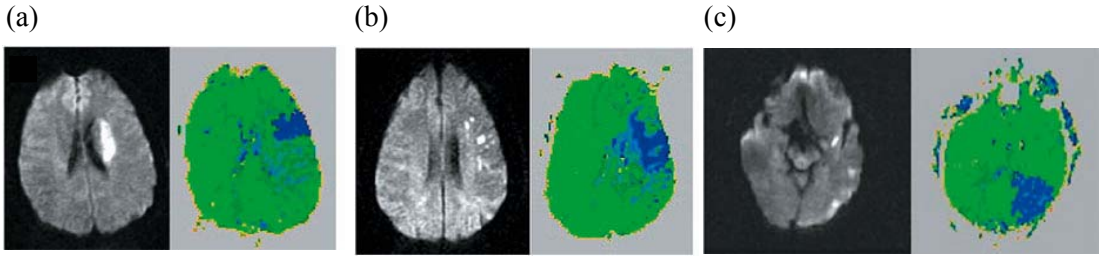


Figure 5.3 : **(a et b)** Les patients 1 et 2 présentent une hypoperfusion du gyrus frontal inférieur et du gyrus précentral gauches, conduisant à un déficit de production écrite des verbes. Lorsque le débit sanguin est restauré dans ces régions, le déficit disparaît. **(c)** Le patient 3, porteur d'une atteinte des gyri temporaux médian et inférieur gauches, souffre quant à lui d'un déficit de production des noms. *Pris de Hillis et al. (2003).*

Si l'existence de réseaux neuronaux distincts de traitement des deux catégories de mots semble faire l'objet d'un consensus, les régions frontales et temporales étant sélectivement impliquées dans la récupération des verbes et des noms respectivement, un débat est né quant à l'origine des déficits rapportés. Alors que certains auteurs les expliquent en termes sémantiques, d'autres arguent en revanche en faveur d'une origine purement grammaticale. Dans la suite, nous présenterons ces deux points de vue, qui comme nous le verrons, peuvent tout aussi bien rendre compte des multiples déficits rapportés chez les patients.

V.2.1. Origine sémantique des déficits

Les noms et les verbes se référant à des entités différentes dans l'environnement (objets et actions), il a été proposé que cette distinction sémantique puisse rendre compte des déficits observés chez les patients cérébro-lésés (Damasio & Tranel, 1993 ; McCarthy & Warrington 1985). Autrement dit, les déficits en apparence sélectifs à la classe grammaticale constitueraient en réalité des déficits de traitement des concepts d'objets et d'action. Bien qu'il n'offre pas réellement d'hypothèse quant à l'organisation des représentations sémantiques de ces mots, ce postulat appuie néanmoins ses arguments sur le fait que les actions sont traitées dans le lobe frontal, dont les lésions conduisent généralement à des troubles de récupération des verbes, alors que les objets sont représentés dans le lobe temporal, impliqué dans le traitement des noms. En ce sens, cette interprétation rejoint le modèle proposé par Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a, 2005a), dans lequel les « mots d'action » (verbes) seraient représentés, par le biais de l'apprentissage hebbien, dans le cortex périsylvien du langage et les aires corticales motrices impliquées dans l'exécution des actions. A l'inverse, les « mots de vision » (noms) trouveraient leurs corrélats neuronaux dans les aires périsylviennes et les aires temporo-occipitales visuelles. Confortant cette hypothèse, des déficits de traitement des verbes ont été rapportés chez des patients atteints de pathologies motrices

telles que la paralysie supranucléaire progressive (Bak et al., 2006 ; Daniele et al., 1994) ou encore la sclérose latérale amyotrophique (« motor neurone disease » ; Bak et al., 2001 ; Bak & Hodges, 2004), affectant sélectivement le système moteur. Bak et al. (2006) ont ainsi rapporté un déficit sélectif de traitement des verbes et des concepts d'actions chez deux membres d'une même famille souffrant d'une maladie s'apparentant à la paralysie supranucléaire progressive (seul un patient a toutefois pu être testé). Cette pathologie était principalement associée à une atrophie et à un hypométabolisme du lobe frontal bilatéral chez ces patients. Ainsi, le patient II obtenait de mauvaises performances dans une tâche de dénomination de verbes, comparés aux noms, et dans le « *Kissing and Dancing Test* » (KDT, Bak & Hodges, 2003), censé évaluer la compréhension des concepts d'actions, par rapport au « *Pyramids and Palmtrees Test* » (PPT, Howard & Patterson, 1992, examinant la compréhension des concepts d'objets). Un suivi clinique sur 6 ans a également révélé, malgré un déclin général, une détérioration des performances plus prononcée pour les verbes. Ces résultats suggèrent donc que le déficit de ce patient reflète un déficit conceptuel de traitement des représentations d'actions (en accord avec Tranel et al., 2001, ayant rapporté des déficits de traitement des actions suite à des lésions prémotrices et préfrontales). Neininger et Pulvermüller (2003) ont confirmé cette association particulière entre les régions corticales de traitement de l'action et le traitement des verbes, en démontrant l'existence de déficits de récupération de verbes d'action, comparés à des noms possédant de fortes associations visuelles et à des noms bimodaux (i.e. associations visuelles et motrices), chez des patients porteurs de lésions des aires motrices et prémotrices droites. A l'inverse, les patients dont le cortex temporo-occipital était lésé présentaient de mauvaises performances dans le traitement des noms à associations visuelles (Figure 5.4).

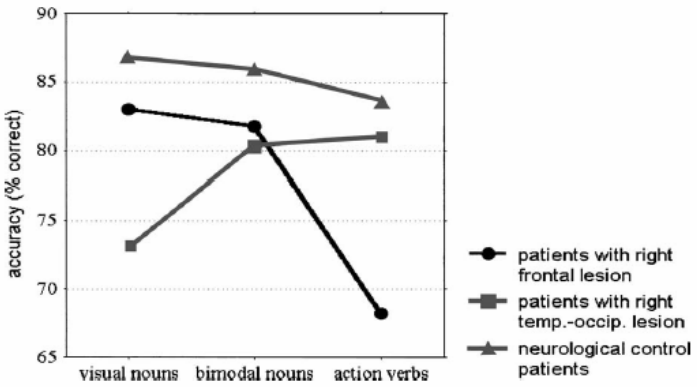


Figure 5.4 : Précision des réponses (en % de bonnes réponses) dans la tâche de décision lexicale chez les patients porteurs de lésions frontales ou temporo-occipitales droites et les sujets sains contrôles, pour les noms à fortes associations visuelles, les noms bimodaux (i.e. associations visuelles et motrices) et les verbes d'action. *Pris de Neininger & Pulvermüller (2003).*

Il est intéressant ici de noter que de tels déficits ont été décrits pour des lésions hémisphériques droites (en accord avec Neininger & Pulvermüller, 2001), les patterns de dissociations entre noms et verbes étant similaires à ceux observés suite à des lésions frontales et temporales gauches. Les

auteurs ont alors interprété leurs résultats dans le cadre du modèle de Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a), en suggérant que *les systèmes neuronaux impliqués dans la programmation des actions et dans la perception des objets soient intriqués dans les représentations des formes verbales des verbes d'action et des noms « de vision » respectivement*. En outre, les processus de traitement sémantique faisant appel aux deux hémisphères cérébraux, *les représentations neuronales de ces mots seraient bilatérales*. Des lésions des aires corticales gauches ou droites stockant les représentations d'actions seraient par conséquent susceptibles de produire des déficits sélectifs de traitement des verbes associés à ces actions. De la même manière, une atteinte des aires visuelles bilatérales conduirait à des déficits de traitement des mots de vision. Les performances des patients testés pour les noms bimodaux pourraient alors s'expliquer par le fait que ces mots possèderaient des représentations sémantiques plus distribuées sur les aires motrices et visuelles, et seraient donc moins vulnérables aux lésions.

Si ce modèle postule l'existence de réseaux neuronaux distincts impliqués dans le traitement des verbes et des noms en raison d'associations sémantiques différentes (actions vs. objets respectivement), une autre interprétation sémantique, bien que très proche, des déficits sélectifs de traitement de ces catégories a été avancée par Bird et ses collègues (2000, 2001). Les auteurs ont d'une part adapté la « théorie sensoriel/fonctionnel » initialement proposée par Warrington et Shallice (1984), selon laquelle *le poids des représentations perceptuelles et fonctionnelles déterminerait les représentations sémantiques des mots et concepts* (voir aussi Farah & McClelland, 1991 ; Humphreys & Forde, 2001). D'autre part, ils ont postulé un *rôle notable de l'imageabilité des mots dans les déficits de traitement des verbes*. Suite à l'observation de déficits spécifiques aux catégories des entités animées et inanimées, Warrington et Shallice (1984) avaient proposé que le traitement des catégories animées repose principalement sur un sous-système perceptuel (i.e. visuel), alors qu'un sous-système fonctionnel serait à l'œuvre dans la récupération des catégories inanimées (voir aussi Devlin et al., 1998, et Gainotti & Silveri, 1996). Bird et al. (2000) ont alors argué, dans un modèle proche de celui de Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a), qu'une telle répartition des représentations sémantiques des noms et des verbes puisse rendre compte des déficits observés (voir aussi Gainotti et al., 1995). *Les noms étant fortement associés aux objets, et les objets étant principalement définis par leurs attributs sensoriels (visuels), une atteinte du sous-système sensoriel (i.e. aires temporales) entraînerait des troubles de traitement des noms. De la même manière, les verbes sont associés aux actions qui sont elles-mêmes caractérisées par leurs attributs fonctionnels (moteurs) : une lésion du sous-système fonctionnel (i.e. aires frontales) conduirait donc à un déficit de récupération des verbes*. Corroborant cette hypothèse, Marshall et

al. (1996ab) ont rapporté le cas du patient RG qui souffrait d'un déficit de production des noms et qui comprenait mieux les mots de faible imageabilité dans des tâches d'associations de mots et d'appariement mot/image. Les auteurs ont interprété cet effet inversé d'imageabilité[11] comme le reflet d'un déficit de traitement de l'information sensorielle/visuelle, conduisant sélectivement à des troubles de la récupération des noms concrets. RG présentait en effet des difficultés à décrire l'apparence des objets tandis qu'il était parfaitement capable de répondre à des questions portant sur leurs fonctions ou leur localisation. L'absence de déficit de production des verbes chez ce patient est venue supporter l'hypothèse formulée par les auteurs d'un rôle particulier de l'information visuelle dans le traitement des noms. Conformément à Gainotti et al. (1995) ayant proposé l'existence d'un sous-système sémantique commun au traitement des noms et des entités animées dans le lobe temporal, Bird et al. (2000) ont suggéré des similitudes entre le traitement des verbes et des entités inanimées dans le lobe fronto-pariétal. Pour appuyer leur hypothèse, les auteurs ont modélisé les représentations sémantiques de noms animés, de noms inanimés et de verbes, en variant le poids des informations sensorielles et fonctionnelles associées. Ils ont ensuite lésé virtuellement le modèle, en supprimant une proportion plus ou moins importante d'un type particulier d'information, afin d'observer les patterns de déficits obtenus. Conformément à leurs prédictions, les résultats ont démontré qu'une lésion de l'information sensorielle conduisait à un déficit de dénomination des noms animés, tandis qu'en cas de lésion de l'information fonctionnelle, le modèle obtenait des performances amoindries à la fois pour les noms inanimés et les verbes. Une étude supplémentaire menée chez six patients cérébro-lésés est venue confirmer ces données (Bird et al., 2000). D'une part, trois patients qui présentaient un déficit de traitement des noms comparés à des verbes montraient de mauvaises performances dans des tâches de dénomination d'entités animées par rapport à des entités inanimées. Les auteurs ont alors suggéré que *les déficits spécifiques à la récupération des noms s'expliquent par l'atteinte d'un sous-système de traitement de l'information sensorielle*. D'autre part, trois autres patients souffrant d'un déficit de production des verbes voyaient leur déficit disparaître lorsque l'imageabilité des stimuli était contrôlée. Les auteurs ont alors proposé que *les déficits spécifiques aux catégories des verbes soient réductibles à des différences d'imageabilité entre ces mots et les noms*, arguant que cette variable n'avait pas réellement été prise en compte dans les précédentes études. Autrement dit, les difficultés à produire des verbes chez les patients testés résulteraient de la faible imageabilité de ces mots.

[11] L'effet d'imageabilité se traduit normalement par un accès plus rapide aux mots de forte imageabilité en regard des mots de faible imageabilité.

En résumé, une atteinte de l'information sensorielle conduirait à un déficit de traitement des noms et des entités animées (i.e. correspondance réciproque entre les deux catégories). Un déficit de traitement des entités inanimées s'accompagnerait par contre d'un déficit de récupération des verbes, la prédiction inverse n'étant toutefois pas systématiquement vérifiée. Un déficit sélectif aux verbes ne serait en effet pas nécessairement associé à un déficit pour la catégorie « inanimée », mais pourrait résulter de la faible imageabilité de ces mots, comme démontré chez les patients (voir aussi Crepaldi et al., 2006 ; Luzzatti et al., 2002).

L'origine sémantique des déficits spécifiques au traitement des noms et des verbes a enfin été testée par Vinson et Vigliocco (2002) dans une modélisation de l'espace lexico-sémantique incluant des verbes d'action, des noms d'action et des noms de vision. Si les déficits pour les noms et les verbes ont une origine sémantique, des distances sémantiques plus faibles devraient être observées entre les verbes et les noms d'action. A l'inverse, dans le cas d'une origine purement grammaticale, cette distance devrait être plus grande, les noms d'action étant plutôt associés aux noms d'objets. De manière intéressante, leurs résultats ont favorisé la première hypothèse : *la distance sémantique entre noms d'action et verbes d'action était plus petite que celle entre noms d'action et noms d'objets*. En outre, *les noms d'action tendaient à « se comporter » comme les verbes d'action*, à savoir que les items étaient fortement regroupés dans le modèle, comparés aux noms d'objets dont les items étaient plus dispersés. Enfin, les lésions virtuelles ont entraîné une co-occurrence des déficits spécifiques aux verbes et aux noms d'action, ayant conduit les auteurs à postuler que *la classe grammaticale ne soit pas reflétée dans l'organisation lexico-sémantique des mots* (voir aussi Lu et al., 2002 pour une étude chez des patients ayant subi une lobectomie temporale).

L'ensemble de ces études suggère donc que les déficits spécifiques aux noms et aux verbes puissent avoir une origine sémantique, les noms étant associés aux objets et les verbes aux actions. Ainsi, des représentations neuronales différentes se mettraient en place pour les deux catégories de mots, soit par le biais de l'apprentissage « hebbien », soit en fonction du degré d'informations sensorielles et fonctionnelles associées à ces mots. La récupération des noms ferait appel aux aires temporo-occipitales de traitement de l'information visuelle ou sensorielle, alors que la récupération des verbes reposerait sur les aires frontales de programmation et d'exécution motrice ou de traitement de l'information fonctionnelle. Par ailleurs, l'imageabilité des mots semblerait jouer un rôle dans l'émergence des déficits sélectifs aux verbes chez les patients cérébro-lésés, ces mots étant moins imageables que les noms.

Si l'origine sémantique des déficits de traitement des noms et des verbes a été démontrée dans quelques études, elle ne permet toutefois pas de rendre compte de *tous* les déficits rapportés chez les patients. Aussi, d'autres auteurs ont postulé que ces déficits ne soient pas réductibles à des différences sémantiques mais grammaticales entre les mots.

V.2.2. Origine grammaticale des déficits

L'interprétation grammaticale des déficits spécifiques de traitement des noms et des verbes a été principalement proposée par Caramazza et ses collègues (Caramazza & Hillis, 1991 ; Caramazza & Shapiro, 2004 ; Laiacona & Caramazza, 2004 ; Shapiro & Caramazza, 2003ab). Selon les auteurs, *l'information relative à la classe grammaticale serait en effet une dimension importante de l'organisation de la connaissance lexicale, de sorte que les déficits sélectifs aux deux catégories de mots reflèteraient la manière dont la classe grammaticale est représentée dans le cerveau.* Confortant cette hypothèse, Berndt et al. (2002) ont démontré que les variables telles que l'imageabilité des mots ne puissent expliquer tous les déficits rapportés chez les patients cérébro-lésés. Ils ont ainsi décrit les performances de patients aphasiques dans des tâches de complétion de phrases à l'aide de noms et de verbes appariés en imageabilité. Alors que certains patients éprouvaient effectivement des difficultés à traiter les mots de faible imageabilité, quelle que soit leur classe grammaticale, d'autres voyaient leurs déficits spécifiques aux verbes persister en regard de noms appariés sur cette variable (voir aussi Luzzatti et al., 2002). Cette étude démontre donc clairement que *les effets liés à l'imageabilité et à la classe grammaticale contribuent aux déficits de production verbale des patients de manière indépendante*.

Mais l'hypothèse d'une origine grammaticale des déficits de traitement des noms et des verbes a été étayée de façon encore plus convaincante par les études ayant mis en évidence l'existence de *troubles spécifiques à une classe grammaticale et à une modalité de traitement* (Berndt et al., 2000 ; Caramazza & Hillis, 1991 ; Hillis & Caramazza, 1995 ; Hillis et al., 2002, 2003 ; Rapp & Caramazza, 1998, 2002 ; Shapiro et al., 2000). Autrement dit, certains patients peuvent éprouver des difficultés à produire des mots d'une classe grammaticale particulière en modalité orale *ou* écrite, alors que leurs performances pour les mots de l'autre classe grammaticale sont préservées à la fois à l'oral et à l'écrit. De tels déficits spécifiques à la modalité et à la classe grammaticale semblent difficilement explicables en termes sémantiques. Caramazza et Hillis (1991) ont par exemple rapporté le cas de la patiente SJD, porteuse d'une lésion frontotemporale gauche, qui était incapable d'écrire des verbes par rapport à des noms, alors que sa production orale était normale

pour les deux classes grammaticales. La patiente HW, porteuse d'une lésion pariétale gauche, présentait un pattern inverse, à savoir un déficit sélectif de production orale des verbes comparés aux noms, avec une production écrite préservée. Les auteurs ont en outre démontré que ces déficits ne pouvaient être attribués à des difficultés de production de formes orthographiques ou phonologiques particulières, puisqu'ils persistaient lorsque les noms et les verbes étaient des homonymes (i.e. formes orthographiques et phonologiques identiques). SJD obtenait par exemple de mauvaises performances lorsqu'elle devait écrire le mot « play » en tant que verbe (e.g. « I like to *play* the piano ») mais se comportait normalement si ce même mot était produit en tant que nom (e.g. « I liked the *play* very much »). *Le cerveau lésé serait ainsi capable de distinguer des mots identiques uniquement en fonction de leur rôle syntaxique dans le contexte*. Hillis et al. (2002) ont également rapporté le cas de la patiente MML, atteinte d'aphasie progressive primaire non fluente, souffrant d'un déficit de production orale des verbes, alors que sa production orale des noms et sa production écrite des noms et des verbes étaient intactes. De plus, tandis que ses performances pour les verbes à l'oral se détérioraient au fil des années, ses performances pour les mêmes mots à l'écrit et pour les noms, quelle que soit la modalité, restaient stables (Figure 5.5 ; voir aussi Hillis et al., 2004). Ce n'est en effet qu'après 10.5 ans d'évolution de la maladie que sa production écrite de verbes s'est ponctuée d'erreurs de plus en plus fréquentes.

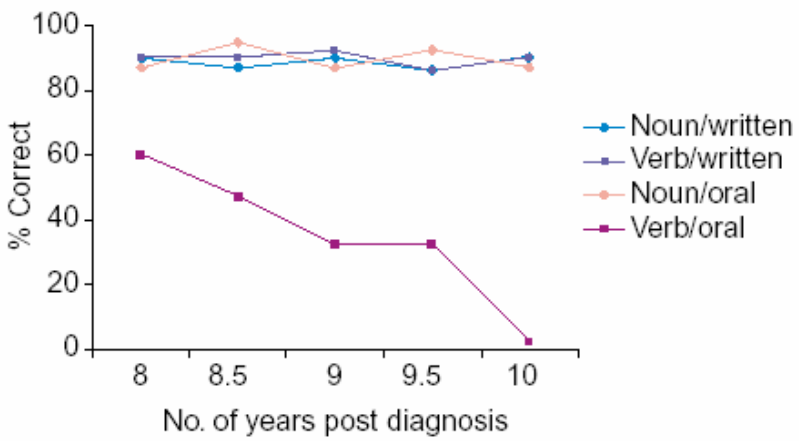


Figure 5.5 : Suivi des performances de la patiente MML (Hillis et al., 2002), atteinte d'aphasie progressive primaire non fluente, lors de la production orale et écrite de noms et de verbes. *Pris de Shapiro & Caramazza (2003b).*

Prises dans leur ensemble, ces données suggèrent donc que *les lexiques spécifiques à la modalité, spécifiant les formes orthographiques et phonologiques des mots, soient organisés en fonction de la classe grammaticale*. Les déficits des patients SJD et HW (Caramazza & Hillis, 1991) se situeraient au niveau de ces lexiques de sortie, en raison d'un dommage en leur sein même ou d'un accès interrompu à ces lexiques à partir du système sémantique. Par ailleurs, le fait que les

troubles s'expriment uniquement pour les homonymes verbes suggère que *l'information grammaticale soit représentée séparément et de manière redondante dans chaque système lexical spécifique à la modalité* (Caramazza & Hillis, 1991). A cet égard, Hillis et collègues (2002) proposent notamment une certaine indépendance entre les mécanismes impliqués dans le traitement lexico-phonologique des verbes et ceux impliqués dans leur traitement lexico-orthographique ; ces mécanismes seraient également indépendants des processus sous-tendant les représentations lexico-phonologiques et lexico-orthographiques des noms. Les performances des patients pour une classe grammaticale dans une modalité pourraient donc être altérées pendant plusieurs années avant que les performances pour cette même classe dans l'autre modalité, mais aussi pour l'autre classe grammaticale, soient touchées (mais voir Gainotti et al., 1995 pour une discussion). Enfin, les données permettent d'*exclure l'existence d'un lexique neutre jouant le rôle de médiateur entre le système sémantique et les lexiques spécifiques à la modalité*. Au contraire, les notions que nous voulons exprimer, activées dans le système sémantique, semblent directement connectées aux lexiques orthographiques et phonologiques de sortie (Caramazza & Shapiro, 2004).

Si nous avons jusqu'à présent décrit des déficits spécifiques à la modalité restreints à la classe des verbes, Hillis & Caramazza (1995) et Rapp et Caramazza (2002) ont rapporté l'existence de doubles dissociations entre les noms et les verbes dans des modalités différentes chez un même patient. Aussi le patient KSR (Rapp & Caramazza, 2002), porteur d'une lésion des aires de Broca et de Wernicke et du gyrus supramarginal, présentait-il des difficultés à produire des noms *à l'oral,* par rapport à des verbes, dans des tâches de fluence sémantique, de description d'images et de dénomination d'images. Au contraire, il obtenait de moins bonnes performances pour *écrire* les mêmes verbes en regard des mêmes noms dans ces tâches (Figure 5.6.a). Ce pattern de résultats était par ailleurs observé lorsque les noms et les verbes étaient des homonymes (Figure 5.6.b), suggérant là encore que le déficit ne résulte pas de différences phonologiques entre les catégories de mots.

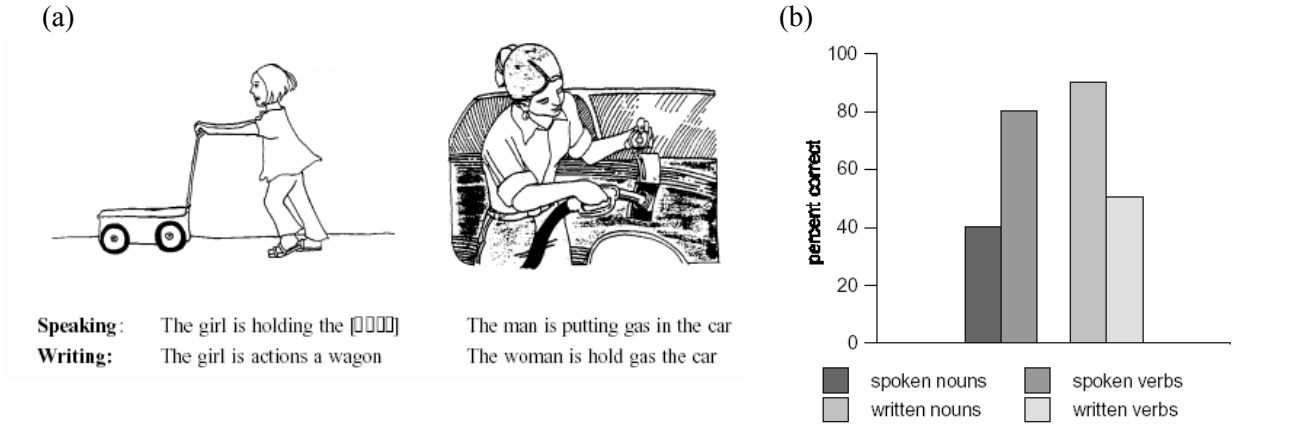


Figure 5.6 : **(a)** Exemples de productions écrite et orale lors de la description d'images chez KSR (Rapp & Caramazza, 2002). *Pris dans Caramazza & Shapiro (2002).* **(b)** Performances de KSR (% de réponses correctes) lorsque les noms et les verbes étaient des homonymes. *Pris de Rapp & Caramazza (2002).*

Pour les auteurs, ces données ne s'accordent pas avec l'hypothèse sémantique. En effet, si un patient présentait un déficit d'origine sémantique dans une seule modalité de production, ce déficit ne devrait-il pas se manifester de la même manière pour les noms et les verbes ? Rapp et Caramazza (2002 ; voir aussi Caramazza & Shapiro, 2004) arguent au contraire que les déficits spécifiques à la modalité puissent être interprétés dans le cadre du modèle de Caramazza (1977 ; voir aussi Caramazza & Miozzo, 1997), dans lequel l'information grammaticale, et plus généralement syntaxique, est indépendante des informations sémantique et phonologique (Figure 5.7). Dans ce modèle, les connaissances lexicales sont organisées en réseaux indépendants mais interconnectés. Ainsi, le réseau lexical-sémantique représente les mots comme ensembles de propriétés sémantiques et de prédicats. Le réseau syntaxique représente les traits syntaxiques des mots, tels que la catégorie grammaticale, le genre, le type d'auxiliaire, le temps etc. Enfin, le réseau des lexèmes représente la forme phonologique des items lexicaux. Caramazza (1977) propose en outre que l'activation se propage simultanément et indépendamment du réseau lexical-sémantique vers le réseau syntaxique d'une part, et vers le réseau des lexèmes d'autre part.

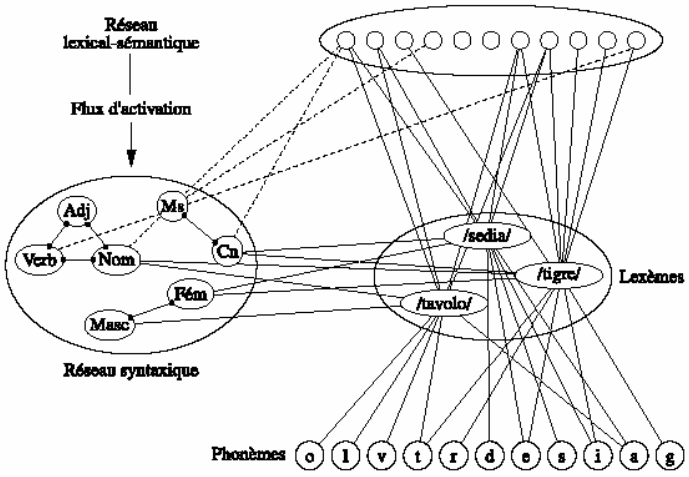


Figure 5.7 : ***Représentation schématique du réseau indépendant (d'après Caramazza, 1977).*** Les réseaux lexical-sémantique, syntaxique et phonologique (lexèmes) sont représentés de manière indépendante. Le flux d'activation se propage du réseau lexical-sémantique au réseau syntaxique et aux lexèmes, puis aux phonèmes. Les lignes en pointillés indiquent une faible activation en regard des lignes en trait plein. Les connexions à l'intérieur d'un réseau sont inhibitrices.

Conformément à l'interprétation de Caramazza et Hillis (1991), Rapp et Caramazza (2002) ont alors proposé un modèle quelque peu modifié dans lequel l'information grammaticale serait représentée dans les réseaux phonologique et orthographique de sortie (Figure 5.8). Les déficits spécifiques à une classe grammaticale et à une modalité pourraient ainsi s'expliquer par un défaut d'accès à ces lexiques phonologique (i.e. production orale) ou orthographique (i.e. production écrite) directement à partir du réseau sémantique, ou par une atteinte directe de ces lexiques.

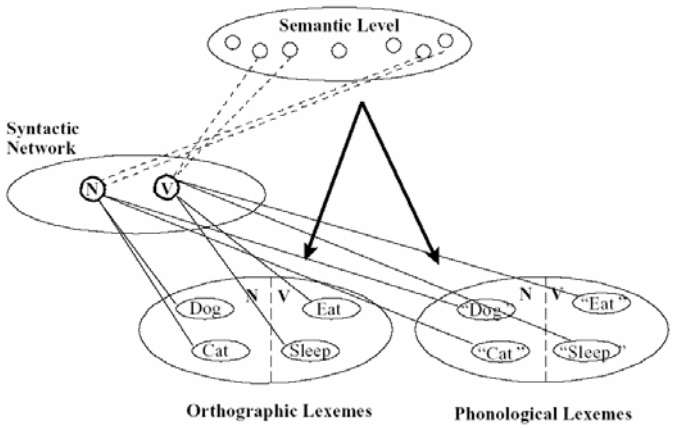


Figure 5.8 : Adaptation du modèle de Caramazza (1977) permettant de rendre compte des déficits spécifiques à une classe grammaticale et à une modalité chez les patients cérébro-lésés. *Pris de Rapp & Caramazza (2002).*

L'ensemble de ces données démontre donc trois points importants. D'abord, la classe grammaticale est une dimension pertinente de l'organisation du lexique dans le cerveau, les déficits spécifiques aux catégories des noms et des verbes ne pouvant se résumer à des différences

sémantiques chez tous les patients cérébro-lésés. Ensuite, d'étroites relations unissent les lexiques spécifiques à la modalité (écrite ou orale) et l'information relative à la classe grammaticale. Enfin, les dissociations spécifiques à une classe grammaticale et à une modalité ne peuvent être réduites aux dimensions phonologiques et orthographiques des noms et des verbes, ces déficits persistant avec des mots homonymes.

Caramazza et Shapiro (2004) et Laiacona et Caramazza (2004) soulignent toutefois que l'hypothèse d'une origine sémantique de ces déficits ne peut être totalement rejetée. Les effets grammaticaux chez les patients aphasiques pourraient en effet émerger comme conséquence de la manière dont le système sémantique est organisé en lien avec les représentations lexicales. Plus précisément, le système sémantique pourrait être divisé en sous-systèmes codant les représentations de différents types d'information (i.e. sensorielle vs. fonctionnelle, abstraite vs. concrète etc.). Ces sous-systèmes activeraient alors des sous-systèmes lexicaux distincts spécifiques à la modalité (phonologique et orthographique). Ainsi, une déconnexion entre un sous-système sémantique particulier et l'un de ses sous-systèmes lexicaux pourrait résulter en un déficit spécifique à une classe grammaticale et à une modalité.

Mais des preuves encore plus robustes d'un rôle de la classe grammaticale dans les dissociations observées ont été fournies par l'observation de *déficits spécifiques à la classe grammaticale dans des tâches purement morphosyntaxiques* (Shapiro et al., 2000 ; Shapiro & Caramazza, 2003a ; Tsapkini et al., 2002). Aussi certains patients sont-ils incapables de produire les suffixes morphologiques spécifiques à une classe grammaticale, alors que leurs performances sont préservées pour l'autre classe. Le patient JR, décrit par Shapiro et al. (2000), présentait par exemple un déficit de production des noms lors de la description d'images, par rapport à des verbes homonymes ou non. Les auteurs ont examiné ses performances dans une tâche de production morphologique, dans laquelle il devait produire des noms et des verbes homonymes à la forme voulue (e.g. « This is a guide ; these are *guides*. » vs. « This person guides ; these people *guide*. »). Il devait ainsi ajouter ou enlever le suffixe « -s » de la troisième personne du singulier ou du pluriel des noms et des verbes présentés dans des phrases. De manière intéressante, JR avait de nettes difficultés à produire les formes singulières ou plurielles des noms comparés à des verbes. La dissociation inverse a été rapportée par Shapiro et Caramazza (2003a) chez le patient RC qui souffrait d'un déficit de traitement des verbes et était incapable de produire les formes fléchies de ces mots dans des phrases (Figure 5.9). Ses performances pour les noms étaient en revanche préservées.

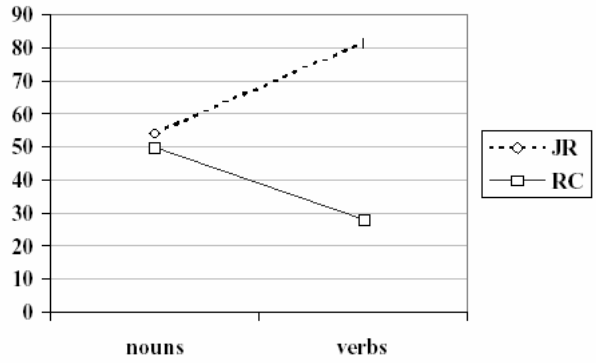


Figure 5.9 : Dissociation entre les performances des patients JR (Shapiro et al., 2000) et RC (Shapiro & Caramazza, 2003a) dans des tâches morphologiques impliquant des noms et des verbes. *Pris de Caramazza & Shapiro (2004).*

La réalisation de la même tâche morphologique avec des pseudo-mots utilisés comme noms ou verbes (e.g. « These are *wugs* » vs. « This person *wugs* ») a permis de conforter l'interprétation grammaticale de ces déficits. Ainsi, les dissociations observées chez les patients pour les noms et les verbes persistaient lorsque les stimuli étaient des pseudo-mots : JC présentait des difficultés pour les pseudo-noms, et RC pour les pseudo-verbes. Autrement dit, les pseudo-mots, qui ne possèdent pourtant pas de représentations sémantiques dans le lexique, étaient traités, tout comme les mots, en fonction de leur fonction syntaxique dans les phrases. Ces données permettent donc clairement d'écarter l'idée d'une origine sémantique de ces déficits, et favorisent en revanche l'hypothèse grammaticale. *L'accès à l'information relative aux propriétés grammaticales des verbes serait donc indépendant de l'accès aux propriétés grammaticales des noms* (Caramazza & Shapiro, 2004).

Shapiro et Caramazza (2003a) ont par ailleurs suggéré un *rôle crucial du cortex frontal gauche dans la représentation de l'information grammaticale des noms et des verbes* : les patients JR et RC étaient en effet porteurs de lésions frontales inférieures gauches, incluant la région de Broca. Mais alors comment expliquer qu'une lésion de la même région conduise à des déficits grammaticaux sélectifs aux noms *ou* aux verbes ? En examinant plus précisément les lésions, les auteurs ont proposé d'une part que la région frontale antérieure et supérieure, lésée chez RC, participe au traitement des propriétés grammaticales des verbes (en accord avec Federmeier et al., 2000 dans une étude EEG, et Shapiro et al., 2001 dans une étude en TMS). D'autre part, JR présentait une lésion frontale inférieure plus postérieure, suggérant que cette aire joue un rôle dans la récupération de l'information grammaticale relative aux noms (en accord avec Miceli et al., 2002 pour une étude en IRMf). Les auteurs ont également noté que les gyri supramarginal et angulaire, lésés chez JR, servent de relais à l'information lexicale envoyée du lobe temporal au lobe frontal (Geshwind, 1965 cité par les auteurs). Au vu de ces données, Shapiro et Caramazza (2003a) ont alors proposé que *des systèmes neuronaux différents sous-tendent le traitement des catégories grammaticales noms et verbes, une composante primordiale de ces systèmes étant localisée dans le cortex frontal gauche*. Leur étude ne permet toutefois pas de décider si les régions cérébrales de production linguistique

incluent des systèmes de traitement grammatical distincts pour les noms et les verbes, ou si des voies lexicales distinctes, spécifiques aux noms et aux verbes, convergent vers un module de traitement morphosyntaxique central. Plus précisément, le déficit de JR pourrait tout aussi bien résulter de l'atteinte d'un circuit grammatical spécifique aux noms, localisé dans le cortex frontal gauche, ou de lésions des connexions entre les représentations lexicales des noms stockées dans le lobe temporal et un système de traitement grammatical central (i.e. commun aux noms et aux verbes) situé dans le cortex frontal gauche.

Cette revue des études neuropsychologiques révèle donc que si certains déficits sélectifs aux catégories des noms et des verbes semblent avoir une origine sémantique, d'autres sont plus facilement interprétables en termes de différences grammaticales entre ces mots. Bien que nous ayons présenté ces hypothèses sémantique et grammaticale séparément, il semble donc qu'elles ne s'excluent pas mutuellement. Ainsi, l'information sémantique mais aussi grammaticale jouerait un rôle crucial dans l'organisation du lexique mental dans le cerveau, en participant à la mise en place de réseaux neuronaux distincts pour les noms et les verbes. Les dissociations observées chez les patients cérébro-lésés ou atteints de pathologies dégénératives auraient donc plusieurs origines possibles. Mais qu'en est-il du traitement des deux catégories de mots chez les sujets sains ? Si les noms et les verbes font effectivement appel à des représentations neuronales en partie distinctes, ne devrait-on pouvoir observer des patterns d'activation cérébrale différents lors de la récupération de ces mots ?

V.3. Etudes chez les sujets sains

Depuis une dizaine d'années, l'étude des substrats neuronaux sous-tendant le traitement des noms et des verbes chez les sujets sains a fait l'objet de nombreux travaux, les auteurs ayant utilisé principalement les techniques d'électrophysiologie et d'imagerie cérébrale. Si certains se sont attachés à vérifier l'hypothèse d'une organisation des représentations de ces mots en fonction de leurs attributs sémantiques, d'autres ont cherché à déterminer le rôle de la classe grammaticale dans la mise en place de ces réseaux. Dans un premier temps, nous présenterons les données recueillies en EEG ; nous décrirons ensuite les résultats, plus controversés, obtenus en IRMf et en TEP. Nous terminerons en présentant les deux seules études menées en TMS, à ce jour et à notre connaissance, ayant permis de tester l'importance de régions corticales particulières dans le traitement des noms et des verbes.

V.3.1. Etudes électrophysiologiques

De nombreuses études ont été menées en EEG afin de tester l'hypothèse de l'existence de corrélats neuronaux distincts pour les noms et les verbes (Dehaene, 1995 ; Federmeier et al., 2000 ; Kellenbach et al., 2002 ; Khader et al., 2003 ; Khader & Rösler, 2004 ; Koenig & Lehmann, 1996 ; Preissl et al., 1995 ; Pulvermüller et al., 1999bc). Conformément aux études neuropsychologiques, nous présenterons d'abord les travaux faisant état des différences sémantiques entre les mots puis ceux démontrant un rôle de la classe grammaticale.

- ***Information sémantique***

Dans une tâche de décision lexicale, Pulvermüller et collègues (1999b) ont rapporté des patterns d'activité corticale distincts pour des noms associés à des objets et des verbes associés à des actions. D'une part, l'analyse des potentiels évoqués a révélé, dès 200 à 230 ms après la présentation des mots, la présence d'une onde positive plus prononcée pour les verbes sur les électrodes centrales (C3/C4) correspondant aux aires motrices, et d'une onde moins négative (ou plus positive) pour les noms sur les électrodes occipitales (O1/O2) correspondant aux aires visuelles (Figure 5.10). D'autre part, l'analyse des réponses spectrales dans la bande de fréquence γ (25-35 Hz) a mis en évidence, 500 à 800 ms post-stimulus, une activité plus marquée sur les électrodes centrales, et plus faible sur les électrodes occipitales, pour les verbes comparés aux noms.

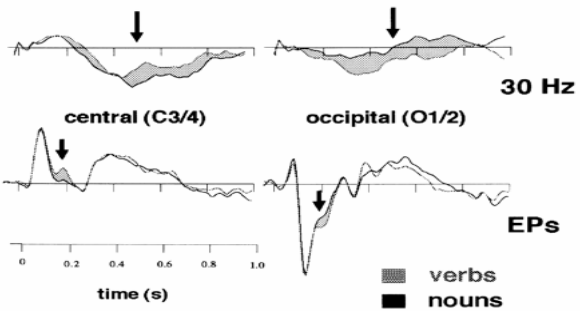


Figure 5.10 : Enregistrement de l'activité spectrale de haute fréquence (30Hz, en haut) et des potentiels évoqués (EPs, en bas) sur les sites centraux (C3/C4) et occipitaux (O1/O2). Les différences électrocorticales entre les noms et les verbes sont présentes 200 ms après la présentation des mots sur les potentiels évoqués, mais aussi plus tardivement (500 à 800 ms post-stimulus) dans les réponses de haute fréquence. Alors que les verbes ont induit des réponses plus importantes sur les régions centrales proches du cortex moteur (C3/C4), les noms ont induit des réponses plus importantes sur les régions occipitales au niveau du cortex visuel (O1/O2). *Pris de Pulvermüller et al. (1999b).*

Les différences entre noms et verbes semblent donc d'abord émerger au niveau des potentiels évoqués et ensuite dans les réponses de haute fréquence, ayant conduit les auteurs à suggérer que ces deux mesures suivent des décours temporels différents et reflètent des processus physiologiques distincts. Plus précisément, ils ont interprété leurs résultats dans le cadre de l'apprentissage

« hebbien », les noms et les verbes ayant mobilisé des assemblées neuronales distribuées dans les aires visuelles et motrices/prémotrices respectivement (Pulvermüller, 1996a, 2001a). Dans cette optique, les différences entre les mots observées précocement après leur présentation (200 ms) résulteraient de l'activation ou « ignition » des assemblées correspondantes. Ce processus serait suivi d'une réverbération de l'activité au sein même de l'assemblée, reflétant le maintien des items en « mémoire active ». Une telle réverbération susciterait alors des patterns d'activité temporels et spatiaux particuliers, observables dans les réponses de haute fréquence. Les auteurs ont conclu que *les propriétés sémantiques des noms et des verbes (i.e. associations visuelles vs. motrices) rendent compte des différences électrophysiologiques observées entre ces mots sur les aires occipitales et motrices respectivement*. Par ailleurs, s'ils n'excluent pas un rôle de la classe grammaticale dans l'organisation des représentations neuronales de ces mots, ils proposent que cette variable puisse difficilement rendre compte de leurs résultats. Afin de conforter cette hypothèse sémantique, les auteurs (Pulvermüller et al., 1999c) ont alors réalisé une deuxième étude en EEG dans laquelle le traitement de verbes d'action, de noms à fortes associations visuelles et de noms à fortes associations motrices était examiné dans une tâche de décision lexicale auditive. Leurs résultats ont révélé des différences entre les trois catégories de mots environ 500 à 600 ms après leur présentation, soit 120 à 220 ms après leur point de reconnaissance[12]. Répliquant leurs précédents résultats, ils ont mis en évidence des activités corticales différentes pour les « noms de vision » et les verbes d'action sur les électrodes centrales et occipitales. Mais, plus intéressant, et conformément à la modélisation de Vinson et Vigliocco (2002), l'activité liée au traitement des « noms d'action » se distinguait également de celle liée aux « noms de vision » sur les mêmes électrodes, alors qu'aucune différence n'était observée lors de la comparaison avec les verbes d'action (en accord avec Oliveri et al., 2004 en TMS). *Des topographies d'activité cérébrale distinctes peuvent donc être suscitées lors du traitement de mots appartenant à la même classe grammaticale, mais possédant des associations sémantiques différentes*.

Si ces études se sont focalisées sur les différences sémantiques entre les noms et les verbes, d'autres ont toutefois tenté de déterminer si leurs propriétés grammaticales participaient également à la mise en place de leurs représentations neuronales (Kellenbach et al., 2002 ; Khader et al., 2003 ; Khader & Rösler, 2004).

[12] Le point de reconnaissance d'un mot présenté de manière auditive est le moment à partir duquel ce mot peut être identifié sans ambiguïté.

- ***Information grammaticale***

Kellenbach et collègues (2002) ont rapporté des effets combinés de la classe grammaticale des mots et de leurs attributs sémantiques sur les potentiels évoqués, mesurés lors de la lecture passive de noms et verbes à fortes associations visuelles ou motrices et de noms et verbes abstraits. Les auteurs en ont conclu que *les distinctions sémantiques tout autant que grammaticales déterminent les représentations lexico-sémantiques des mots*, *rendant compte de l'origine sémantique et/ou grammaticale des déficits observés chez les patients cérébro-lésés*. Khader et Rösler (2004) ont quant à eux examiné les réponses corticales lors du traitement de noms et de verbes dans un contexte phrastique. Plus précisément, des paires amorces « verbe/nom » ou « nom/nom » précédaient la présentation d'un mot cible (nom ou verbe respectivement), ces trois mots formant une « phrase » (e.g. « cuts carpenter wood » ou « wood carpenter cuts » respectivement ; voir Khader et al., 2003 pour les détails de la procédure). Les sujets s'attendaient donc implicitement à ce que soit un nom soit un verbe termine chaque phrase ; leur tâche était de juger les relations sémantiques entre les paires amorces et les cibles. Cette procédure permettait ainsi d'examiner l'activation des informations sémantique et grammaticale relatives aux mots présentés. Les auteurs ont enregistré les réponses corticales dans la bande de fréquence γ (25-37 Hz), liées aux représentations sémantiques des mots (Pulvermüller et al., 1996b, 1999bc), mais aussi dans la bande θ (1.95-5.9 Hz), dont l'activité semble refléter les processus syntaxiques (Bastiaansen et al., 2002). D'une part, leurs résultats n'ont révélé, contrairement à Pulvermüller et al. (1999b), aucune différence entre les deux catégories de mots dans la bande γ. Les auteurs ont attribué cette divergence entre les deux études en termes de tâches utilisées (i.e. décision lexicale vs. jugement sémantique). D'autre part, une activité θ plus prononcée pour les noms en regard des verbes a été observée principalement sur les électrodes frontales (notamment F7 ; Figure 5.11). En d'autres termes, cette activité diminuait plus fortement lors de la lecture des verbes. En accord avec ces résultats, une plus forte diminution de la cohérence entre électrodes a été constatée pour les verbes au niveau des aires frontales antérieures gauches.

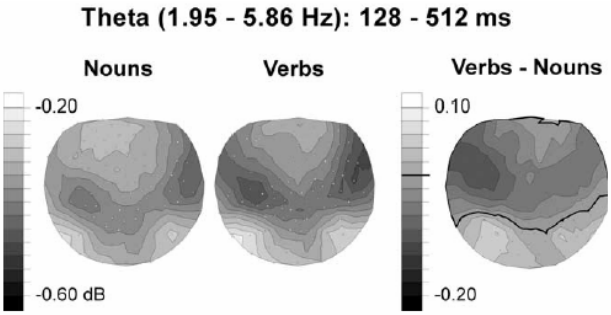


Figure 5.11 : Cartes topographiques de l'activité θ induite par les noms et les verbes dans un intervalle de 128 à 512 ms après le début de leur présentation (panneaux à gauche et au centre). La différence entre verbes et noms est représentée sur le panneau de droite. *Pris de Khader & Rösler (2004).*

Les auteurs ont interprété cette désynchronisation d'activité et ce découplage plus marqués pour les verbes comme le reflet d'une contribution particulière des régions frontales antérieures gauches, et notamment de l'aire de Broca (électrode F7), au traitement de ces mots. Ces aires étaient en effet différemment activées lorsque le premier mot présenté était un verbe comparé à un nom, suggérant que des attentes particulières quant à la construction de la phrase aient pu se mettre en place. Autrement dit, la présentation d'un verbe aurait permis au système de se préparer à la présentation subséquente d'un agent et d'un objet. A l'inverse, la présentation première d'un nom, pouvant désigner l'agent ou l'objet, n'aurait pas conduit à la programmation d'un cadre grammatical déterminé. Dans cette hypothèse, *les réponses corticales différentes obtenues pour les noms et les verbes découleraient, non pas de différences d'organisation sémantique, mais de l'existence de processus distincts de traitement des mots en fonction de leur classe grammaticale*.

Les études présentées jusque là ont examiné le traitement des noms et des verbes en tant que catégories grammaticales et sémantiques différentes. Federmeier et ses collègues (2000) se sont pour leur part intéressés au traitement des mots ambigus, pouvant être utilisés à la fois comme noms et verbes selon le contexte. L'utilisation de tels stimuli pourrait ainsi démontrer si les différences corticales entre les mots émergent comme une conséquence de la manière dont ces mots sont représentés et/ou de la manière dont ils sont traités « en ligne » dans leur contexte. Les mots ambigus se comportent-ils comme leurs équivalents non ambigus lorsqu'ils sont désambiguïsés par le contexte ? Existe-t-il des différences entre les mots utilisés comme noms ou verbes dans un contexte particulier, indépendamment de leur niveau d'ambiguïté lorsqu'ils sont isolés ? Pour tenter de répondre à ces questions, les auteurs ont présenté à des sujets sains des phrases contenant des noms et des verbes non ambigus et des mots ambigus pouvant être utilisés en tant que noms et verbes (e.g. drink, smoke etc.). Leurs résultats ont d'abord révélé, 150 ms après la présentation des stimuli et quelle que soit la classe grammaticale considérée, une différence entre les mots ambigus, bien que désambiguïsés par le contexte, et les mots non ambigus au niveau des régions frontales. En outre, les mots ambigus utilisés dans un contexte « nom » donnaient lieu à une négativité frontocentrale plus prononcée, 250 à 450 ms post-stimulus, que les mêmes mots utilisés dans un contexte « verbe ». Enfin, les verbes non ambigus suscitaient une positivité frontolatérale gauche non observée pour les autres catégories de mots. Ces données démontrent donc que *la classe grammaticale des mots affecte les réponses corticales, les effets étant toutefois différents en fonction de l'ambiguïté grammaticale de ces mots*. Pour les auteurs, *le pattern d'activité neuronale lié aux items lexicaux dépendrait donc du contexte, à savoir de la probabilité de ces mots d'être*

utilisés comme noms ou verbes et du rôle particulier qu'ils jouent dans les phrases. Autrement dit, des noms et verbes homonymes pourraient être distingués uniquement en fonction de leur fonction syntaxique dans la phrase (en accord avec les études neuropsychologiques, Caramazza & Hillis, 1991 et Rapp & Caramazza, 2002). Mais les auteurs insistent également sur l'existence de représentations lexicales différentes entre les noms et les verbes, comme en attestent leurs données obtenues pour les verbes non ambigus. En résumé, les items ambigus constitueraient une classe de mots à part, possédant des représentations neuronales bien particulières. Des ressources neuronales différentes seraient ainsi utilisées pour représenter les noms et les verbes, mais aussi les items possédant des fonctions sémantiques et syntaxiques différentes en fonction du contexte. Les dissociations observées chez les patients cérébro-lésés pourraient alors être modulées en fonction de l'ambiguïté des mots. En conclusion, les auteurs ont suggéré que *le contexte influence la recherche de l'information relative à la classe de mots, celle-ci n'étant pas une propriété inhérente et immuable des items lexicaux*. Autrement dit, « la classe grammaticale ne « résiderait » pas dans la représentation neuronale des mots, mais émergerait d'une interaction entre leurs propriétés sémantiques et syntaxiques, à la fois lorsque ces mots seraient isolés et placés dans un contexte ».

Dans l'ensemble, les études EEG ont permis de démontrer l'existence de réseaux neuronaux distincts pour les noms et les verbes, qui s'établiraient à la fois en fonction des propriétés sémantiques des mots et de leur classe grammaticale. Corroborant les études neuropsychologiques, les résultats obtenus suggèrent également que la distinction entre les deux catégories de mots suive un axe antéro-postérieur. La résolution spatiale de ces techniques est néanmoins limitée ; à cet égard, les études d'imagerie cérébrale ont permis de préciser la localisation anatomique des réseaux concernés.

V.3.2. Etudes d'imagerie cérébrale

Si un consensus semble émerger en EEG quant à l'existence de substrats neuronaux différents impliqués dans le traitement des noms et des verbes, les études d'imagerie cérébrale s'accordent plus difficilement sur ce point.

Certaines études ont en effet mis en évidence des patterns d'activation cérébrale identiques, ou se recouvrant fortement, pour les deux catégories de mots (Perani et al., 1999b ; Tyler et al., 2001b ; Warburton et al., 1996). Warburton et collègues (1996) ont par exemple démontré une activation des régions préfrontales, temporales et pariétales gauches dans des tâches de génération de noms et de verbes, les activations étant toutefois plus prononcées pour les verbes par rapport aux noms. De

la même manière, Tyler et al. (2001b) n'ont observé aucune différence d'activation cérébrale entre les deux catégories de mots lors de tâches de décision lexicale et de catégorisation sémantique. Ainsi, le gyrus frontal inférieur gauche et les gyri temporaux inférieur et médian bilatéraux étaient recrutés indépendamment de la catégorie de mots. Les auteurs ont alors suggéré que les différences d'acquisition entre les noms et les verbes observées au cours de l'apprentissage du langage ne soient pas reflétées dans l'organisation de leurs représentations neuronales. Selon eux, la connaissance conceptuelle serait au contraire représentée dans un réseau neuronal distribué, sans distinction entre les catégories (i.e. noms vs. verbes) ni entre les domaines (i.e. animé vs. inanimé).

D'autres études ont en revanche démontré plus franchement l'existence de réseaux d'activation partiellement différents lors de la récupération des deux catégories de mots, tant au niveau sémantique que grammatical (Damasio et al., 2001 ; Martin et al., 1995, 1996 ; Saccuman et al., 2006 ; Shapiro et al., 2005, 2006 ; Tranel et al., 2005 ; Tyler et al., 2004 ; Vigliocco et al., 2006 ; Yokoyama et al., 2006). Dans la suite, nous présenterons d'abord les preuves démontrant l'existence de représentations sémantiques distinctes de ces mots ; les travaux ayant examiné le rôle de l'information grammaticale seront ensuite exposés.

- ***Information sémantique***

De nombreuses études se sont concentrées sur la distinction entre noms et verbes en termes sémantiques, à savoir la distinction entre objets et actions. Martin et al. (1995) ont par exemple rapporté une activation spécifique du lobe frontal inférieur (aire de Broca) et d'une région des gyri temporaux supérieur et médian postérieur gauches, antérieure à la région impliquée dans la perception des mouvements (MT), lors de la dénomination d'images évoquant des actions (verbes) et de la génération de verbes d'action associés à l'utilisation d'objets. La dénomination de couleurs (noms) activait en revanche les gyri fusiformes avec une prédominance hémisphérique gauche. Damasio et al. (2001) ont également décrit un recrutement de l'operculum frontal (FO) et du lobe pariétal gauches, mais aussi de l'aire MT bilatérale, lors de la dénomination d'actions. Vigliocco et al. (2006) ont quant à eux démontré une influence des attributs sémantiques des mots (i.e. associations visuelles vs. motrices) mais pas de leur classe grammaticale (i.e. noms vs. verbes) dans une tâche d'écoute passive de mots se référant à des évènements associés à des mouvements (e.g. plongeon, patiner) ou à des expériences sensorielles (e.g. foudre, briller). Ainsi, indépendamment de la classe grammaticale, les mots se référant à des actions recrutaient préférentiellement le gyrus précentral gauche, alors que les mots « sensoriels » activaient le gyrus temporal antérieur inférieur,

le cortex préfrontal antérieur et le sillon frontal inférieur postérieur gauches (Figure 5.12). Aucune activation sélective à la classe grammaticale n'a été mise en évidence.

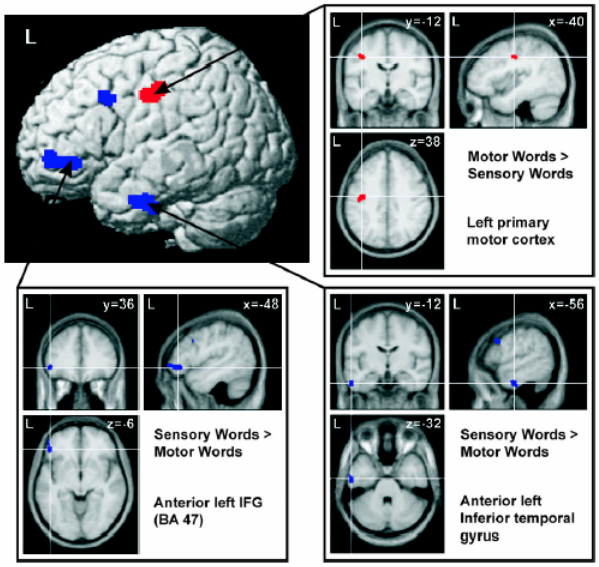


Figure 5.12 : Patterns d'activation en fonction de la nature sémantique des noms et des verbes (associations motrices ou sensorielles). Les activations spécifiques aux mots d'action sont représentées en rouge, et celles spécifiques aux mots « sensoriels » sont illustrées en bleu. Les détails d'activation (coupes axiales, sagittales et coronales) sont donnés pour le cortex moteur primaire, le gyrus frontal inférieur gauche (IFG) et le gyrus temporal antérieur inférieur gauche. *Pris de Vigliocco et al. (2006).*

Ces résultats suggèrent donc une correspondance entre les représentations neuronales des actions et celles des mots se référant à ces actions (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk et al., 2004ab ; Pulvermüller, 1996a, 2001a, 2005a ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Tettamanti et al., 2005). Par ailleurs, l'activation du cortex temporal inférieur gauche lors de l'écoute des mots « sensoriels » reflèterait les nombreuses propriétés sensorielles de ces mots. En conclusion, *les auteurs ont proposé que la compréhension des noms et des verbes ne soit pas sous-tendue par des substrats corticaux fondamentalement différents, mais qu'elle dépende d'un réseau commun distribué, dont l'organisation serait dictée par le contenu sémantique de ces mots* (voir aussi Saccuman et al., 2006 pour un rôle de la dimension « manipulabilité » dans l'organisation des représentations neuronales des mots indépendamment de leur classe grammaticale).

Enfin, Tranel et ses collègues (2005) ont étudié les activations cérébrales lors de la dénomination d'images d'objets et d'actions avec des noms et des verbes homonymes ou non (mots ambigus vs. non ambigus). Conformément aux résultats de Federmeier et al. (2000), ils ont émis la prédiction que les mots ambigus devraient recruter des aires corticales en partie distinctes de celles activées pour les mots ambigus. Plus particulièrement, les mots ambigus utilisés comme noms devraient engager le réseau « nom » mais aussi, quoique de façon moindre, le réseau « verbe », alors que les noms non ambigus ne devraient activer que le réseau « nom ». De la même manière, les mots ambigus utilisés comme verbes devraient recruter à la fois les réseaux « verbe » et « nom », par rapport aux verbes non ambigus (réseau « verbe » uniquement). Leurs résultats ont d'une part confirmé les données des précédentes études (Martin et al., 1995, 1996 ; Tranel et al., 2001), à

savoir une activation du cortex inféro-temporal (IT) postérieur gauche lors de la dénomination des outils (noms), et des aires FO et MT gauches, ainsi que d'une région postérieure et latérale du cortex IT gauche, lors du traitement des actions (verbes ; Figure 5.13). D'autre part, *des activations en partie distinctes ont été mises en évidence entre les mots ambigus et non ambigus pour les deux classes grammaticales*. Ainsi, les noms non ambigus recrutaient uniquement le cortex IT gauche, alors que les noms homonymes activaient cette même région mais aussi le FO gauche. Sur le plan des verbes, les activations des aires FO et MT gauches étaient beaucoup moins prononcées pour les verbes homonymes en regard des verbes non ambigus. Enfin, une comparaison des activations obtenues pour les mots ambigus utilisés comme noms ou verbes a révélé une activation spécifique de l'aire MT pour les verbes.

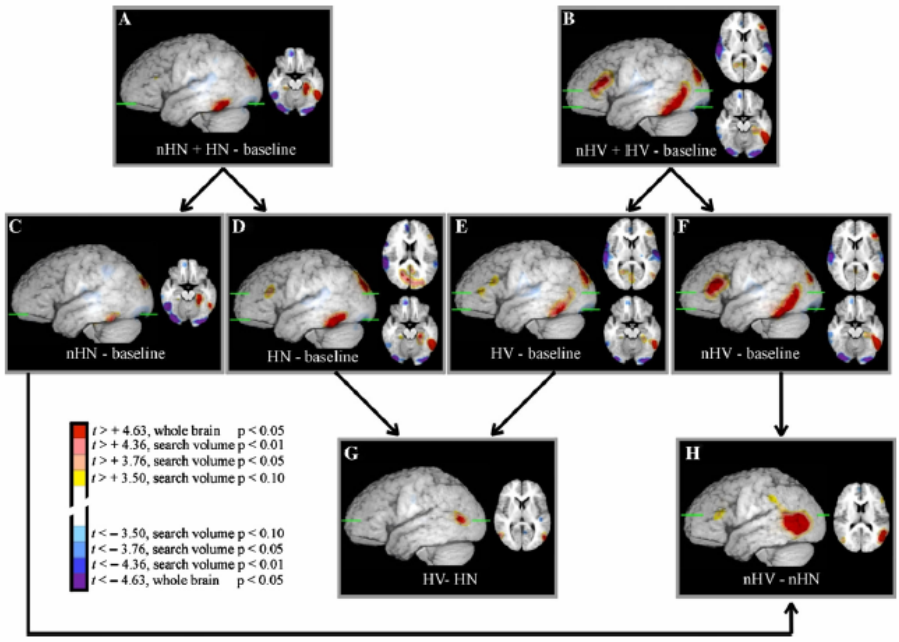


Figure 5.13 : Patterns d'activations corticales gauches lors de la dénomination d'images d'objets et d'actions avec des noms et des verbes ambigus ou non (les coupes axiales sont également représentées). nHN, noms non ambigus/non homonymes ; HN, noms ambigus/homonymes ; nHV, verbes non ambigus/non homonymes ; HV, verbes ambigus/homonymes. *Pris de Tranel et al. (2005).*

Les prédictions des auteurs ont donc été confirmées, puisque *les noms ambigus ont activé, contrairement aux noms non ambigus, et en sus du réseau « nom », une partie du réseau spécifique au traitement des verbes. Les verbes ambigus ont quant à eux recruté le réseau « verbe » plus faiblement que les verbes non ambigus*. Autrement dit, *le facteur homonymie semble avoir « modifié » les patterns d'activation sélectifs aux noms et aux verbes*. Les auteurs ont alors suggéré que les noms ambigus « se comportent » comme des verbes (en accord avec Vinson & Vigliocco, 2002), l'activation supplémentaire de l'aire FO pouvant refléter les associations motrices de ces mots ou encore l'influence de facteurs grammaticaux (i.e. ces mots sont fréquemment utilisés en

tant que verbes). L'interprétation des activations obtenues lors de la production des verbes est quelque peu plus complexe : en effet, bien que des aires spécifiques au traitement de cette catégorie aient été mises en évidence, ces mots ont également recruté le cortex IT, également impliqué dans la production des noms (en accord avec Perani et al., 1999b, pour des activations spécifiques aux verbes mais pas aux noms). En outre, les aires spécifiques aux verbes (FO et MT) étaient moins activées dans le cas des verbes ambigus. Les auteurs ont interprété ces résultats comme le reflet de plus fortes associations motrices liées aux verbes non ambigus ou encore comme l'expression de facteurs linguistiques (i.e. lexicaux, syntaxiques) affectant le traitement des verbes ambigus.

L'ensemble des études décrites jusque là fait principalement état de différences d'activation cérébrale entre les noms et les verbes sur le plan sémantique. Toutefois, comme nous l'avons décrit chez les patients cérébro-lésés et dans les études d'électrophysiologie, l'information grammaticale semble jouer un rôle crucial dans l'organisation des représentations lexicales de ces mots. A cet égard, de récents travaux se sont attachés à révéler cette influence de la classe grammaticale en utilisant des tâches morphologiques dans lesquelles les formes verbales des noms et des verbes étaient fléchies (Shapiro et al., 2005, 2006 ; Tyler et al., 2004 ; Yokoyama et al., 2006).

- ***Information grammaticale***

Conformément aux études neuropsychologiques (Shapiro et al., 2000 ; Shapiro & Caramazza, 2003a), Shapiro et ses collègues (2005) ont examiné, en TEP, l'activité corticale de sujets sains devant produire la forme plurielle de noms et la 1ère personne du pluriel de verbes. La même tâche était également réalisée avec des pseudo-mots utilisés comme pseudo-noms ou pseudo-verbes ; les aires cérébrales impliquées dans le traitement grammatical, indépendamment du sens des mots, pouvaient ainsi être précisément ciblées. Les résultats ont démontré un recrutement spécifique du cortex préfrontal rostral gauche, et notamment de la portion antérieure du gyrus frontal supérieur, lors de la production des verbes et pseudo-verbes, comparés aux noms et pseudo-noms (Figure 5.14.a). Le traitement des verbes activait en outre le gyrus frontal inférieur gauche, incluant l'aire de Broca (mais voir Vigliocco et al., 2006 pour des résultats différents). Au contraire, les noms et pseudo-noms activaient les régions temporo-pariétales bilatérales et la partie médiane du gyrus temporal supérieur droit (Figure 5.14.b). Une activation supplémentaire pour les noms était observée dans le gyrus fusiforme médian gauche. Ces données s'accordent ainsi avec les patterns lésionnels des patients (Damasio & Tranel, 1993 ; Daniele et al., 1994 ; Hillis et al., 2003 ; Shapiro

& Caramazza, 2003a), mais aussi avec des études d'imagerie cérébrale ayant rapporté une activation préfrontale lors de la génération de verbes (Herholz et al., 1996 ; Warburton et al., 1996) et du lobe temporal bilatéral lors de la dénomination d'objets (Martin et al., 1996 ; Warburton et al., 1996). Par ailleurs, l'activation d'un réseau bilatéral lors du traitement des noms est confortée par les études neuropsychologiques ayant décrit des troubles du langage suite à des lésions hémisphériques droites (Cappa et al., 1990) ou encore par les études menées chez les patients « split-brain » (Gazzaniga, 1983, et Zaidel, 1983, cités par les auteurs). *Les auteurs ont interprété les différents patterns corticaux obtenus comme reflétant l'influence de la classe grammaticale des mots, et plus précisément du rôle grammatical joué par ces mots dans des contextes syntaxiques bien particuliers. Alors que le cortex préfrontal gauche contribuerait au traitement grammatical des verbes, les aires temporales bilatérales seraient impliquées dans celui des noms.*

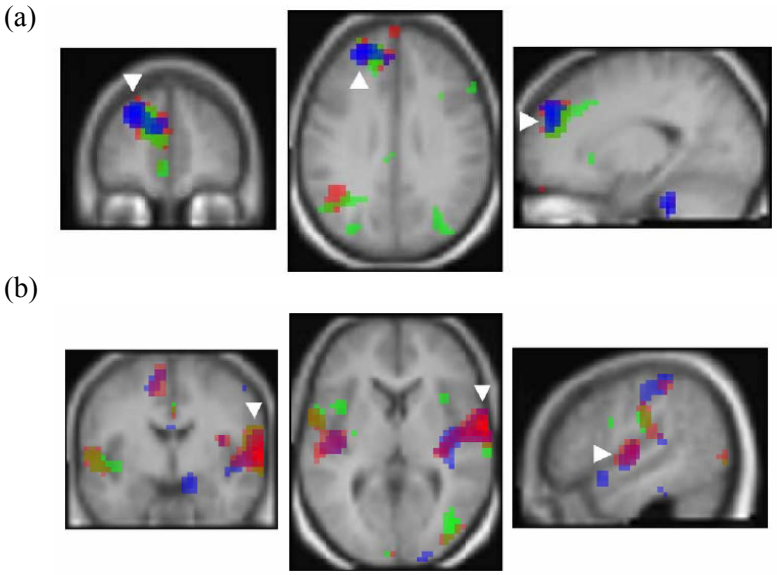


Figure 5.14. : **(a)** Activations plus prononcées pour les verbes (vert) et les pseudo-verbes (bleu) en regard des noms et pseudo-noms dans la tâche morphologique. Les aires activées à la fois pour les verbes et les pseudo-verbes sont représentées en rouge. Les flèches indiquent l'activation sélective du gyrus frontal supérieur gauche. **(b)** Activations plus prononcées pour les noms (vert) et les pseudo-noms (bleu) en regard des verbes et pseudo-verbes. Les aires activées à la fois pour les noms et les pseudo-noms sont représentées en rouge. Les flèches indiquent l'activation d'une région du cortex supérieur temporal droit. *Pris de Shapiro et al. (2005).*

Ces résultats ont été confirmés par les mêmes auteurs (Shapiro et al., 2006) dans une étude en IRMf, dans laquelle la production de formes fléchies, régulières ou irrégulières (e.g. « ducks » et « played » vs. « geese » (goose) et « wrote » (to write)), de noms et de verbes abstraits ou concrets, mais aussi de pseudo-mots a été examinée. Shapiro et al. (2006) ont ainsi rapporté, lors de la production des verbes, un recrutement spécifique du gyrus frontal médian gauche, du gyrus temporal supérieur gauche et du cortex pariétal postérieur supérieur bilatéral. L'activation des cortex préfrontal et pariétal postérieur gauches était en outre observée indépendamment des propriétés lexico-sémantiques des stimuli (mots vs. pseudomots, et abstraits vs. concrets) et de leurs traits morphologiques (réguliers vs. irréguliers). De la même manière, la production des noms recrutait le gyrus fusiforme médian gauche quelle que soit la condition testée. Les auteurs ont alors

suggéré que *de tels patterns d'activation, identiques quelles que soient les propriétés sémantiques et morphologiques des catégories de mots, reflètent les signatures des processus cognitifs spécifiques à la production des noms et des verbes en tant que classes grammaticales.*

Enfin, Tyler et al. (2004) ont étudié l'organisation neuronale des noms et des verbes dans une tâche de jugement sémantique incluant des formes fléchies régulières de noms (-s) et de verbes (-ing). Leurs résultats ont révélé une activation sélective du gyrus frontal inférieur gauche (BA 44, 45 et 47) lors du traitement des verbes en regard des noms (mais voir Vigliocco et al., 2006 pour une activation de ces aires indépendamment de la classe grammaticale). Aucune activation spécifique aux noms n'était en revanche obtenue (en accord avec Perani et al., 1999b). Par ailleurs, les auteurs ont démontré que ce pattern d'activation était corrélé aux lésions de trois patients présentant un déficit de traitement des formes fléchies des verbes. Par comparaison avec leur étude de 2001 (Tyler et al., 2001) dans laquelle aucune différence d'activation entre noms et verbes n'avait été observée, les auteurs ont conclu que *des réseaux neuronaux distincts pour les deux catégories de mots n'émergeraient que lors du traitement des formes fléchies de ces mots. Selon eux, les noms et les verbes seraient donc représentés dans un réseau non différencié en fonction de la classe grammaticale, mais qui ferait appel au gyrus frontal inférieur gauche pour traiter les formes fléchies des verbes uniquement* (en accord avec Yokoyama et al., 2006 pour une étude en japonais).

De nombreuses études d'imagerie cérébrale ont été menées pour tenter de déterminer si le traitement des noms et des verbes faisait appel à des réseaux neuronaux distincts dans le cortex cérébral. Alors que certaines n'ont démontré aucune activation spécifique à la catégorie de mots, d'autres ont en revanche révélé que les propriétés sémantiques mais aussi grammaticales de ces mots influencent leur organisation dans le cerveau. Plus particulièrement, il semble que les aires motrices et sensorielles soient recrutées lors du traitement de mots se référant à des actions (ou des entités manipulables) et à des propriétés sensorielles respectivement, indépendamment de la classe grammaticale. Par ailleurs, le traitement morphologique des noms et des verbes, quel que soit leur sens, semble recruter les aires temporales (gyrus fusiforme médian) et le cortex (pré)frontal (gyrus frontal inférieur, gyrus frontal supérieur antérieur) respectivement. Les différentes propriétés des mots (sémantiques et grammaticales) pourraient donc être représentées dans des systèmes neuronaux fonctionnellement et topographiquement distincts. Chaque système pourrait alors être lésé indépendamment de l'autre, expliquant probablement la diversité des troubles linguistiques rapportés dans la littérature, et notamment les différentes origines possibles des déficits spécifiques aux noms et aux verbes.

Les études EEG et d'imagerie cérébrale suggèrent l'existence de réseaux neuronaux en partie différents pour les noms et les verbes ; rien ne permet toutefois d'affirmer que ces régions soient nécessaires au traitement de ces deux catégories de mots. Les deux études menées en TMS répétitive (rTMS) que nous présenterons dans la suite ont permis de fournir de premiers éléments de réponse à cette question.

V.3.3. Etudes en TMS

Contrairement aux études d'EEG et d'imagerie cérébrale, peu d'études concernant les substrats neuronaux des noms et des verbes ont été réalisées en rTMS[13], probablement en raison de la mise au point récente de cette technique. En outre, si les auteurs ont examiné le rôle du cortex préfrontal dans le traitement de ces deux catégories de mots, les hypothèses testées étaient différentes, à savoir l'hypothèse grammaticale pour Shapiro et collègues (2001) et l'hypothèse sémantique pour Cappa et collaborateurs (2002).

Shapiro et al. (2001) ont utilisé une tâche morphologique fortement similaire à celle précédemment décrite (Shapiro et al., 2005), dans laquelle des sujets sains devaient produire oralement les formes singulière ou plurielle de noms et conjuguer des verbes à la 3ème personne du pluriel ou du singulier. La même tâche était également réalisée avec des pseudo-mots. Les latences de réponses étaient enregistrées alors que la rTMS était simultanément appliquée sur la portion inférieure du gyrus frontal médian gauche, immédiatement antérieure et supérieure à l'aire de Broca. La stimulation était appliquée à un niveau supraliminal (i.e. 110 % du seuil moteur), créant de ce fait une sorte de « lésion virtuelle » de l'aire stimulée. Les données étaient comparées à une condition contrôle dans laquelle la stimulation magnétique était simulée (« sham »). Les auteurs ont formulé *l'hypothèse selon laquelle une implication spécifique du cortex préfrontal dans le traitement grammatical des verbes devrait se traduire par un allongement des temps de réponse pour ces mots lors de la stimulation magnétique répétée de cette région. A l'inverse, aucun effet d'interférence ne devrait être observé dans le cas des noms.* Leurs résultats ont confirmé ces prédictions : les latences de réponse lors de la production des verbes étaient plus longues par rapport aux noms lorsque la stimulation était délivrée sur le cortex préfrontal (Figure 5.16.a). Cet effet

[13] Pour rappel, la rTMS permet non seulement de démontrer qu'une aire corticale est activée dans une tâche, mais qu'elle est également cruciale à la réalisation de cette tâche. Elle consiste à délivrer un « train » de stimulations à un niveau supraliminal (i.e. au-dessus du seuil moteur), ce qui supprime l'excitabilité de la région corticale ciblée (Chen et al., 1997 ; Pascual-Leone et al., 1999). En d'autres termes, une « lésion virtuelle » de cette région est créée, pouvant ou non interférer avec les processus cognitifs mis en jeu dans la tâche. Mais la rTMS peut également être délivrée à un niveau infraliminal (i.e. en dessous du seuil moteur), modulant, sans supprimer, l'excitabilité de la région ciblée. Les effets potentiels de facilitation ou d'interférence avec la tâche cognitive en cours peuvent alors être mesurés.

n'était pas observé lors de la stimulation « sham ». Par ailleurs, un pattern de résultats identique a été obtenu lorsque les stimuli produits étaient des pseudo-mots, les temps de réponse étant plus longs pour les pseudo-verbes (Figure 5.16.b). Ces dernières données confortent donc l'idée que le cortex préfrontal soit nécessaire aux opérations grammaticales relatives aux verbes, et non à leurs représentations sémantiques, sans quoi l'effet observé aurait dû être aboli pour les pseudo-verbes. Ainsi, *le cortex préfrontal gauche participerait de façon cruciale aux processus de récupération des verbes, mais ne serait au contraire pas indispensable à ceux des noms*.

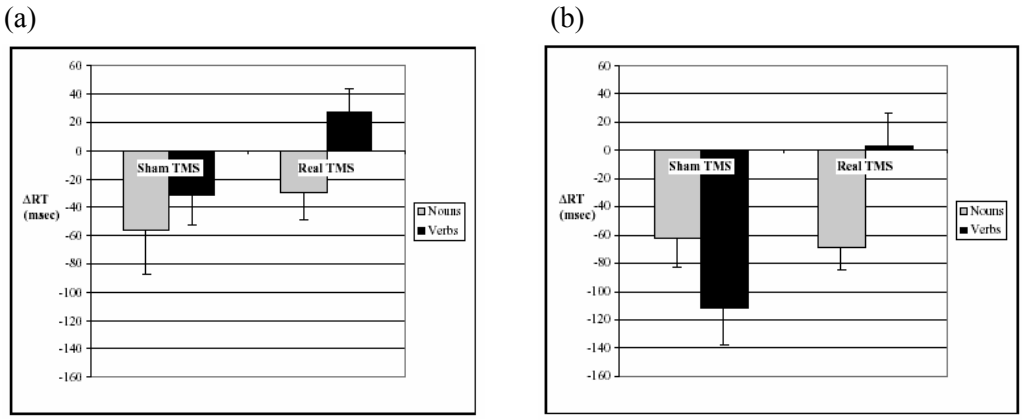


Figure 5.16 : **(a)** Effet de la rTMS, délivrée sur le cortex préfrontal gauche, sur les latences de réponse lors de la production de formes fléchies de noms et de verbes, par rapport à une condition contrôle de leurre (« sham »). **(b)** Résultats obtenus lorsque les stimuli produits sont des pseudo-mots utilisés comme noms ou verbes. Il faut noter que la stimulation « sham » se traduit par une réduction des latences de réponses, néanmoins comparable pour les noms (ou pseudo-noms) et les verbes (ou pseudo-verbes). *Pris de Shapiro et al. (2001).*

Cappa et al. (2002) ont quant à eux évalué le rôle du cortex préfrontal dans le traitement sémantique des actions. Plus précisément, ils ont appliqué des stimulations magnétiques répétées, à un niveau infraliminal (i.e. 10 % en dessous du seuil moteur), sur le cortex préfrontal dorsolatéral gauche ou droit, alors que des sujets sains nommaient des images d'actions (verbes) et d'objets (noms). Une condition contrôle de stimulation « sham » était également réalisée. Leurs résultats ont révélé un effet de facilitation de la dénomination d'actions, par comparaison avec des objets, lors de la stimulation du cortex préfrontal gauche. Ainsi, une réduction des latences de réponses était observée lors de la production orale des verbes désignant les actions, comparés aux noms se référant aux objets. Cet effet n'était pas observé pour une stimulation hémisphérique droite ni lors de la condition contrôle. Les auteurs ont alors proposé que *le cortex préfrontal dorsolatéral gauche joue un rôle fondamental dans la représentation des concepts d'actions, communément désignés par des verbes*. Ils suggèrent notamment une contribution du système miroir, qui serait latéralisé à gauche, dans ces liens « sémantiques » unissant cortex préfrontal et dénomination d'actions. Cette interprétation s'accorde ainsi avec les travaux ayant démontré l'existence d'un système miroir

auditif gauche de reconnaissance de sons associés à des actions (Aziz-Zadeh et al., 2004 ; Gazzola et al., 2006 ; Pizzamiglio et al., 2002, 2005). Ils ne permettent toutefois pas de rendre compte de l'absence de latéralisation du système miroir « visuel » recruté lors de l'observation d'actions (Aziz-Zadeh et al., 2002, 2006a ; Fadiga et al., 1995).

Ces deux études menées en TMS suggèrent que le cortex préfrontal gauche contribue spécifiquement au traitement des verbes, que ce soit en tant que classe grammaticale ou catégorie sémantique. Ainsi, la stimulation répétée de cette région, supprimant ou modulant son excitabilité, affecte les performances de récupération des formes morphologiques associées aux verbes et des actions désignées par des verbes. Il est notamment intéressant de constater que les auteurs ont délivré la rTMS dans des régions corticales quasi-identiques (rostrales de 5 à 6 cm par rapport au point moteur suscitant une activité électromyographique du premier muscle dorsal interosseux). Ces données corroborent donc les précédents résultats rapportés chez les sujets sains et les patients cérébro-lésés, à savoir que le traitement des verbes repose fortement sur le cortex frontal, au sein duquel les informations grammaticales et sémantiques de ces mots seraient représentées.

V.4. Conclusion

Les noms et les verbes constituent deux catégories de mots qui diffèrent à la fois sur les plans sémantique et grammatical ; les études développementales ont d'ailleurs suggéré que des processus d'apprentissage différents soient mis en place lors de l'acquisition de ces mots. Les études neuropsychologiques traitant des doubles dissociations ont apporté des preuves plus robustes quant à l'existence de substrats neuronaux distincts sous-tendant le traitement de ces deux catégories de mots. Ainsi, les lésions frontales gauches conduisent généralement à des déficits sélectifs de la récupération des verbes, alors que les lésions temporales gauches sont associées à des troubles du traitement des noms. Si deux hypothèses à priori opposées, l'une sémantique et l'autre grammaticale, ont été proposées pour rendre compte de ces déficits, il apparaît que les propriétés sémantiques mais aussi grammaticales participent à la mise en place de ces réseaux neuronaux distincts. Les études menées chez les sujets sains ont confirmé ces données, en démontrant une activation des aires frontales motrices et temporales visuelles/sensorielles lors du traitement de mots d'action et de vision respectivement, mais aussi du cortex préfrontal et du lobe temporal lors du traitement des aspects grammaticaux des verbes et des noms respectivement.

VI. Synthèse et Problématique générale

VI.1. Synthèse

La question de l'origine du langage humain, qui reste l'une des énigmes scientifiques les plus discutées, fait l'objet, à l'heure actuelle, d'un regain d'intérêt des chercheurs issus d'horizons différents. Cette thématique, située au centre d'un carrefour interdisciplinaire, a vu naître en son sein nombre de théories et courants de recherche, chacun ouvrant de nouvelles perspectives quant à l'évolution du langage chez l'homme. Plus particulièrement, l'hypothèse d'une origine motrice du langage, selon laquelle cette capacité propre à l'homme aurait évolué à partir des gestes manuels, a été proposée (Armstrong, 1999 ; Armstrong et al., 1995 ; Corballis, 1999, 2002, 2003, 2005 ; Hewes, 1973 ; Kimura, 1993) et accréditée par la découverte du « système miroir » dans le cortex prémoteur de singe (di Pellegrino et al., 1992 ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a) mais aussi chez l'homme (Buccino et al., 2004ab ; Cochin et al., 1999 ; Fadiga et al., 1995 ; Nishitani & Hari, 2000, 2002 ; Rizzolatti et al., 1996b ; Rizzolatti & Arbib, 1998). Depuis cette découverte « révolutionnaire » a émergé un intérêt croissant des neurosciences cognitives pour la thématique, très prisée actuellement, des liens unissant langage et motricité (Fadiga et al., 2002 ; Gentilucci, 2003ab ; Gentilucci et al., 2000, 2004ab ; Glover & Dixon, 2002 ; Glover et al., 2003 ; Meister et al., 2003 ; Watkins et al., 2003 ; Watkins & Paus, 2004). A cet égard, l'étude du traitement des mots désignant des actions, généralement des verbes, est apparue comme une opportunité de comprendre ces liens fonctionnels si particuliers. Deux modèles, celui du système miroir et celui de l'apprentissage « hebbien » (Pulvermüller, 1996a, 1999a, 2001a, 2005a), supposent en effet que le traitement des mots d'action recrute le système moteur impliqué dans l'exécution et la reconnaissance des actions décrites par ces mots. Corroborant cette hypothèse, les travaux ont démontré une activation somatotopique des cortex prémoteur et moteur, ainsi qu'une modulation d'excitabilité de ces régions, lors de la perception de mots ou de phrases se référant à des actions corporelles (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Hauk et al., 2004b ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Tettamanti et al., 2005). En dépit du nombre croissant d'éléments favorisant l'idée d'un partage de substrats neuronaux entre la reconnaissance des mots d'action et l'action elle-même, la signification fonctionnelle des activations observées, ainsi que le rôle des aires motrices dans le traitement de ces mots restent toutefois encore à élucider. Si une étude menée en TMS a mis en évidence une implication notable

de ces aires dans le traitement des mots d'action (Pulvermüller et al., 2005c), des preuves robustes au niveau comportemental manquent cruellement.

VI.2. Problématique

Ce travail de thèse a été réalisé avec deux grands objectifs : (i) apporter des *indices comportementaux* robustes quant à l'existence de corrélats neuronaux distincts sous-tendant le traitement des noms et des verbes chez les sujets sains ; (ii) approfondir l'étude de la dynamique des liens unissant le traitement des mots d'action et l'action, en dévoilant les *corrélats comportementaux et électrophysiologiques* de l'activité motrice liée à ces mots, et en examinant le *rôle des régions motrices dans le traitement des mots d'action*.

Dans une première étude, les dissociations potentielles entre les processus de reconnaissance de noms concrets et de verbes d'action seront mises en évidence en évaluant l'influence d'une variable particulière, l'âge d'acquisition des mots, sur l'identification de ces mots dans une tâche de décision lexicale. Le choix de cette variable comme « outil » a été motivé par son influence notable, au moins équivalente à celle de la fréquence d'occurrence, sur le traitement des mots. L'âge d'acquisition des mots reflétant la manière dont les mots sont organisés dans le cerveau, la mise en place de réseaux neuronaux en partie distincts de traitement des noms concrets et des verbes d'action au cours de l'apprentissage ne devrait-elle alors pas se traduire par des effets différents de cette variable sur la reconnaissance des deux catégories de mots ?

Les travaux suivants se focaliseront plus particulièrement sur la problématique du traitement des verbes d'action et sur les relations étroites qu'entretiennent ces mots avec le système moteur. Deux grandes questions seront posées : la récupération des verbes d'action recrute-t-elle les aires prémotrices et motrices participant également au contrôle des mouvements ? Quel rôle ces régions corticales jouent-elles dans le traitement de ces mots ? Dans une deuxième étude, nous évaluerons, grâce à des analyses cinématiques fines, l'interaction potentielle entre la lecture de verbes d'action, en regard de noms concrets, et la réalisation simultanée ou successive d'un mouvement de préhension. Les variations de décours temporel entre les tâches nous permettront notamment de déterminer si les régions corticales impliquées dans l'exécution des mouvements participent effectivement au *traitement* des verbes d'action, ou si leur activation rapportée dans les études d'imagerie cérébrale ne résulte que de processus post-linguistiques, tels l'imagerie mentale des actions auxquelles les mots se réfèrent. Notre troisième étude, utilisant un paradigme tout aussi novateur combinant des enregistrements EEG et cinématiques, s'attachera à confirmer et

approfondir le précédent travail, en examinant l'influence des mêmes mots sur les corrélats neurophysiologiques de la préparation motrice simultanée et sur l'exécution motrice subséquente. Plus précisément, l'effet de la présentation subliminale de verbes d'action et de noms concrets sera mesuré sur le potentiel de préparation motrice et sur les paramètres cinématiques d'un mouvement de préhension. Une implication des régions corticales de contrôle moteur dans le traitement des mots d'action devrait alors résulter en un pattern d'interaction spécifique entre les deux tâches. Enfin, notre quatrième et dernière étude nous permettra d'apporter de premiers éléments de réponse à la question du rôle des aires corticales motrices dans le traitement des verbes d'action : sont-elles nécessaires à la récupération de ces mots ? Dans ce but, nous examinerons l'impact d'une atteinte motrice, telle que celle décrite dans la maladie de Parkinson, sur les performances de reconnaissance de noms concrets et de verbes d'action dans une tâche de décision lexicale avec amorçage répété masqué. Des effets d'amorçage réduits, voire nuls, pour les verbes d'action, en regard des noms concrets, étaieraient l'hypothèse d'un rôle crucial des régions motrices dans les processus de récupération de ces mots.

VII. Effets de l'âge d'acquisition des mots sur la reconnaissance des noms concrets et des verbes d'action chez les sujets sains

Cette étude a donné lieu à une publication dans la revue *Cognition* (Boulenger, Decoppet, Roy, Paulignan, Jeannerod & Nazir, 2006a).

VII.1. Introduction

Les noms et les verbes formant des catégories sémantiques et grammaticales différentes, les études développementales portant sur l'acquisition du vocabulaire chez les enfants ont suggéré la mise en place de processus d'apprentissage différents pour les deux catégories de mots (Bassano, 2000 ; Caselli et al., 1995 ; Goldfield, 1993, 2000). Les études neuropsychologiques menées chez les patients cérébro-lésés, mais aussi les études menées en EEG et en imagerie cérébrale chez les adultes sains, ont confirmé l'existence de réseaux neuronaux en partie distincts sous-tendant le traitement des noms et des verbes, en rapportant des déficits spécifiques à la récupération de ces deux catégories de mots (Caramazza & Hillis, 1991 ; Damasio & Tranel, 1993 ; Daniele et al., 1994 ; Hillis et al., 2002, 2003 ; Miceli et al., 1984) mais aussi des patterns d'activation corticale différents (Pulvermüller et al., 1999bc ; Shapiro et al., 2001, 2005, 2006 ; Vigliocco et al., 2006) respectivement. En outre, si deux hypothèses, l'une sémantique et l'autre grammaticale, ont été formulées pour rendre compte des ces dissociations, il a été démontré que les deux types d'information participent à l'organisation des représentations neuronales de ces mots. Malgré une littérature florissante, il est toutefois frappant de constater le manque d'études comportementales à ce sujet, notamment ces dernières années (Reynold & Flagg, 1976 ; Sereno, 1999 ; Thios, 1975 ; Wearing, 1973). La présente étude comportementale s'est attachée à étoffer les données déjà disponibles en mesurant les effets d'une variable particulière, l'âge d'acquisition des mots, sur les performances de reconnaissance de verbes d'action et de noms concrets lors d'une tâche de décision lexicale. Nous avons ici choisi d'utiliser des mots différant à la fois sur leurs dimensions sémantique et grammaticale dans le but de favoriser l'émergence de différences comportementales entre les deux catégories de mots.

L'âge d'acquisition des mots

Dès 1973, Carroll et White suggèrent que l'âge auquel les mots sont appris dans l'enfance exercerait une influence au moins équivalente à celle attribuée à la fréquence sur la facilité avec laquelle des objets dessinés peuvent être dénommés par les adultes. Plus précisément, à fréquence d'occurrence égale, les objets dont les noms sont acquis tôt dans la vie donneraient lieu à des réponses plus rapides et plus efficaces, par rapport aux objets dont les noms sont appris plus tardivement. Ces travaux fondateurs de Carroll et White (1973ab) ont lancé un vaste courant de recherches directement centré autour de cette problématique de l'âge d'acquisition (AdA par la suite ; pour une revue complète des effets d'AdA, voir la thèse de Nathalie Decoppet, Université Lyon 2, 2005). Dans ce contexte, les arguments en faveur d'un effet de l'AdA, initialement établi lors de la dénomination d'objets dessinés (Barry et al., 1997 ; Ellis & Morrison, 1998 ; Morrison et al., 1992), ont été étoffés de données recueillies dans des tâches de dénomination de mots (Brown & Watson, 1987 ; Gerhand & Barry, 1998 ; Morrison & Ellis, 1995) ou de décision lexicale (Gerhand & Barry, 1999a ; Morrison & Ellis, 1995, 2000 ; Turner et al., 1998). Les résultats établis auprès des locuteurs anglophones ont également été reproduits de manière robuste dans différentes langues (Bonin et al., 2001 pour le français ; Brysbaert et al., 2000 et Ghyselinck et al., 2000 pour le hollandais).

Bien que les auteurs divergent sur la manière d'interpréter ces effets d'AdA et sur leurs mécanismes sous-jacents (pour une revue, voir Ghyselinck et al., 2004), un consensus a émergé quant au fait qu'ils résulteraient de la manière dont l'information est stockée et accédée dans le cerveau. Les effets d'AdA seraient en effet caractéristiques de l'apprentissage en général et reflèteraient une perte graduelle de plasticité du système d'apprentissage (Ellis & Lambon-Ralph, 2000 ; Ghyselinck et al., 2004 ; Monaghan & Ellis, 2002 ; Zevin & Seidenberg, 2002). En particulier, Ellis et Lambon-Ralph (2000) ont mis en évidence que les performances d'un modèle connexionniste entraîné par rétropropagation étaient naturellement influencées par l'AdA, pourvu que les bases d'exemples présentées soient introduites, de la même manière que lors de l'acquisition du langage, en différents points de l'apprentissage, sur un mode cumulatif et intercalé. Suivant ce principe, l'entraînement du modèle est initié sur une base d'exemples « précoces » qui s'enrichissent, lors d'une étape ultérieure de l'apprentissage, d'exemples plus « tardifs ». L'originalité de ce type d'entraînement consiste à permettre à l'apprentissage engagé sur les items déjà familiers de se poursuivre au moment de la présentation des nouveaux exemples. À l'issue de ces simulations, et de manière cohérente avec les précédentes observations empiriques, les taux d'erreurs les plus faibles

ont été relevés pour les exemples présentés au réseau dès le début de son apprentissage, y compris dans les conditions où la fréquence de présentation était équivalente sur l'ensemble des exemples précoces et tardifs. Ainsi, une diminution progressive des performances du réseau a été mise en évidence à mesure que les items étaient présentés tardivement lors de l'apprentissage. Ces résultats ont été interprétés comme conséquence de la « rigidification » progressive du réseau, dépendante du nombre d'exemples déjà assimilés au moment de l'introduction des nouveaux stimuli. De fait, la capacité de discrimination fine des exemples d'une base donnée est acquise par le réseau au prix d'une diminution de ses possibilités d'adaptation face à de nouveaux items. Zevin et Seindenberg (2002) ont par la suite révélé que l'émergence des effets d'AdA dans un réseau connexionniste était tributaire des caractéristiques des exemples utilisés lors de l'entraînement. Les auteurs ont ainsi démontré que l'AdA n'influençait les performances du réseau que si la structure des patterns orthographiques des items précoces ne recouvrait pas celle des items tardifs. Dans des conditions inhabituelles où les régularités repérées parmi les premiers mots appris par le réseau ne pouvaient être transférées aux mots appris ultérieurement, un avantage était effectivement obtenu pour le traitement des mots précoces en regard des mots tardifs (conformément au modèle d'Ellis & Lambon-Ralph, 2000). En revanche, lorsque les mêmes items étaient organisés de manière à autoriser certaines ressemblances orthographiques et phonologiques entre les groupes précoces et tardifs, l'influence de l'AdA disparaissait totalement du profil de réponse du réseau. La manière dont le réseau apprend les items qui lui sont soumis semble donc constituer un facteur déterminant pour l'installation des effets d'AdA. Le récent travail de thèse de Nathalie Decoppet (2005) mené chez des enfants et adultes normo-lecteurs a toutefois permis de réhabiliter l'influence de l'AdA sur le traitement des systèmes d'écriture alphabétiques, dans lequel une régularité suffisante permet aux connaissances nouvelles de prendre appui sur les acquis antérieurs.

VII.2. Présentation de l'étude et hypothèses

Prenant pour acquis que les effets d'AdA reflètent la manière dont sont appris et représentés les mots dans le cerveau, nous avons émis l'hypothèse selon laquelle, si le traitement des verbes d'action et des noms concrets fait effectivement appel à des réseaux neuronaux partiellement distincts (Damasio & Tranel, 1993 ; Pulvermüller, 1996a, 1999a ; Pulvermüller et al., 1999bc), les effets d'AdA devraient se manifester différemment pour les deux catégories de mots (Bogka et al., 2003 ; Bonin et al., 2004 ; Colombo & Burani, 2002 ; Morrison et al., 2003). Autrement dit, les performances de reconnaissance de noms et de verbes devraient être influencées de manière

différente par cette variable. Cette étude avait pour but de comparer les latences de réponse obtenues pour des noms concrets et des verbes d'action acquis précocement et tardivement, afin de déterminer si l'existence potentielle de réseaux différents de traitement de ces mots pouvait se refléter dans les performances des participants. Des profils de performances distincts pour les deux catégories de mots (i.e. coefficients directeurs différents lorsque les performances sont représentées en fonction de l'AdA) conforteraient une telle hypothèse.

Nous avons d'abord établi des estimations subjectives d'AdA pour un ensemble de verbes d'action et de noms concrets selon une procédure considérée comme un indicateur valide de l'âge d'apprentissage réel des mots (Bonin et al., 2001 ; Morrison et al., 1997 ; Annexe 2.A). Ces deux catégories différant généralement en termes d'imageabilité, des estimations subjectives de cette variable ont également été réalisées. Nous avons ensuite proposé aux participants une tâche de décision lexicale visuelle incluant des verbes d'action et des noms concrets acquis précocement et tardivement, et examiné les profils de performances (temps de réponse) pour ces mots en fonction de l'AdA.

VII.3. Expérience 1 de décision lexicale visuelle

VII.3.1. Matériels et Méthodes

VII.3.1.1. Participants

Vingt volontaires (10 femmes et 10 hommes), d'âge compris entre 22 et 29 ans (âge moyen = 25 ans), ont participé à l'expérience de décision lexicale. Tous les participants étaient de langue maternelle française et avaient une vision normale ou corrigée. Tous étaient droitiers (scores compris entre 0.63 et 0.94 au test de latéralité manuelle d'Edimbourg, Oldfield, 1971). Aucun des volontaires n'avait participé aux évaluations subjectives d'AdA ou d'imageabilité.

VII.3.1.2. Stimuli

Les stimuli expérimentaux étaient composés de la liste des 306 mots (verbes d'action et noms concrets) pour lesquels l'AdA a été estimé subjectivement (Annexe 2.AB). Trois cent six pseudo-mots, construits en changeant une lettre d'un nom ou verbe de la langue française, ont également

servi à l'expérience de décision lexicale. Les pseudo-mots pouvaient constituer des « pseudo-verbes » ou des « pseudo-noms », et tous respectaient les règles orthographiques légales de la langue française (i.e. tous étaient prononçables ; Annexe 2.B). Ces pseudo-mots étaient appariés aux mots sur plusieurs variables lexicales (nombre de lettres et de syllabes, fréquence des bigrammes et des trigrammes ; Tableau 7.1). Afin d'éviter toute discrimination basée sur la terminaison des mots, nous avons également appariés les verbes et pseudo-verbes sur ce paramètre, à savoir qu'autant de stimuli appartenant à l'une ou l'autre catégorie (130 sur 153) se terminaient par « -er ».

Tous les stimuli étaient écrits en lettres minuscules, à l'encre noire, dans la police Geneva, de taille 60 points.

	NOMS	**VERBES**	**ANOVA (par items)**	**PSEUDO-NOMS**	**PSEUDO-VERBES**	**ANOVA**
FQ	9.19	9.35	[F (1,304) = .010; p = ns]	-	-	-
LEM	14.67	58.94	[F (1,304) = 38.860 ; p < .0001]	-	-	-
LETT	6.34	6.434	**********	6.34	6.34	**********
BIGR	3875	4268	[F (1,304) = 2.915; p = ns]	4743	5308	[F (1,304) = 2.251; p = ns]
TRIG	543	534	[F (1,304) = .024; p = ns]	617	530	[F (1,304) = 1.400; p = ns]

Tableau 7.1 : Valeurs moyennes de fréquence d'occurrence (FQ), de fréquence des lemmes (LEM), du nombre de lettres (LETT), et de fréquence des bigrammes (BIGR) et des trigrammes (TRIG) pour les noms concrets, les verbes d'action et les pseudo-mots. Les analyses de variance (ANOVAs) par items sont reportées. La fréquence des lemmes n'a pu être appariée entre les noms et des verbes, mais une régression simple a montré une forte corrélation entre cette variable et la fréquence d'occurrence (qui était contrôlée) pour les deux catégories de mots (noms : $R^2 = .5899$, $p < .0001$; verbes : $R^2 = 8272$, $p < .0001$).

VII.3.1.3. Procédure

Le script de l'expérience a été réalisé grâce au logiciel Psyscope 1.1.2.PPC (Cohen, Mc Whinney & Provost, 1993), et l'expérience elle-même était présentée à partir d'un Power Macintosh 6500/250. L'expérience se déroulait dans une salle d'expérimentation, dans laquelle, une fois familiarisés avec la tâche, les participants se trouvaient isolés. La luminosité de la salle et celle de l'écran ont été maintenues constantes sur l'ensemble des sujets.

Chaque essai commençait par la présentation d'une croix de fixation centrale pendant 500 ms. Un stimulus était alors présenté immédiatement après cette croix de fixation et restait affiché à l'écran jusqu'à ce que le participant indique, en appuyant sur l'un de deux boutons prédéfinis du clavier, si ce stimulus était un mot de la langue française ou non. Les participants avaient pour consigne de répondre le plus rapidement et précisément possible. Pour la moitié des participants, la

réponse pour les mots était donnée en appuyant sur un bouton avec la main droite et la réponse pour les pseudo-mots en appuyant sur un bouton avec la main gauche. Pour l'autre moitié des participants, les consignes étaient inversées. Une pause était proposée à chacun des participants au milieu de l'expérience. Chaque stimulus n'était présenté qu'une seule fois dans l'expérience, et la présentation des stimuli était randomisée. Une phase d'entraînement composée de 10 mots et 10 pseudo-mots (différents des stimuli expérimentaux) précédait la phase expérimentale.

VII.3.1.4. Analyses statistiques

Les temps de réponse (en millisecondes) ainsi que la précision des réponses (pourcentage d'erreurs) ont été mesurés. Seuls les essais correspondant aux réponses attendues (rejets corrects des pseudo-mots et acceptations correctes des mots) ont été pris en considération lors de l'analyse des temps de réponse. En outre, les stimuli ayant occasionné des latences de réponse non comprises dans l'intervalle défini par le calcul de la moyenne +/- 2.5 fois l'écart type ont été rejetés des analyses (2.25% des essais au total).

La précision et les temps de réponse pour les verbes d'action, noms concrets, pseudo-verbes et pseudo-noms ont d'abord été calculés individuellement puis moyennés sur tous les participants de l'expérience. Les trois conditions principales (verbes d'action, noms concrets et pseudo-mots) ont ensuite été comparées à l'aide d'analyses de variance (ANOVAs) en mesures répétées.

Des analyses de régression simple, dans lesquelles les temps de réponse moyens des participants étaient exprimés en fonction des différentes variables d'intérêt telles que l'AdA et la fréquence d'occurrence, ont également été réalisées. Pour chaque analyse, le coefficient de régression ($\underline{\mathbf{b_1}}x_1$, où b_1 est le coefficient de régression et x_1 la variable considérée), le coefficient de détermination (R^2), ainsi que la valeur du p (calculée par un test *t* de Student) ont été examinés.

L'analyse des résultats s'est achevée par des régressions multiples « pas à pas » utilisant la méthode progressive. Ainsi, les différentes variables lexicales (variables explicatives) étaient introduites successivement dans l'analyse, nous permettant d'examiner l'effet de chacune d'elles sur les temps de réponse des participants (variable expliquée). En d'autres termes, avant toute introduction d'une variable supplémentaire, la signification des variables déjà présentes dans l'analyse pouvait être testée. Ont d'abord été introduites certaines des variables lexicales *objectives*, à savoir la fréquence des bigrammes et des trigrammes, et le nombre de lettres et de syllabes. Etait ensuite introduite la variable *subjective* « imageabilité ». Enfin, pour dissocier les effets de

fréquence d'occurrence des effets d'AdA, ces deux variables[14] ont été introduites en dernier lieu. Pour chaque variable introduite dans l'analyse, le coefficient de régression partielle (Beta), le coefficient de détermination multiple (R^2, ou part de variance expliquée), ainsi que la valeur du p (calculée par un test t de Student) ont été examinés. Ces analyses nous ont permis de mesurer la contribution de chaque variable explicative à la variance de la variable expliquée (exprimée en pourcentage de variance additionnelle). Parallèlement à ces régressions multiples, des analyses de corrélations entre les différentes variables lexicales et les temps de réponse ont été effectuées.

VII.3.2. Résultats

VII.3.2.1. Pour l'ensemble des 306 mots

Une première ANOVA par sujets sur l'ensemble des 306 mots et 306 pseudo-mots a révélé des temps de réponse significativement plus longs pour les pseudo-mots que pour les mots (677 ms ±147 vs. 601 ms ±94 respectivement, [F (1,19) = 46.692 ; p < .0001]). La précision des réponses ne différait pas significativement entre ces deux catégories de stimuli (4.33 % ±3.54 pour les pseudo-mots vs. 3.55 % ±2.81 pour les mots, [F (1,19) = 2.915 ; p = ns]).

Par ailleurs, bien que les mots aient été contrôlés sur les principales variables lexicales (fréquences d'occurrence, des bigrammes et des trigrammes), les temps de réponse moyens pour les noms (611 ms ±102) étaient significativement plus longs que pour les verbes (591 ms ±87 ; [F (1,19) = 8.856 ; p = .0078]). Un pattern similaire a été observé pour la précision des réponses, à savoir que les pourcentages d'erreurs étaient significativement plus élevés en réponse aux noms (4.41 % ±3.56) par rapport aux verbes (2.68 % ±2.51 ; [F (1, 19) = 9.378 ; p = .0064]).

La suite des résultats ne présentera que les analyses effectuées pour les mots.

- Régressions simples

Lorsque les temps de réponse étaient exprimés en fonction de l'AdA, les coefficients de régression et de détermination (R^2) étaient presque deux fois plus élevés pour les noms que pour les verbes (Figure 7.1.a), suggérant une influence plus forte de l'AdA sur la reconnaissance des noms

[14] Nous avons choisi d'inclure la fréquence d'occurrence comme variable explicative pertinente plutôt que la fréquence des lemmes, puisqu'une analyse de régression simple réalisée sur l'ensemble des 306 mots de la liste initiale a montré une influence plus importante de la première variable sur les performances moyennes des participants pour les deux catégories de mots.

concrets. En revanche, lorsque les performances étaient exprimées en fonction de la fréquence d'occurrence et de la fréquence des lemmes, la différence entre les deux catégories de mots était négligeable (Figure 7.1.bc). Enfin, les analyses où les temps de réponse étaient rapportés en fonction de l'imageabilité des mots ont montré une influence plus importante de cette variable sur la reconnaissance des noms en regard des verbes (Figure 7.1.d).

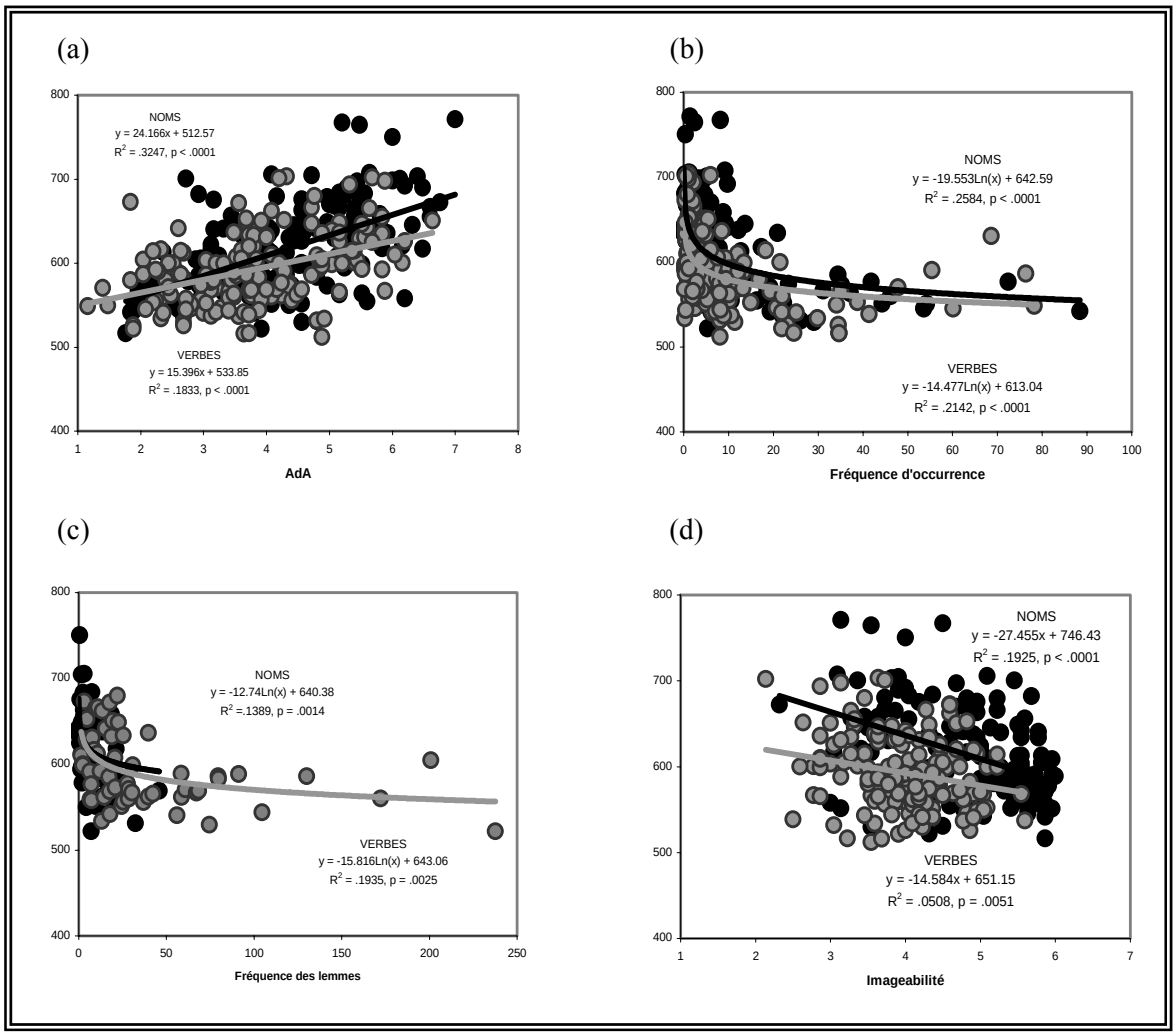


Figure 7.1: Analyses de régression simple où les temps de réponse moyens des participants obtenus pour les 153 noms concrets et 153 verbes d'action sont exprimés en fonction de (a) l'AdA, (b) la fréquence d'occurrence, (c) la fréquence des lemmes et (d) l'imageabilité. Les équations de régression, les coefficients de détermination (R^2) et les valeurs de p sont reportés pour chaque catégorie de mots. Noms, ronds noirs ; verbes, ronds gris.

- Régressions multiples « pas à pas » et analyses de corrélation

Pour dissocier les effets des différentes variables lexicales, nous avons ensuite réalisé des régressions multiples « pas à pas » comme décrit dans la section VII.3.1.4. Ces analyses ont montré qu'alors que la fréquence d'occurrence prédisait les performances des sujets de manière

significative pour les deux catégories de mots, l'AdA ne s'est révélé être un prédicteur significatif des performances que pour les noms concrets (Tableau 7.2.a). Enfin, l'imageabilité n'expliquait la variance supplémentaire pour aucune des deux catégories de mots.

Par ailleurs, les analyses de corrélations entre les différentes variables indépendantes et les performances des participants ont révélé que tandis que les coefficients de corrélation entre fréquence d'occurrence et temps de réponse moyens étaient très proches pour les deux catégories de mots (-.54 pour les noms vs. -.49 pour les verbes), la corrélation entre l'AdA et la performance était plus importante pour les noms (.57) que pour les verbes (.43 ; Tableau 7.2.b).

(a)

	NOMS				**VERBES**			
	R^2	Beta	p	% de variance additionnelle	R^2	Beta	p	% de variance additionnelle
Bigr	.0013	.0958	ns		.0025	.0668	ns	
Trig	.0174	-.1002	ns	1.6	.0170	-.0283	ns	1.4
Syll	.0180	-261	ns	.06	.0173	-.0090	ns	.03
Lett	.0354	-.0749	ns	1.7	.0174	.0696	ns	.01
Imag	.2243	-.0388	ns	18.9	.0681	-.1272	ns	5.07
Log_{10} Fq	.4131	-.3674	**.0001**	**19**	.2875	-.4111	**.0001**	**22**
AdA	.4681	.3890	**.0001**	**5.5**	.2992	.1646	ns	1.1

(b)

NOMS								**VERBES**							
	Lett	AdA	Imag	Log_{10}Fq	Bigr	Trig	Syll		Lett	AdA	Imag	Log_{10}Fq	Bigr	Trig	Syll
Lett								Lett							
AdA	-.03							AdA	-.20						
Imag	.03	-.79						Imag	-.08	-.54					
Log_{10}Fq	.11	-.36	.21					Log_{10}Fq	.07	-.51	.04				
Bigr	.10	-.02	.05	.14				Bigr	-.05	-.13	-.01	.19			
Trig	.24	.01	.02	.20	.64			Trig	.12	-.24	.00	.27	.61		
Syll	.44	.05	-.03	-.08	-.14	-.18		Syll	.59	-.11	-.02	-.04	-.25	-.10	
RT	-.15	**.57**	-.44	**-.54**	-.04	-.12	.00	RT	-.01	**.43**	-.23	**-.49**	-.05	-.13	.02

Tableau 7.2 : **(a)** Analyses de régression multiples « pas à pas » pour l'ensemble des 306 mots. La variable expliquée est le temps de réponse moyen, et les variables explicatives sont : la fréquence des bigrammes (Bigr), la fréquence des trigrammes (Trig), le nombre de syllabes (Syll), le nombre de lettres (Lett), l'imageabilité (Imag), la fréquence d'occurrence exprimée en logarithme décimal (Log_{10} Fq) et l'âge d'acquisition (AdA). Le coefficient de détermination multiple (R^2) calculé après que chaque variable indépendante ait été introduite dans l'analyse, ainsi que le coefficient de régression (Beta) et les valeurs de p (test *t*) correspondant à chaque variable sont reportés pour les noms et les verbes. Le pourcentage de variance additionnelle expliquée par chaque variable explicative est également présenté pour les deux catégories de mots. **(b)** Corrélations entre les différentes variables pour l'ensemble des 306 mots (RT = temps de réponse moyen).

VII.3.2.2. Pour le groupe de 2*60 mots appris précocement et tardivement

La figure 7.2 présente les temps de réponse moyens pour les 2*60 noms concrets et verbes d'action (Annexe 2.B) en fonction de l'AdA (7.2.a) et de la fréquence d'occurrence (7.2.b). Les temps de réponse moyens pour le sous-groupe de 152 items contrôles sont présentés sur la figure 7.2.c.

- Régressions simples

Les résultats montrent qu'alors qu'un effet significatif d'AdA a été obtenu pour les noms concrets, cette variable n'a pas influencé les performances pour les verbes d'action. Les coefficients de régression et de détermination (R^2) étaient en effet environ trois fois plus élevés pour les noms que pour les verbes (Figure 7.2.d). A l'inverse, des effets comparables de fréquence d'occurrence ont été relevés pour les deux catégories de mots (Figures 7.2.e et f). Attendu que la fréquence d'occurrence a exercé la même influence sur les performances pour les noms et les verbes, les effets différents d'AdA pour les deux catégories ne peuvent donc être attribués à des facteurs de traitement pré-lexical (tels que la terminaison des mots).

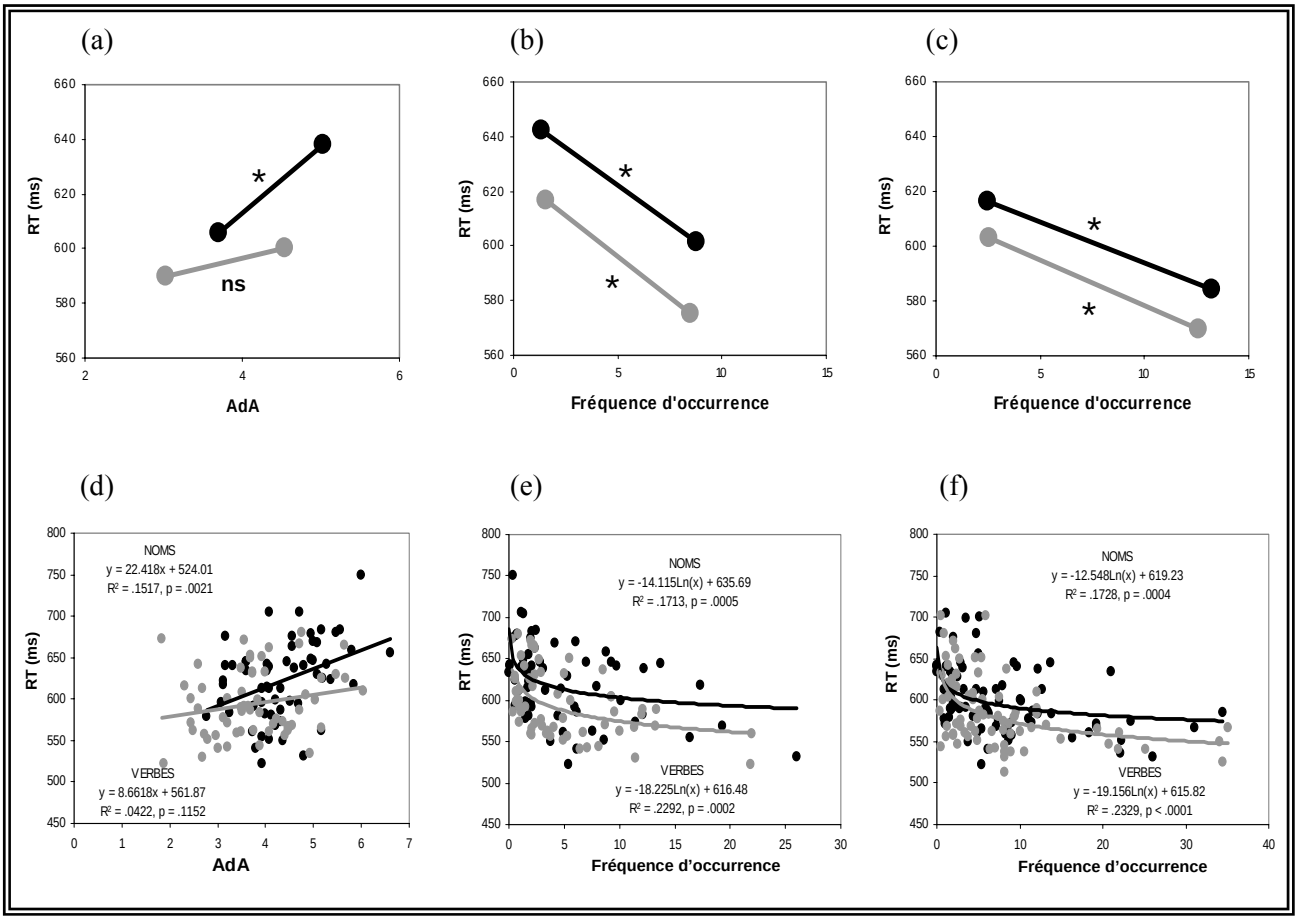


Figure 7.2 : ***Haut:*** Temps de réponse moyens pour les noms concrets et les verbes d'action appris précocement et tardivement en fonction de (a) l'AdA et (b) la fréquence d'occurrence. Les résultats pour les 152 items contrôles sont exprimés en fonction de la fréquence d'occurrence en (c). Les résultats des ANOVAs par sujets sont reportées dans les figures ((*), significatif ; (ns), non significatif). ***Bas:*** Analyses de régression simple correspondantes, où les performances sont exprimées en fonction des variables AdA (d) et fréquence d'occurrence (e et f). Les équations de régression, le coefficient de détermination (R^2) et les valeurs de p sont reportés. Noms : ronds noirs ; verbes : ronds gris.

- Régressions multiples « pas à pas » et analyses de corrélation

Les analyses de régression multiple ont confirmé les patterns obtenus ci-dessus en révélant un effet significatif de la fréquence d'occurrence pour les deux catégories de mots. Cette variable permettait ainsi d'expliquer 20.2 % et 18.9 % de la variance additionnelle pour les noms et les verbes respectivement. En revanche, l'AdA ne s'est révélé être un prédicteur significatif de la performance que pour les noms concrets (expliquant 9.1 % de la variance vs. 3 % pour les verbes). Enfin, aucun effet significatif de l'imageabilité n'a été démontré pour les deux catégories de mots (Tableau 7.3.a). En accord avec ces résultats, les coefficients de corrélation entre les performances et la fréquence d'occurrence étaient sensiblement les mêmes pour les deux catégories de mots (.47

et .43 respectivement ; Tableau 7.3.b), alors qu'une corrélation plus forte entre l'AdA et les temps de réponse moyens a été observée pour les noms (.39 vs. .21 pour les verbes).

(a)

	NOMS				**VERBES**			
	R^2	Beta	p	% de variance additionnelle	R^2	Beta	p	% de variance additionnelle
Bigr	.0019	.2506	ns		.0067	-.0812	ns	
Trig	.0654	-.2354	ns	6.35	.0085	.0086	ns	.18
Syll	.0666	.0452	ns	.12	.0135	-.0172	ns	.5
Lett	.0925	.0301	ns	2.59	.0388	.2578	ns	2.53
Imag	.1223	-.1069	ns	2.98	.0457	.0822	ns	.69
Log_{10} Fq	.3243	-.4978	**.0001**	**20.2**	.2343	-.3857	**.0039**	**18.86**
AdA	.4153	.3473	**.0063**	**9.1**	.2645	.2068	ns	3.02

(b)

NOMS							
	Lett	AdA	Imag	Log_{10}Fq	Bigr	Trig	Syll
Lett							
AdA	-.12						
Imag	-.20	-.43					
Log_{10}Fq	.36	.00	-.28				
Bigr	.11	-.04	.00	.23			
Trig	.19	-.04	-.06	.28	.69		
Syll	.38	-.01	.08	-.04	-.19	-.21	
RT	-.17	**.39**	-.10	**-.47**	-.04	-.21	.07

VERBES							
	Lett	AdA	Imag	Log_{10}Fq	Bigr	Trig	Syll
Lett							
AdA	-.25						
Imag	-.07	-.29					
Log_{10}Fq	.08	-.26	-.17				
Bigr	-.24	.19	.00	-.03			
Trig	.00	-.13	.01	.06	.43		
Syll	.63	-.20	-.04	-.09	-.38	-.18	
RT	.18	**.21**	.07	**-.43**	-.08	-.07	.10

Tableau 7.3 : **(a)** Les mêmes analyses de régression multiple « pas à pas » que dans le tableau 7.2 sont présentées pour le groupe de 2*60 noms concrets et verbes d'action appris précocement et tardivement. (b) Corrélations entre les différentes variables (RT = temps de réponse moyen).

Les régressions multiples « pas à pas » ainsi que les analyses de corrélation pour le sous-groupe de 152 mots contrôles de basse et haute fréquence sont reportées dans le tableau 7.4. Pour ces mots appariés sur toutes les variables lexicales (excepté la fréquence d'occurrence et la fréquence des lemmes), seul un effet significatif de la fréquence d'occurrence, comparable pour les deux catégories de mots, a été rapporté.

(a)

	NOMS				VERBES			
	R^2	Beta	p	% de variance additionnelle	R^2	Beta	p	% de variance additionnelle
Bigr	.0024	.1493	ns		.0046	-.0541	ns	
Trig	.0287	-.1934	ns	2.63	.0241	.0781	ns	1.95
Syll	.0318	-.1323	ns	.31	.0327	.0618	ns	.86
Lett	.0431	.0193	ns	1.13	.0440	-.0485	ns	1.13
Imag	.0593	-.0193	ns	1.62	.0797	-.1996	ns	3.57
Log_{10} Fq	.2300	-.4335	**.0001**	**17.07**	.2893	-.4563	**.0001**	**20.96**
AdA	.2683	.2543	ns	3.83	.3070	.1773	ns	1.77

(b)

NOMS								VERBES							
	Lett	AdA	Imag	Log_{10}Fq	Bigr	Trig	Syll		Lett	AdA	Imag	Log_{10}Fq	Bigr	Trig	Syll
Lett								Let							
AdA	.10							AdA	-.23						
Imag	-.11	-.60						Imag	.11	-.06					
Log_{10}Fq	.25	.05	-.12					Log_{10}Fq	.05	-.22	.01				
Bigr	.08	.05	-.01	.02				Bigr	-.14	.13	-24	.21			
Trig	.22	.19	-.11	.16	.64			Trig	.20	-.17	.05	.33	.55		
Syll	.43	.17	-.06	-.05	-.15	-.16		Sy	.58	-.07	.00	-.15	-.27	-.08	
RT	-.15	.19	-.09	**-.43**	.05	-.09	-.05	RT	-.07	.33	- .21	**-.49**	-.07	-.15	.10

Tableau 7.4 : **(a)** Les mêmes analyses de régression multiple « pas à pas » que dans les tableaux 7.2 et 7.3 sont présentées pour le sous-groupe contrôle de 152 noms concrets et verbes d'action de basse et haute fréquence d'occurrence. **(b)** Corrélations entre les différentes variables (RT = temps de réponse moyen).

VII.3.3. Discussion de l'Expérience 1

Cette expérience de décision lexicale montre qu'alors que la fréquence d'occurrence a affecté la reconnaissance des verbes d'action et des noms concrets d'une manière semblable, les effets d'AdA se sont exprimés différemment pour les deux catégories de mots. Conformément aux données empiriques, les temps de réponse moyens pour les noms appris précocement étaient plus courts que pour les noms appris tardivement. En revanche, une telle différence entre les items précoces et tardifs n'a pas été démontrée pour les verbes d'action. Il est toutefois important de noter que des effets d'AdA ont été précédemment obtenus pour des verbes dans des tâches différentes, utilisant notamment la production orale de mots (i.e. dénomination de mots ou d'images, Bogka et al., 2003 pour les langues anglaises et grecques ; Bonin et al., 2004 pour la langue française ; Colombo & Burani, 2002 pour l'italien ; Morrison et al., 2003 pour l'anglais). Aussi nos résultats ne doivent-ils pas être interprétés comme preuve formelle que le traitement des verbes d'action n'est jamais influencé par l'AdA. Les effets d'AdA semblent s'exprimer différemment en fonction de la tâche

utilisée, et donc en fonction des aspects du traitement des mots qui sont sollicités (i.e. lexique phonologique de sortie dans les tâches de production de mots vs. étapes de traitement d'entrée dans les tâches de décision lexicale ; Ghyselink et al., 2004). Notre étude illustre donc qu'au sein d'une même tâche, menée chez les mêmes participants et utilisant des stimuli appariés sur les variables lexicales les plus pertinentes, les effets de l'AdA estimé subjectivement affectent les performances de reconnaissance des verbes d'action et des noms concrets *différemment*. Ces effets d'AdA distincts suggèrent donc que, au moins à certains niveaux de traitement, la manière dont l'information est stockée et traitée dans le cerveau diffère pour les deux catégories de mots.

Les études menées chez les patients cérébro-lésés et les sujets sains ont suggéré que les informations à la fois grammaticale et sémantique sous-tendent l'existence de réseaux neuronaux partiellement distincts dans le traitement des noms et des verbes (Caramazza & Hillis, 1991 ; Pulvermüller et al., 1999bc ; Rapp & Caramazza, 1998, 2002 ; Shapiro et al., 2001, 2005, 2006 ; Vigliocco et al., 2006). Plus particulièrement, Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a) a proposé que les représentations neuronales des noms, associés à des objets, incluent les aires périsylviennes du langage et les aires temporo-occpitales visuelles, alors que les corrélats neuronaux des verbes, associés à des actions, se trouveraient, outre dans les aires périsylviennes, dans les régions motrices. A cet égard, de récentes études d'imagerie cérébrale ont démontré que les régions corticales motrices sont activées lors du traitement de mots ou de phrases liés à des actions, suggérant que les représentations d'actions désignées par ces mots jouent un rôle important dans l'organisation des assemblées de cellules correspondantes (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk et al., 2004ab ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Shtyrov et al., 2004 ; Tettamanti et al., 2005). Compte tenu de ces données, nous pouvons alors supposer que, dans notre étude, l'absence d'effet d'AdA sur le traitement des verbes d'action puisse résulter d'une incapacité à apprécier l'âge réel d'apprentissage de ces mots dans des estimations subjectives d'AdA de leur forme verbale, leur composante motrice n'étant pas réellement prise en compte. Autrement dit, l'AdA n'aurait pas affecté les temps de réponse pour les verbes d'action car les items précoces et tardifs ne diffèreraient pas réellement en termes d'âge d'apprentissage si cette composante motrice avait été évaluée au même titre que la forme verbale des mots. Cette interprétation suggère donc que l'AdA soit un indice valide de l'organisation de l'information relative aux mots dans le cerveau, mais que pour les verbes d'action, comparés aux noms concrets sans association motrice spécifique, *l'information sémantique des actions auxquelles ils se réfèrent constitue également un facteur déterminant dans la mise en place de leurs représentations neuronales au cours de l'apprentissage. Ainsi, l'âge auquel le sens des verbes d'action est appris pourrait dépendre à la fois de l'AdA de la forme verbale de ces mots et du développement des habiletés motrices.*

Afin de tester cette hypothèse, nous avons réalisé une seconde tâche de décision lexicale incluant des verbes ne contenant pas une telle composante motrice, à savoir des verbes désignant des actions n'appartenant pas à notre répertoire moteur. Des études récentes ont en effet révélé qu'alors que l'observation d'actions pouvant être effectuées à la fois par les hommes et les animaux (e.g. mordre) active des régions communes dans le cerveau, l'observation d'actions spécifiques aux hommes (e.g. écrire) et aux animaux (e.g. aboyer) active des régions corticales distinctes (Buccino et al., 2004a ; Mason et al., 2004). Ainsi, la reconnaissance des actions qui nous sont propres active, entre autres, notre cortex prémoteur, tandis que le traitement des actions qui ne peuvent être effectuées que par les animaux recrute uniquement les aires temporo-occipitales visuelles (Buccino et al., 2004a). Nous avons alors émis l'hypothèse selon laquelle, si l'absence d'effet d'AdA pour les verbes d'action dans notre étude découle réellement d'une contribution majeure de leur composante motrice, non contrôlée dans les estimations d'AdA de la forme verbale des mots, dans la mise en place de leurs corrélats neuronaux, les effets d'AdA devraient se manifester pour des verbes désignant des actions n'appartenant pas au répertoire moteur humain, mais plutôt reconnaissables sur les plans visuel et auditif comme les noms concrets.

VII.4. Expérience 2 de décision lexicale visuelle

VII.4.1. Matériel et méthodes

VII.4.1.1. Participants

Vingt volontaires (10 femmes et 10 hommes), d'âge compris entre 19 et 29 ans (âge moyen = 24 ans), ont participé à la deuxième expérience de décision lexicale. Tous les participants étaient de langue maternelle française et avaient une vision normale ou corrigée. Tous étaient droitiers (scores compris entre 0.56 et 0.88 au test de latéralité manuelle d'Edimbourg, Oldfield, 1971). Aucun des volontaires n'avait participé aux évaluations subjectives d'AdA ou d'imageablité réalisées pour la première expérience.

VII.4.1.2. Stimuli

Trente-six verbes ont été sélectionnés dans la base de données lexicale française « Lexique » (New et al., 2001). Ces verbes, utilisés sous leur forme infinitive, désignaient des actions effectuées

soit par l'homme (n = 18) soit par les animaux (n = 18 ; Annexe 2.C pour la liste complète des stimuli). Les deux groupes de verbes d'action étaient appariés sur plusieurs variables lexicales pertinentes, telles que la fréquence d'occurrence, la fréquence des lemmes, le nombre de lettres et de syllabes, et la fréquence des bigrammes et des trigrammes (Tableau 7.5). Le nombre de verbes se terminant par « -er » était également comparable entre les deux groupes (13/18 pour la condition « animaux », et 15/18 pour la condition « homme »). L'AdA de ces verbes d'action a été estimé subjectivement, selon la procédure de Gilhooly et Logie (1980), par 15 participants différents de ceux ayant participé à l'expérience. Quinze autres participants ont également réalisé des estimations subjectives d'imageabilité.

Trente-six pseudo-mots ont été construits en changeant une lettre d'un verbe de la langue française, et en respectant les règles orthographiques de cette langue. Les pseudo-mots constituaient ainsi des « pseudo-verbes », et étaient tous prononçables. Ces pseudo-verbes étaient appariés aux verbes sur plusieurs variables lexicales (nombre de lettres et de syllabes, fréquence des bigrammes et des trigrammes), mais aussi sur leur terminaison (i.e. autant de stimuli appartenant à l'une ou l'autre catégorie - 27 sur 36 - se terminaient par « -er »).

Tous les stimuli étaient écrits en lettres minuscules, à l'encre noire, dans la police Geneva, de taille 60 points.

	ANIMAUX	**HOMME**	**ANOVA (par items)**	**PSEUDO-MOTS**	**ANOVA**
FQ	.63	.72	[F (1, 34) = .2730; p = ns]	-	-
LEM	4.32	11.67	[F (1, 34) = 2.622; p = ns]	-	-
LETT	6.61	6.77	[F (1, 34) = .2402; p = ns]	6.69	******
BIGR	5609	4627	[F (1, 34) = .9896; p = ns]	4822	[F (1, 70) = .2360; p = ns]
TRIG	673	455	[F (1, 34) = 1.445; p = ns]	526	[F (1, 70) = .0498; p = ns]
SYLL	2.1	2.4	[F (1, 34) = 1.680; p = ns]	2.25	******

Tableau 7.5 : Valeurs moyennes de fréquence d'occurrence (FQ), de fréquence des lemmes (LEM), du nombre de lettres (LETT), de fréquence des bigrammes (BIGR) et des trigrammes (TRIG), et du nombre de syllabes (SYLL) pour les 36 verbes désignant des actions spécifiques aux animaux ou à l'homme, et les 36 pseudo-mots. Les résultats des ANOVAs par items sont reportés.

Sur la base des estimations subjectives d'AdA réalisées, nous avons réparti les deux groupes de 18 verbes d'action en items acquis précocement (score moyen d'AdA < 4 ; n = 9) et tardivement (score moyen d'AdA > 4 ; n = 9), et pour lesquels les autres variables lexicales étaient contrôlées (Tableau 7.6). Il faut cependant noter que l'imageabilité différait significativement entre les items précoces et tardifs pour les deux groupes de mots. Toutefois, cette différence étant semblable pour les verbes d'action spécifiques aux animaux et à l'homme (différence de 1 et 1.11 respectivement), nous n'en avons pas tenu compte.

ANIMAUX	**AdA**	FQ	LEM	**IMAG**	LETT	BIGR	TRIG	SYLL
Précoces (n=9)	**3.35**	0.79	5.64	**4.61**	6.88	5341	647	2.33
Tardifs (n=9)	**5.71**	0.48	3.01	**3.62**	6.33	5877	641	1.88
Statistiques	**[F(1,16) = 56.56; p < .0001]**	ns	ns	**[F(1,16) = 14.35; p = .0016]**	ns	ns	ns	ns
HOMME	**AdA**	FQ	LEM	**IMAG**	LETT	BIGR	TRIG	SYLL
Précoces (n=9)	**3.31**	0.78	18.44	**5.29**	6.88	4721	430	2.44
Tardifs (n=9)	**5.97**	0.73	3.73	**4.18**	6.71	4533	481	2.28
Statistiques	**[F(1,16) = 47.14; p < .0001]**	ns	ns	**[F(1,16) = 13.62; p = .0020]**	ns	ns	ns	ns

Tableau 7.6 : Valeurs moyennes d'AdA, de fréquence d'occurrence (FQ), de fréquence des lemmes (LEM), d'imageabilité, (IMAG), du nombre de lettres (LETT), de fréquence des bigrammes (BIGR) et des trigrammes (TRIG) et du nombre de syllabes (SYLL) pour les verbes désignant des actions spécifiques aux animaux ou à l'homme, et appris à des âges différents (items précoces vs. tardifs).

VII.4.1.3. Procédure

L'expérience de décision lexicale visuelle s'est déroulée dans les mêmes conditions et selon la même procédure que la première expérience de décision lexicale (section VII.3.1.3).

VII.4.1.4. Analyses statistiques

Les mêmes variables dépendantes que dans la première expérience de décision lexicale ont été mesurées. Les mêmes analyses ont également été réalisées, à l'exception des régressions multiples « pas à pas » et des analyses de corrélation (en raison du nombre limité de stimuli).

VII.4.2. Résultats

Une première ANOVA par sujets sur l'ensemble des 72 stimuli a révélé des temps de réponse significativement plus longs pour les pseudo-verbes que pour les verbes **(**677 ms ±244 vs. 605 ms ±158 respectivement, [F (1,19) = 8.014 ; p = .0107]). La précision des réponses ne différait pas significativement entre ces deux catégories de stimuli (2.78 % ±4.59 pour les pseudo-verbes vs. 3.75 % ±4.15 pour les verbes, [F (1,19) = .9209 ; p = ns]).

Par ailleurs, bien que les mots aient été contrôlés sur les principales variables lexicales, les temps de réponse moyens pour les verbes de la condition « animaux » (635 ms ±191) étaient significativement plus longs que pour les verbes de la condition « homme » (575 ms ±112 ; [F (1,19) = 7.567 ; p = .0127]). En revanche, la précision des réponses ne différait pas significativement entre les deux catégories de verbes (4.16 % ±5.94 pour la condition « animaux » vs. 3.33 % ±5.22 pour la condition « homme », [F (1, 19) = .2475 ; p = ns]).

La figure 7.3 présente les temps de réponse moyens pour les 2*18 verbes désignant des actions spécifiques aux animaux ou à l'homme en fonction de l'AdA de ces mots, ainsi que les analyses de régression simple correspondantes. Les résultats montrent qu'alors qu'un effet significatif d'AdA a été obtenu pour les verbes d'action spécifiques aux animaux, cette variable n'a pas influencé les performances pour les verbes se référant à des actions appartenant au répertoire moteur humain. Les coefficients de régression et de détermination (R^2) étaient en effet environ trois fois plus élevés pour les verbes de la condition « animaux » que pour les verbes de la condition « homme ».

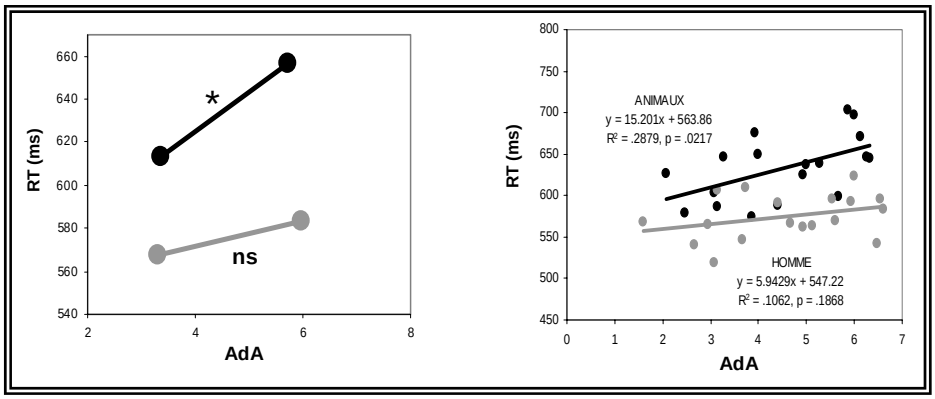


Figure 7.3: **Gauche:** Temps de réponse moyens pour les verbes désignant des actions spécifiques aux animaux ou à l'homme exprimés en fonction de l'AdA ((*), significatif, (ns), non significatif). **Droite:** Analyses de régression correspondantes, où le temps de réponse moyen obtenu pour chaque item est reporté en fonction de l'AdA. Le coefficient de détermination (R^2) et les valeurs de p sont également reportés. Animaux, ronds noirs ; homme, ronds gris.

VII.4.3. Discussion de l'Expérience 2

Bien que ces données doivent être interprétées avec précaution en raison du nombre limité de stimuli, les résultats de notre deuxième expérience de décision lexicale ont révélé une influence de l'AdA uniquement sur la reconnaissance des verbes désignant des actions spécifiques aux animaux. Ces effets d'AdA étaient ainsi comparables à ceux observés pour les noms concrets dans la première expérience, à savoir que les temps de réponse moyens étaient plus courts pour les items précoces en regard des items tardifs. A l'inverse, aucun effet d'AdA n'a été obtenu pour les verbes

décrivant des actions appartenant au répertoire moteur humain, répliquant ainsi les résultats de la première expérience. Ces résultats confortent donc notre hypothèse de l'importance des représentations des actions auxquelles les verbes se réfèrent dans l'organisation des réseaux neuronaux sous-tendant le traitement de ces mots. Les estimations subjectives d'AdA de la forme verbale des mots ne suffiraient donc pas à rendre compte de l'âge réel d'apprentissage de ces mots lorsque la représentation de leur sens est construite sur la base d'associations motrices fortes, par rapport à des mots de la même catégorie ne possédant pas une telle composante motrice.

VII.5. Conclusion

Notre première expérience a montré que les effets d'AdA s'expriment différemment lors de la reconnaissance de verbes d'action et de noms concrets dans une tâche de décision lexicale, fournissant des éléments supplémentaires en faveur de l'hypothèse de substrats neuronaux en partie distincts pour les deux catégories de mots (Damasio & Tranel, 1993 ; Pulvermüller, 1996a, 1999a ; Shapiro & Caramazza, 2003). Les résultats de notre deuxième expérience ont par ailleurs démontré que cette absence d'effet d'AdA n'était observée que pour des verbes désignant des actions appartenant au répertoire moteur humain. Si nous prenons pour acquis que l'AdA affecte les performances de reconnaissance des mots (Ellis & Lambon-Ralph, 2000 ; Ghyselinck et al., 2004 ; Zevin & Seidenberg, 2002), l'absence d'effet de cette variable pour les verbes d'action spécifiques à l'homme pourrait indiquer que les estimations subjectives de l'âge auquel la forme verbale des mots est apprise ne capturent pas réellement l'âge d'apprentissage du sens de ces mots, leur composante motrice jouant à cet égard un rôle notoire. Les effets d'AdA distincts pour les deux catégories de mots pourraient alors refléter l'existence de liens étroits unissant les processus de langage et les programmes sensori-moteurs (Lieberman, 2002 ; Martin et al., 1995 ; Pulvermüller, 1999a, 2005a ; Tettamanti, et al., 2005). Ainsi, si la représentation neuronale des verbes décrivant des actions du répertoire humain implique les régions corticales motrices, l'âge auquel cette représentation se met en place pourrait fortement dépendre du développement des habiletés motrices, et ne semble pouvoir être capturé par des estimations de l'AdA de la forme verbale uniquement.

Cette première étude comportementale suggère donc l'existence de représentations neuronales en partie distinctes pour les noms concrets et les verbes désignant des actions propres à l'homme. Le but de notre prochain travail sera de tester l'importance de la composante motrice associée aux

verbes d'action dans la représentation neuronale de ces mots, en évaluant l'interaction potentielle entre le traitement de verbes d'action et de noms concrets lors d'une tâche motrice explicite.

VIII. Interaction potentielle entre traitement des verbes d'action et performance motrice

Cette étude a donné lieu à une publication parue dans la revue *Journal of Cognitive Neuroscience* (Boulenger, Roy, Paulignan, Déprez, Jeannerod & Nazir, 2006b).

VIII.1. Introduction

VIII.1.1. Les mots d'action et les aires corticales motrices

Les systèmes du langage et de l'action ont longtemps été considérés comme fonctionnellement distincts, mais une perspective récente considère que le traitement du sens des mots fasse appel, outre aux aires « classiques » du langage (Broca et Wernicke), à des réseaux neuronaux distribués dans le système sensori-moteur. Comme nous l'avons décrit dans l'introduction de cette thèse (Chapitre IV), deux modèles principaux ont été proposés en regard de cette hypothèse : le modèle de l'apprentissage « hebbien » (Pulvermüller, 1996a, 1999a, 2001a, 2005a) et le modèle du système miroir (Gallese & Lakoff, 2005 ; Rizzolatti et al., 1996a, 2001 ; Rizzolatti & Arbib, 1998 ; Tettamanti et al., 2005). Bien que basés sur des principes différents, ces deux modèles suggèrent l'existence de représentations neuronales communes au traitement des actions décrites dans le langage et à l'exécution motrice. Cette hypothèse a été récemment corroborée par les données d'imagerie cérébrale et d'électrophysiologie (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Hauk et al., 2004b ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Tettamanti et al., 2005). Ainsi, le traitement de mots ou de phrases liés à des actions active les cortex moteur et prémoteur somatotopiquement, d'une façon semblable à l'exécution des actions décrites par ces stimuli langagiers (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Hauk et al., 2004b ; Tettamanti et al., 2005). Les études menées en TMS ont étoffé ces données en démontrant une modulation de l'excitabilité du cortex moteur gauche lors du traitement de mots d'action (Buccino et al., 2005 ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005c).

Malgré un nombre croissant d'études suggérant un engagement des aires corticales motrices dans le traitement des mots d'action, les données actuelles ne permettent cependant pas d'affirmer que ces régions motrices participent réellement aux processus de récupération de ces mots. L'activité

motrice décrite dans les études d'imagerie pourrait tout aussi bien résulter d'effets consécutifs, et non intrinsèques, au traitement linguistique. La reconnaissance des mots d'action pourrait notamment susciter une activité liée à l'imagerie motrice – connue pour recruter les aires motrices et se produisant après l'identification du mot (Alkadhi et al., 2005 ; Decéty et al., 1990 ; Jeannerod, 1994 ; Jeannerod & Frak, 1999) – des actions auxquelles ils se réfèrent. Jusqu'à présent, seule l'étude de Pulvermüller et collègues (2005b) en MEG a donné des éléments de réponse à l'encontre de cette hypothèse. Leurs résultats ont en effet dévoilé une activité dans les aires périsylviennes du langage qui s'étendait aux aires dorsales sensorimotrices dans les 200 ms suivant la présentation des stimuli verbaux. Les premiers effets lexico-sémantiques se produisant dans les 100 à 200 ms après la présentation des stimuli (i.e. effet de fréquence lexicale ou effet de catégorie des mots ; Pulvermüller et al., 1999bc, 2001bc ; Preissl et al., 1995 ; Sauseng et al., 2004 ; Sereno et al., 1998 ; Sereno & Rayner, 2003), ces données corroborent l'idée selon laquelle les régions motrices sont recrutées *pendant* le traitement des mots d'action. Néanmoins, aucune mesure comportementale précise n'ayant été réalisée dans cette étude, la signification fonctionnelle de l'activité motrice dans le traitement des mots d'action reste encore à élucider.

Les doutes qui persistent quant aux origines de cette activité motrice supposent donc de recourir à des paradigmes expérimentaux plus fins afin de décider si le cortex moteur contribue effectivement aux processus de récupération des mots d'action. La présente étude a permis de fournir de premiers éléments de réponse à cette question, en évaluant l'influence de la perception de verbes d'action et de noms concrets sur l'un des comportements moteurs les plus élémentaires de la vie courante, le mouvement de préhension.

VIII.1.2. Le mouvement de préhension

En 1981, la première étude cinématique menée par Jeannerod a permis de décrire le mouvement de préhension comme organisé en deux composantes : le transport et la saisie. En effet, intuitivement, on se rend compte que pour saisir un objet, il faut d'une part amener la main à proximité de celui-ci et, d'autre part, adapter la forme de la main (orientation, écartement des doigts, etc.) à celle de l'objet convoité pour pouvoir le saisir. Jeannerod (1981, 1984) a alors proposé que chacune de ces composantes fasse appel, pour sa planification, à un type particulier de propriétés visuelles de l'objet cible. Le transport de la main vers l'objet, impliquant les muscles proximaux, nécessiterait l'extraction des propriétés extrinsèques de l'objet, telles que, par exemple, sa localisation dans l'espace, tandis que les propriétés intrinsèques telles que la forme et la taille de

l'objet seraient pertinentes dans l'élaboration de la composante de saisie, impliquant les parties distales du membre supérieur (Jeannerod et al., 1995). En utilisant l'approche cinématique, qui permet de décrire les différentes phases du mouvement à travers l'extraction de paramètres définis, Jeannerod (1981) a d'abord défini la composante de transport par la vitesse tangentielle du poignet et la composante de saisie par l'évolution de l'écartement du pouce et de l'index, encore appelé « pince », au cours du mouvement (Figure 8.1). L'amélioration des techniques d'enregistrement a ensuite permis de décrire les pics d'accélération et de décélération du poignet ainsi que la vitesse d'ouverture des doigts. Lors de l'exécution d'un mouvement de préhension dirigé vers une cible, la vitesse du poignet augmente ainsi jusqu'à atteindre un pic à environ 40% du temps total de mouvement puis décroît continuellement. Lorsque le sujet commence son mouvement les doigts joints, on note une augmentation de l'écartement entre le pouce et l'index jusqu'à un maximum apparaissant à environ 80% du temps de mouvement.

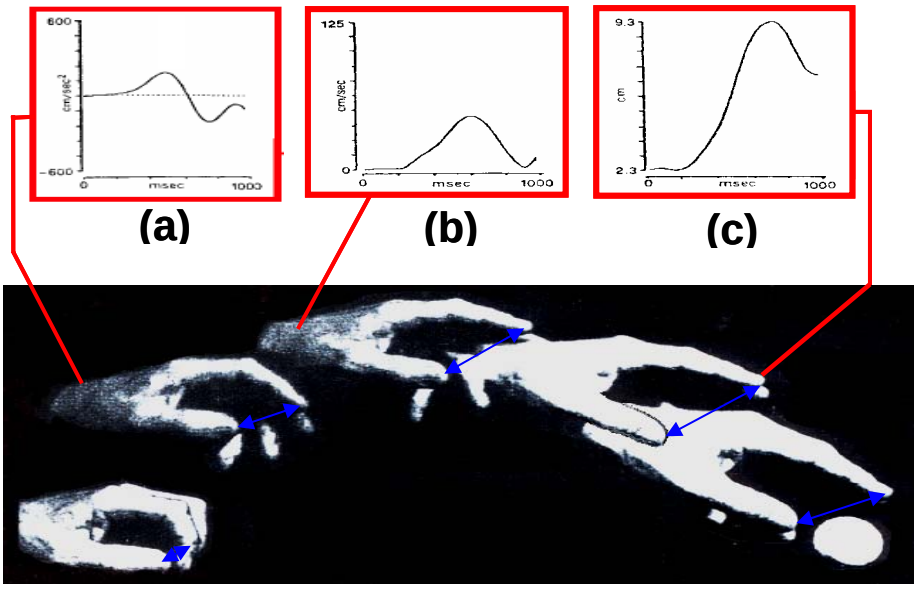


Figure 8.1 : ***Le mouvement de préhension***. Images acquises avec la technique de la cinématographie. La main se soulève progressivement en se dirigeant vers la cible. Parallèlement, les doigts s'écartent jusqu'à atteindre un maximum, le pic de pince, avant de se refermer à l'approche de l'objet, alors que la main redescend. La figure illustre, de façon schématique et simplifiée, les principaux paramètres cinématiques du mouvement et leur séquence temporelle : (a) pic d'accélération du poignet, (b) pic de vitesse du poignet et (c) pic de pince.

La cinématique du mouvement de préhension a suscité un grand intérêt dans la recherche en neurosciences ces vingt dernières années, si bien qu'à l'heure actuelle, nous disposons de nombreuses informations sur les relations entre les paramètres de ce mouvement et les propriétés de l'objet cible. Les études ont ainsi révélé des modifications du pic de pince selon la taille de l'objet cible (Berthier et al., 1996 ; Castiello et al., 1992, 1993 ; Jeannerod, 1981, 1984, 1986 ; Jeannerod & Biguer, 1982 ; Marteniuk et al., 1990 ; Paulignan et al., 1991a, 1997 ; Roy et al., 2001 pour une

étude chez le singe). L'influence de la taille de l'objet sur la composante de transport est en revanche beaucoup moins consensuelle. Alors que certains auteurs n'ont observé aucun effet de cette variable sur le transport de la main (Jeannerod, 1981, 1984, 1986 ; Jeannerod et Biguer, 1982 ; Paulignan et al., 1991a, 1997), d'autres ont rapporté une influence sur le temps de mouvement ou encore sur la vitesse, l'accélération et la décélération du poignet (Berthier et al., 1996 ; Castiello et al., 1992, 1993 ; Gentilucci et al., 1991 ; Jakobson & Goodale, 1991 ; Marteniuk et al., 1990). A l'inverse, des effets de la distance de l'objet sur la composante de transport ont été clairement établis, un allongement de la distance à parcourir se traduisant par un temps de mouvement plus long, malgré une augmentation de la vitesse et parfois même une accélération plus forte (Berthier et al., 1996 ; Gentilucci et al., 1991, 1992 ; Jakobson & Goodale, 1991 ; Jeannerod, 1984). La possibilité d'une influence de la position de l'objet sur la composante de saisie est quant à elle plus controversée, bien que certains auteurs aient démontré une ouverture de pince plus tardive lorsque la distance à parcourir jusqu'à l'objet était plus longue (Chieffi & Gentilucci, 1993 ; Gentilucci et al., 1991 ; Jakobson & Goodale, 1991). Après avoir établi les bases du mouvement de préhension « normal », les études cinématiques se sont attachées à examiner les caractéristiques du mouvement de préhension lors de perturbations introduites « en ligne » (i.e. au cours du mouvement), telles qu'un changement de la position ou de la taille de l'objet. Ainsi, réaliser un mouvement de préhension vers un objet dont la position change brutalement, en amplitude ou en direction, requiert des corrections à la fois de la composante de transport et de la composante de saisie (Carnahan et al., 1993 ; Carnahan, 1998 ; Gentilucci et al., 1992 ; Paulignan et al., 1991b ; Roy et al., 2006 pour une étude chez le singe). Il apparaît notamment que le pic d'accélération du poignet (présent dans les 100 à 150 ms après le début du mouvement) apparaît plus précocement lors d'un mouvement perturbé, en regard d'un mouvement normal, constituant ainsi un *excellent marqueur de la première réaction à la perturbation*. Par ailleurs, un changement de la taille de l'objet au cours du mouvement induit une réorganisation majeure de la saisie, des adaptations du transport ayant également été rapportées dans quelques études (Castiello et al., 1992, 1993 ; Jeannerod, 1981 ; Paulignan et al., 1991a).

Introduire une perturbation liée à la cible d'un mouvement de préhension nécessite donc des ajustements moteurs se traduisant par des modifications des paramètres cinématiques de ce mouvement. C'est sur la base de ces résultats que s'est fondée notre approche dans la présente étude : nous avons induit une perturbation de l'exécution d'un mouvement de préhension, non pas liée à l'objet cible, mais en présentant des mots de différentes catégories sémantiques et grammaticales (verbes d'action et noms concrets sans association motrice spécifique) dès le début du mouvement. Nous avons alors pu examiner l'impact potentiel de cette perturbation, en fonction

de la nature des mots, sur les principaux paramètres cinématiques du mouvement, et notamment sur le pic d'accélération du poignet dont on sait qu'il présente une grande sensibilité à la perturbation.

VIII.2. Présentation de l'étude et hypothèses

Le but de cette étude était de rechercher des corrélats comportementaux potentiels aux liens unissant langage et motricité, et plus particulièrement à l'activité motrice décrite lors de la perception des mots d'action (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk et al., 2004b ; Pulvermüller et al., 2005b ; Tettamanti et al., 2005). La démonstration d'une réelle implication du système sensori-moteur dans la compréhension du langage nécessitait en effet de démontrer que les structures corticales motrices, activées lors du traitement des mots, sont celles impliquées dans le contrôle moteur. En d'autres termes, une implication des régions motrices participant à l'exécution des actions dans le *traitement* des mots d'action devrait se traduire par un pattern d'interaction spécifique lors de la réalisation concomitante d'une tâche verbale incluant de tels mots et d'une tâche motrice. Afin de tester cette hypothèse, nous avons réalisé une étude combinant des analyses de la cinématique d'un mouvement de préhension à une tâche de langage comprenant des verbes d'action et des noms concrets. Les participants devaient réaliser une tâche de décision lexicale, dans laquelle une réponse motrice originale était demandée, à savoir qu'ils devaient effectuer un mouvement de préhension uniquement si le stimulus était un mot (verbe d'action ou nom concret). Dans une première expérience, les tâches verbale et motrice étaient réalisées simultanément, alors que dans une deuxième expérience, la tâche de langage était effectuée avant le mouvement.

Dans l'hypothèse où les régions corticales motrices participent véritablement au traitement des mots d'action, et, en outre, si ces régions sont aussi celles qui contribuent au contrôle moteur, un pattern d'interaction devrait être observé entre la tâche de langage portant sur les verbes d'action et la tâche motrice. Plus particulièrement, des effets d'interférence entre le traitement des verbes d'action, par rapport aux noms concrets, et la performance motrice devraient émerger lors de l'exécution concomitante des deux tâches (Expérience 1). A l'inverse, leur réalisation consécutive (Expérience 2) pourrait conduire à des effets de facilitation du traitement des verbes d'action sur l'exécution du mouvement de préhension.

VIII.3. Matériel et méthodes

VIII.3.1. Participants

Deux groupes de neuf volontaires âgés de 22 à 27 ans (âge moyen = 25 ans) ont participé à l'une ou l'autre expérience. Tous étaient de langue maternelle française, avaient une vision normale ou corrigée et étaient droitiers (scores compris entre 0.58 et 0.90 au test de latéralité manuelle d'Edimbourg, Oldfield, 1971). Aucun volontaire n'a participé aux deux expériences à la fois.

VIII.3.2. Stimuli

Quatre-vingt-quatre mots (42 verbes et 42 noms) ont été sélectionnés dans la base de données lexicale française « Lexique » (New et al., 2001). Les verbes, utilisés sous leur forme infinitive, désignaient des actions effectuées par le bras (ou la main), les jambes ou la bouche. Les noms, utilisés au singulier, se référaient à des entités concrètes mais non manipulables (Annexe 3.A pour la liste complète des stimuli). Les mots pouvant être utilisés à la fois comme noms et verbes dans la langue française ont été exclus de la sélection. Les stimuli étaient appariés un à un sur plusieurs variables lexicales pertinentes, telles que la fréquence d'occurrence, les nombres de lettres et de syllabes, la fréquence des bigrammes et des trigrammes, et le nombre et la fréquence cumulée des voisins orthographiques (Tableau 8.1). L'AdA de la forme verbale des mots a été évalué par 20 volontaires selon la procédure de Gilhooly et Logie (1980) sur une échelle en sept points (où 1 = [0-2 ans] et 7 = [au-delà de 13 ans]). L'imageabilité des mots a également été estimée sur une échelle en sept points (où 0 = impossible de générer une image mentale, et 6 = très facile de générer une image mentale) par 18 autres sujets.

	NOMS	VERBES	ANOVA (par items)	PSEUDO-MOTS	ANOVA (par items)
FQ	18.64	19.41	[F(1,82) = .009; p = ns]	-	-
LETT	6.57	6.57	*****	6.57	*****
SYLL	1.98	2.16	[F(1,82) = 3; p = ns]	2.19	[F(1,166) = 1.396; p = ns]
BIGR	4554	4827	[F(1,82) = .287; p = ns]	4860	[F(1,166) = .192; p = ns]
TRIG	754	662	[F(1,82) = .449; p = ns]	634	[F(1,166) = .558; p = ns]
NB VOIS	2.28	2.83	[F(1,82) = 3.016; p = ns]	2.19	[F(1,166) = 2.279; p = ns]
FQ VOIS	10.53	10.26	[F(1,82) = .009; p = ns]	12.87	[F(1,166) = 1.939; p = ns]
AdA	3.79	3.94	[F(1,82) = .332; p = ns]	-	-
IMAG	4.31	4.07	[F(1,82) = 1.763 ; p = ns]	-	-

Tableau 8.1 : Valeurs moyennes de fréquence d'occurrence (FQ), du nombre de lettres (LETT) et de syllabes (SYLL), de fréquence des bigrammes (BIGR) et des trigrammes (TRIG), du nombre (NB VOIS) et de la fréquence cumulée (FQ VOIS) des voisins orthographiques, d'AdA et d'imageabilité (IMAG) estimés subjectivement, pour les noms concrets, les verbes d'action et les pseudo-mots. Les analyses de variance (ANOVAs) par items sont reportées.

Quatre-vingt-quatre pseudo-mots, construits en changeant une lettre d'un nom ou verbe de la langue française, et en respectant les règles orthographiques légales de cette langue, ont été ajoutés à la liste des stimuli pour réaliser la tâche de décision lexicale (Annexe 3.A). Les pseudo-mots pouvaient constituer soit des « pseudo-noms » (n = 42) soit des « pseudo-verbes » (n = 42), et étaient tous prononçables. Ces pseudo-mots étaient appariés aux mots sur des variables lexicales telles que les nombres de lettres et de syllabes, et la fréquence des bigrammes et des trigrammes (Tableau 8.1). Les « pseudo-verbes » étaient en outre appariés aux verbes en terme de terminaison des mots, à savoir qu'autant d'items appartenant à l'une ou l'autre catégorie (32 sur 42) se terminaient par « -er ».

Tous les items étaient écrits en lettres minuscules, à l'encre blanche sur fond noir, dans la police Book Antiqua, de taille 80 points.

VIII.3.3. Procédure

Préalablement aux Expériences 1 et 2, et dans le but de s'assurer que les différences potentielles entre les catégories noms et verbes dans ces deux expériences ne résultent pas de différences dans l'identification des mots, nous avons d'abord proposé à un groupe supplémentaire de neuf sujets une tâche contrôle de décision lexicale visuelle classique. Les scripts de l'expérience contrôle et des expériences 1 et 2 ont été réalisés grâce au logiciel E-Prime 1.1 (Psychology Software Tools, Inc, 2002), et les expériences elles-mêmes étaient présentées à partir d'un PC. Chaque expérience se déroulait dans une salle d'expérimentation, dans laquelle l'expérimentateur restait avec les

participants pendant toute la durée des tests. La luminosité de la salle et celle de l'écran ont été maintenues constantes sur l'ensemble des sujets.

VIII.3.3.1. Expérience contrôle

Chaque essai commençait par la présentation d'une croix de fixation centrale, pendant 500 ms, que les participants devaient fixer attentivement. Un stimulus était présenté immédiatement après cette croix de fixation et restait affiché à l'écran jusqu'à ce que le participant indique, en appuyant sur l'un de deux boutons prédéfinis d'un clavier, s'il constituait un mot de la langue française ou non. Les participants avaient pour consigne de donner leur réponse le plus rapidement et précisément possible. Pour la moitié des participants, la réponse pour les mots était donnée en appuyant sur un bouton avec la main droite et la réponse pour les pseudo-mots en appuyant sur un bouton avec la main gauche. Les consignes étaient inversées pour l'autre moitié des participants. Chaque stimulus n'était présenté qu'une seule fois dans l'expérience, et la présentation des stimuli était randomisée entre les sujets. Une phase d'entraînement composée de 10 mots et 10 pseudo-mots (différents des stimuli expérimentaux) précédait la phase expérimentale.

VIII.3.3.2 Expérience 1

Au début de chaque essai, les participants devaient adopter une position de départ consistant à joindre le pouce et l'index de la main droite sur un point de départ (i.e. fibre optique placée à 10 cm de leur torse), tout en regardant un écran d'ordinateur placé devant eux à une distance de 95 cm. Dès l'apparition d'une croix de fixation au centre de l'écran pendant 500 ms, les participants devaient quitter la position de départ et aller saisir puis reposer un petit objet cylindrique (hauteur : 30 mm, diamètre : 15 mm) placé sur un support devant eux (distant de 40 cm du point de départ) et nécessitant la formation d'une pince de précision. Le début du mouvement déclenchait la présentation à l'écran d'une séquence de lettres qui pouvait être un mot (verbe d'action ou nom concret) ou un pseudo-mot. Les participants devaient alors continuer leur mouvement si le stimulus était un mot, alors qu'ils avaient pour consigne de l'interrompre (i.e. ne pas saisir l'objet) et de revenir au point de départ s'il s'agissait d'un pseudo-mot. La séquence de lettres restait inscrite à l'écran jusqu'à ce que les participants saisissent l'objet (dans la condition « mot ») ou reviennent au point de départ (dans la condition « pseudo-mot »). L'essai suivant était déclenché par l'expérimentateur une fois que les sujets étaient correctement placés en position de départ. De cette manière, chacun pouvait bénéficier d'une pause à tout moment de l'expérience s'il le désirait. Un

enregistrement vidéo nous permettait également de vérifier que les participants maintenaient leur regard sur l'objet lors de la phase finale d'exécution du mouvement de préhension (condition « mot » uniquement). Chaque stimulus n'était présenté qu'une seule fois lors de l'expérience, et la présentation des stimuli était randomisée. Une phase d'entraînement composée de 20 essais (10 mots et 10 pseudo-mots différents des stimuli expérimentaux) précédait la phase expérimentale.

VIII.3.3.3. Expérience 2

La procédure différait de celle utilisée dans l'Expérience 1 puisque le signal de départ du mouvement n'était plus la croix de fixation mais la séquence de lettres. De la même manière que dans l'Expérience 1, si la séquence présentée était un mot de la langue française, les participants devaient saisir puis reposer l'objet placé devant eux. A l'inverse, si le stimulus était un pseudo-mot, ils devaient uniquement lever la main droite du point de départ sans aller saisir l'objet.

La Figure 8.2 résume les procédures des expériences 1 et 2 et illustre, à l'aide de photographies, le déroulement de ces expériences.

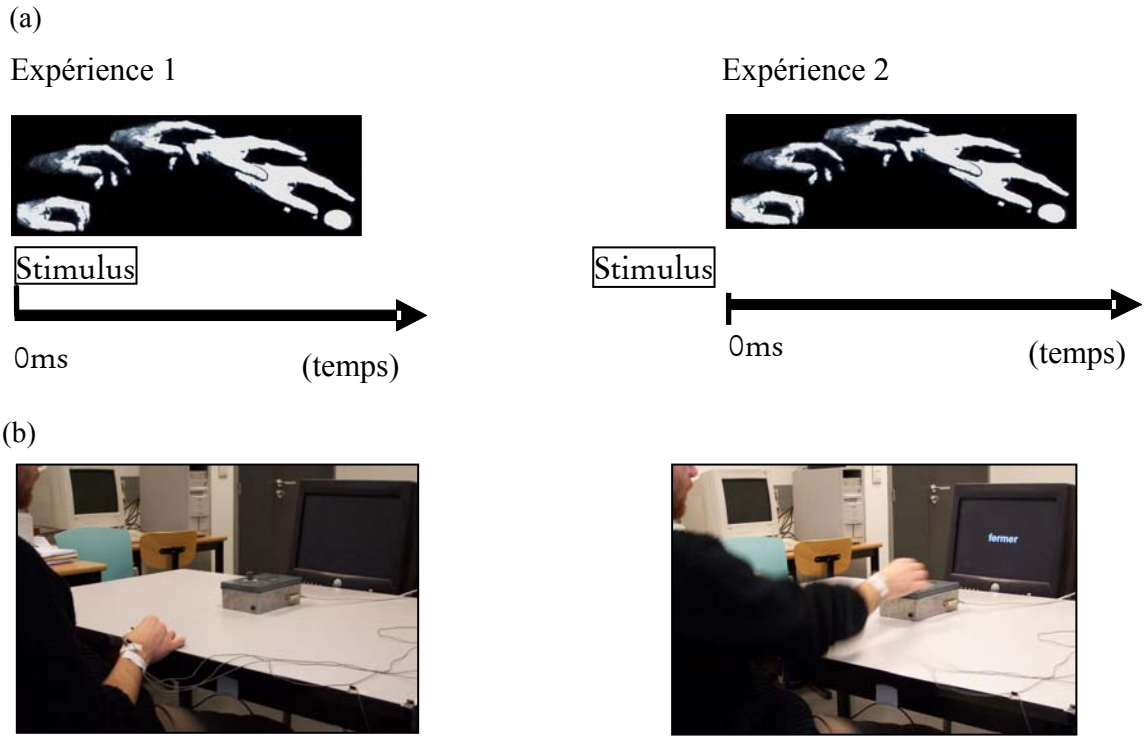


Figure 8.2 : **(a)** Procédure des Expériences 1 et 2. Dans l'Expérience 1, le stimulus (mot ou pseudo-mot) est présenté dès le début du mouvement, les tâches verbale et motrice sont donc réalisées simultanément. Dans l'Expérience2, le stimulus est d'abord présenté et le sujet donne sa réponse motrice en fonction de la nature de ce stimulus. **(b)** Deux photographies illustrent le déroulement d'un essai. Dans cet exemple, le mot présenté est le verbe d'action « fermer », indiquant au sujet qu'il doit continuer (Expérience 1) ou exécuter (Expérience 2) le mouvement de préhension vers l'objet cible.

VIII.3.4. Enregistrements cinématiques (Expériences 1 et 2)

Les mouvements de préhension ont été enregistrés grâce à un système «Optotrak 3020 » (Northern Digital) composé de trois capteurs permettant d'enregistrer la position spatiale de marqueurs (diodes) émetteurs de lumière infrarouge (Figure 8.3.a), et offrant une remarquable précision tant au niveau spatial (0,1 mm) que temporel (200 mesures par seconde, la vitesse d'échantillonnage ayant été fixée à 200 Hz). Un marqueur, caractérisant la composante de transport, était placé sur le poignet droit, alors que deux autres, caractérisant la composante de saisie, étaient placés sur le pouce et l'index droits (Figure 8.3.b). Ces marqueurs ne gênaient en rien la réalisation des mouvements. Trois marqueurs supplémentaires situés sur la table d'expérimentation selon un repère orthogonal constituaient un cadre de référence et permettaient de s'affranchir des changements éventuels de position de la caméra par rapport au dispositif expérimental.

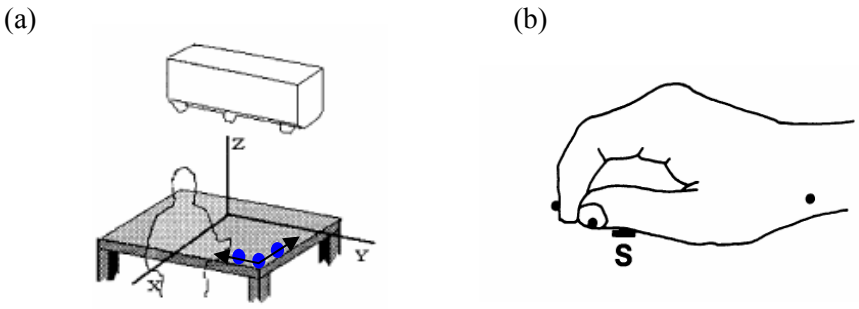


Figure 8.3 : **(a)** Le dispositif Optotrak. Trois capteurs, positionnés en hauteur par rapport au sujet, permettent d'enregistrer la position spatiale des marqueurs placés sur sa main selon 3 axes : l'axe sagittal x, l'axe horizontal y (ligne des épaules) et l'axe vertical z. Les trois marqueurs de référence sont représentés par des points bleus sur le dispositif expérimental. **(b)** La configuration de la main au départ est illustrée. Les points noirs indiquent l'emplacement des trois marqueurs permettant de mesurer les deux composantes du mouvement : le transport avec le marqueur situé sur le poignet, et la saisie avec les marqueurs placés sur le pouce et l'index. « S » indique la position de la fibre optique sur laquelle les sujets plaçaient leur pouce au début de chaque essai.

Une fois les enregistrements effectués, les signaux bruts sur la position des trois marqueurs ont été filtrés à une fréquence de 10 Hz grâce à un filtre passe-bas Butterworth à double passage, permettant ainsi de supprimer le bruit de fond lumineux dont les fréquences sont supérieures à celles du mouvement. Nous avons ensuite appliqué des rotations d'angles et d'axes afin de positionner chaque mouvement par rapport à l'espace défini par les trois marqueurs de référence.

VIII.3.5. Analyse des données

VIII.3.5.1. Expérience contrôle

Les temps de réponse (en millisecondes) ainsi que la précision des réponses (pourcentage d'erreurs) ont été mesurés. Seuls les essais correspondant aux réponses attendues (rejets corrects des pseudo-mots et acceptations correctes des mots) ont été pris en considération dans l'analyse des temps de réponse. En outre, les stimuli ayant occasionné des latences de réponse non comprises dans l'intervalle défini par le calcul de la moyenne +/- 2.5 fois l'écart type ont été rejetés des analyses (2.25 % des essais au total).

La précision et les temps de réponse pour les verbes d'action, noms concrets et pseudo-mots ont d'abord été calculés individuellement puis moyennés sur tous les participants de l'expérience. Ces trois conditions ont ensuite été comparées à l'aide d'ANOVAs en mesures répétées.

VIII.3.5.2. Expériences 1et 2

Le traitement des données a été réalisée grâce au logiciel Optodisp (Optodisp : copyright INSERM-CNRS-UCBL ; Thévenet, Paulignan & Prablanc, 2001).

Les principaux paramètres cinématiques pour la condition « mot » ont été examinés pour chaque mouvement individuel et pour chaque participant (Figure 8.4). Nous avons analysé :

- le temps de mouvement (ms ; temps écoulé entre le début du mouvement et la saisie de l'objet)
- la latence (ms) et l'amplitude (mm/s^2) des pics d'accélération et de décélération du poignet
- la latence (ms) et l'amplitude (mm/s) du pic de vitesse du poignet
- la latence (ms) et l'amplitude (mm) du pic de pince
- uniquement dans l'Expérience 2 : le temps de réaction (ms ; temps écoulé entre la présentation du stimulus et le début du mouvement).

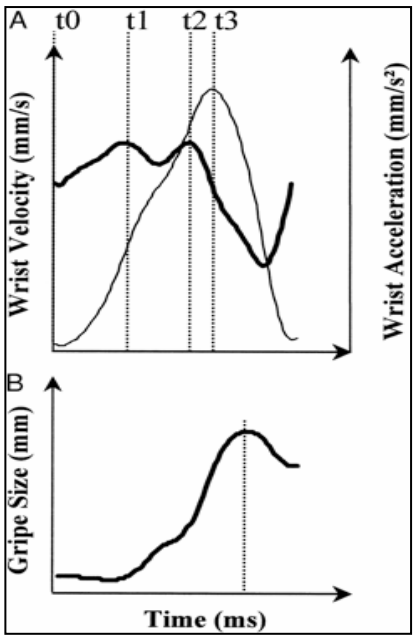


Figure 8.4 : Méthode de mesure des paramètres cinématiques (pris de Roy et al., 2000) :

A. La composante de transport est caractérisée par les variations de positions du marqueur du poignet au cours du temps : le profil de vitesse (tracé fin) et le profil d'accélération (tracé en gras). Les traits en pointillés représentent les mesures pertinentes : t0, début du mouvement ; t1, pic d'accélération ; t3, pic de vitesse.

B. La composante de saisie est décrite par l'évolution de la taille de la pince au cours du temps. La ligne en pointillés correspond à la latence du pic de pince.

Le début du mouvement était déterminé par la première mesure d'une suite de onze valeurs d'amplitude croissante sur la base du profil de vitesse du poignet. La fin du mouvement était déterminée de la même manière, mais en commençant les mesures à partir de la fin du profil de vitesse. Les latences de pics étaient définies comme le temps séparant le début du mouvement de chaque pic.

Tous les paramètres cinématiques ont été déterminés pour chaque essai et moyennés sur tous les participants en fonction de la catégorie des stimuli (verbes d'action ou noms concrets). Seuls les essais ayant donné lieu aux réponses attendues (saisie de l'objet uniquement dans la condition « mot ») ont été pris en compte pour l'analyse des données. En outre, les essais dans lesquels les participants ont anticipé l'exécution du mouvement (début du mouvement avant l'apparition de la croix de fixation dans l'Expérience 1 et du stimulus dans l'Expérience 2) ont été rejetés des analyses. Les différents paramètres cinématiques ont été comparés entre les deux principales conditions (verbes d'action et noms concrets) grâce à des ANOVAs en mesures répétées.

VIII.4. Résultats

VIII.4.1. Expérience contrôle

Au total, 25.39 % des essais ont été exclus des analyses (6.61 % pour les noms, 4.76 % pour les verbes et 14.02 % pour les pseudo-mots).

Une première ANOVA sur l'ensemble des 84 mots et 84 pseudo-mots a révélé des temps de réponse significativement plus longs pour les pseudo-mots que pour les mots (617 ms ±73 vs. 561 ms ±39 respectivement, [F (1, 8) = 12.989 ; p = .0069]). La précision des réponses différait également de manière significative entre ces deux catégories de stimuli (8.20 % ±4.1 pour les pseudo-mots vs. 3.04 % ±2.3 pour les mots, [F (1, 8) = 8.895 ; p = .0175]).

Par ailleurs, une ANOVA comparant les deux catégories de mots n'a montré aucune différence significative entre les temps de réponse moyens pour les noms (565 ms ±49) et pour les verbes (557 ms ±26, [F (1, 8) = .6321 ; p = ns]). Un pattern similaire a été observé pour la précision des réponses, à savoir que les pourcentages d'erreurs ne différaient pas significativement entre les noms (3.17 % ±2.6) et les verbes (2.91 % ±1.9, [F (1, 8) = 0.1 ; p = ns]). Enfin, une comparaison des sous-catégories de verbes désignant des actions de la main ou du bras d'une part, et des jambes et de la bouche d'autre part, n'a révélé aucune différence significative sur les temps de réponse (554 ms ±37 vs. 561 ms ±28 respectivement, [F (1, 8) = .2954 ; p = ns]). La Figure 8.5 présente les temps de réponse moyens pour les différents types de stimuli (noms concrets, verbes d'action et pseudo-mots). Les résultats obtenus pour les sous-catégories de verbes (actions du bras/main ou de la jambe et de la bouche) sont également reportés.

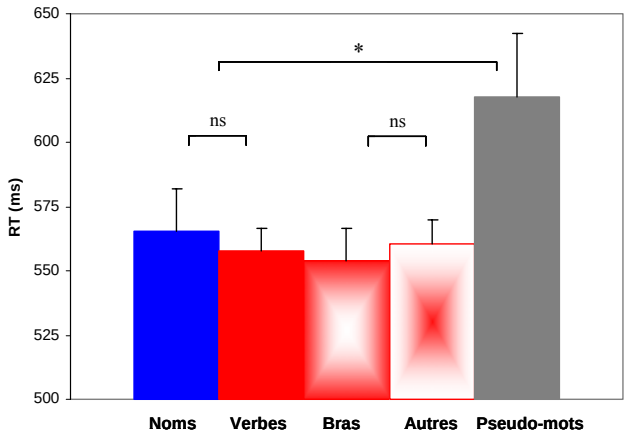


Figure 8.5 : Temps de réponse moyens (en millisecondes) pour les noms concrets, les verbes d'action et les pseudo-mots. Les données correspondant aux verbes d'action sont également reportées en fonction de la nature des actions auxquelles ils se réfèrent (« bras » et « autres »). (*) indique une différence significative entre les conditions ; (ns), non significatif.

VIII.4.2. Expérience 1

Au total, 11.64 % des essais ont été exclus des analyses (5.56 % pour les noms vs. 6.08 % pour les verbes ; différence non significative). Les analyses des paramètres cinématiques ont révélé que le pic d'accélération du poignet est apparu plus tardivement et était d'amplitude plus faible lorsque des verbes d'action étaient présentés pendant l'exécution des mouvements, par rapport à des noms concrets, et ce, chez 8 des 9 participants (Tableau 8.2). Une ANOVA en mesures répétées a confirmé l'effet significatif de la catégorie des stimuli sur ces deux variables (latence du pic : 160 ms ±27 pour les noms vs. 177 ms ±36 pour les verbes, [$F (1, 8) = 6.12$; $p = .0380$] ; amplitude du pic : 3994 mm/s^2 ±1250 pour les noms vs. 3871 mm/s^2 ±1279 pour les verbes, [$F (1, 8) = 8.77$; $p = .0180$]). Les analyses statistiques n'ont révélé aucune différence significative entre les deux conditions concernant les autres paramètres cinématiques mesurés.

Le pic d'accélération du poignet correspondant aux contractions musculaires initiales lors de l'exécution du mouvement et constituant un excellent indicateur de la première réaction à une perturbation (Paulignan et al., 1991a), une latence plus longue et une amplitude plus faible de ce pic suggèrent que la présentation des verbes d'action, comparés aux noms concrets, a interféré avec la tâche motrice. La Figure 8.6.a illustre les profils d'accélération du poignet, normalisés entre 0 et 100 % du temps, et moyennés sur tous les items et participants[15].

[15] En moyennant les profils de mouvements, des valeurs de latence et d'amplitude du pic quelque peu différentes sont obtenues par rapport aux valeurs présentées dans le tableau 8.2 (cf. Annexe 3.B pour de plus amples détails sur la méthode).

	Pic d'Accélération				Pic de Décélération				Pic de Vitesse				Pic de Pince				Temps de Mouvement (ms)	
	LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s^2)		LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s^2)		LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s^2)		LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s^2)			
	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES
Participants	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total
P1	128	126	5341	5027	522	523	-4231	-4004	337	334	976	949	588	593	55	54	852	842
P2	155	158	6251	6240	457	455	-4512	-4515	320	317	1073	1076	525	506	62	63	870	912
P3	213	237	4405	4415	565	562	-3920	-3903	407	411	926	932	798	793	49	49	1025	1006
P4	181	187	2366	2066	495	497	-1569	-1678	383	386	398	366	1137	1179	39	39	1348	1392
P5	137	139	3883	3814	458	502	-2304	-2467	396	404	702	701	827	809	43	43	1036	1041
P6	138	151	3575	3506	493	486	-3123	-2837	370	390	637	652	833	817	51	51	1205	1173
P7	173	187	4262	4148	601	615	-5848	-2674	406	414	820	798	734	773	49	48	1060	1106
P8	174	200	3282	3069	669	653	-3597	-3784	390	385	674	636	1201	1172	47	48	1332	1038
P9	146	210	2576	2556	470	491	-1943	-1696	349	396	364	396	992	973	54	55	1214	1211
MOY	**160**	**177**	**3994**	**3871**	**526**	**532**	**-3450**	**-3062**	**373**	**381**	**730**	**723**	**848**	**846**	**50**	**50**	**1105**	**1080**
SD	27	36	1250	1279	73	66	1367	1035	31	34	245	243	228	230	7	7	182	165
ANOVA	**F(1,8) = 6.12; p = .038**		**F(1,8) = 8.77; p = .018**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**	

Tableau 8.2: Latence et amplitude moyennes des pic d'accélération, pic de décélération et pic de vitesse du poignet, du pic de pince et temps de mouvement total pour les conditions « noms concrets » et « verbes d'action » dans l'Expérience 1. Les trois dernières rangées du tableau présentent les moyennes sur tous les participants (MOY), l'écart-type (SD) et les ANOVAs en mesures répétées. Les zones ombrées en gris correspondent aux performances qui dévient de la tendance générale suggérée par la moyenne.

(a) (b)

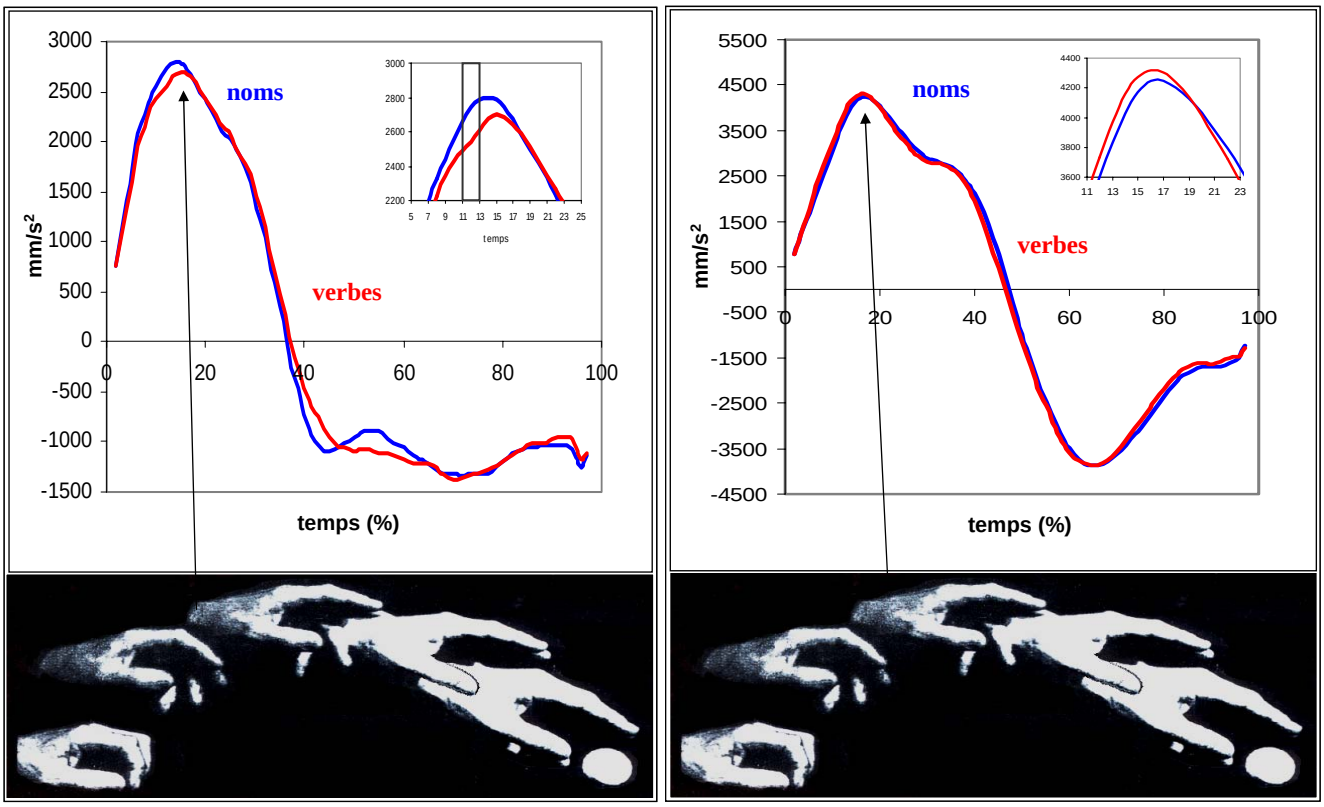


Figure 8.6 : Profils d'accélération et de décélération du poignet moyennés sur les 9 participants (et normalisés entre 0 et 100 % du temps) lors du traitement des noms concrets (en bleu) et des verbes d'action (en rouge) pour **(a)** l'Expérience 1 et **(b)** l'Expérience 2. Il faut noter qu'en normalisant les données, l'information temporelle réelle est perdue. Une unité de temps sur la figure correspond approximativement à 10 ms. Un zoom sur le pic d'accélération est présenté dans l'encadré en haut à droite de chaque figure. Le rectangle gris dans l'encadré de la figure 8.6.a indique la fenêtre temporelle dans laquelle des tests *t* appariés (par unité de temps) ont révélé une différence significative entre les deux conditions testées.

VIII.4.3. Expérience 2

Un total de 7.93 % d'essais a été exclu des analyses cinématiques (4.76 % pour les noms vs. 3.17 % pour les verbes ; différence non significative). Conformément à l'expérience contrôle, l'analyse des temps de réaction n'a montré aucune différence significative entre les verbes d'action (386 ms ±56 ; verbes désignant des actions du bras = 385 ms ±63 et verbes désignant des actions des jambes ou de la bouche = 386 ms ±51) et les noms concrets (400 ms ±73, [F (1, 8) = 2.5674 ; p = ns]).

Le principal résultat de cette expérience reflète en partie en miroir celui obtenu dans l'Expérience 1, à savoir que le pic d'accélération du poignet est apparu plus précocement lorsque des verbes d'action étaient présentés, par rapport à des noms concrets, chez 6 des 9 participants (deux participants présentaient une latence de pic égale pour les deux catégories de mots ; Tableau

8.3). Une ANOVA en mesures répétées a montré un effet significatif de la catégorie de mots sur la latence du pic (169 ms ±39 pour les verbes vs. 182 ms ±45 pour les noms, [F (1, 8) = 5.8276 ; p = .0422]), suggérant que le traitement d'un verbe d'action avant l'exécution du mouvement facilite la performance motrice. Toutefois, aucun effet significatif de la catégorie de mots n'a été observé sur l'amplitude du pic d'accélération. De même, aucune autre différence significative entre les deux conditions n'a émergé concernant les autres paramètres cinématiques mesurés.

La Figure 8.6.b présente les profils d'accélération et de décélération du poignet, normalisés entre 0 et 100 % du temps, et moyennés sur tous les items et participants.

	Pic d'Accélération				Pic de Décélération				Pic de Vitesse				Pic de Pince				Temps de Mouvement (ms)	
	LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s^2)		LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s^2)		LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s^2)		LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s^2)			
	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES	NOMS	VERBES
Participants	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total	total
P1	161	141	8508	8905	522	523	-4231	-4004	332	310	1441	1452					852	842
P2	178	143	4018	4126	457	455	-4512	-4515	474	448	924	940	753	746	47	46	870	912
P3	287	245	3769	3572	565	562	-3920	-3903	500	514	1107	1093	703	724	53	53	1025	1006
P4	140	129	7839	8192	495	497	-1569	-1678	323	326	1568	1574	409	419	56	57	1348	1392
P5	135	132	5378	5321	458	502	-2304	-2467	355	350	997	1023	473	483	61	61	1036	1041
P6	205	208	5001	4866	493	486	-3123	-2837	384	386	1250	1244	599	603	46	46	1205	1173
P7	165	156	4117	4104	601	615	-5848	-2674	405	401	950	936	684	688	42	42	1060	1106
P8	193	193	4337	4297	669	653	-3597	-3784	500	510	1000	966	931	1028	36	37	1332	1038
P9	171	171	4632	4624	470	491	-1943	-1696	405	415	1073	1081	714	703	40	41	1214	1211
MOY	**182**	**169**	**5289**	**5334**	**526**	**532**	**-3450**	**-3062**	**409**	**407**	**1146**	**1145**	**658**	**674**	**48**	**48**	**1105**	**1080**
SD	45	39	1717	1897	73	66	1367	1035	69	74	227	231	164	185	8.5	8.3	182	165
ANOVA	**F(1,8) = 5.8276; p = .0422**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**		**ns**	

Tableau 8.3 : Les mêmes résultats et analyses que ceux présentés dans le Tableau 8.2 sont reportés pour l'Expérience 2.
NB : les valeurs de pic de pince manquent pour le premier participant de l'expérience (perte des informations fournies par les capteurs infrarouges).

VIII.4.4. Comparaison des Expériences 1 et 2

Une comparaison directe des deux expériences a révélé que le temps de mouvement moyen était significativement plus court dans l'Expérience 2 (Tableaux 8.2 et 8.3 ; Expérience 2 = 881 ms ±169 vs. Expérience 1 = 1092 ms ±168, [F (1, 16) = 6.9750 ; p = .0178]), suggérant que la tâche motrice était plus facile à réaliser lorsque la décision lexicale était effectuée avant l'exécution du mouvement. Aucune différence significative n'est apparue entre les deux expériences en termes de pourcentages d'erreurs (Expérience 1 = 11.64 % vs. Expérience 2 = 7.93 %, [F (1, 16) = .5172 ; p = ns]).

La Figure 8.7 présente la latence moyenne du pic d'accélération du poignet dans les conditions « noms concrets » et « verbes d'action » pour les deux expériences. Les performances pour les verbes d'action sont également reportées en fonction des sous-catégories de verbes, à savoir les items désignant des actions effectuées par le bras et la main (« bras »), ou par les jambes et la bouche (« autres »). Ces données montrent que l'interférence (Expérience 1) et la facilitation (Expérience 2) entre le traitement des verbes d'action et la tâche motrice étaient plus prononcées pour les verbes se référant à des actions du bras et de la main, qui était l'effecteur même utilisé pour réaliser le mouvement de préhension. Ces résultats doivent cependant être interprétés avec précaution puisque les variables lexicales contrôlées lors de la sélection des stimuli ont été appariées entre les noms et les verbes, mais pas entre les sous-catégories de verbes d'action. Les valeurs de latence et amplitude moyennées sur tous les participants pour les deux sous-catégories de verbes sont reportées dans le Tableau 8.4.

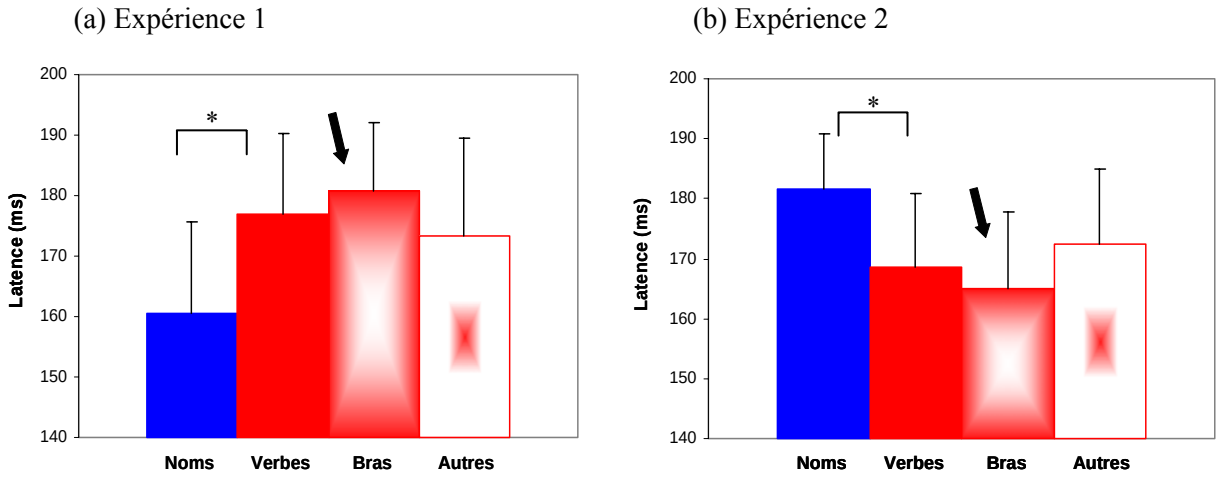


Figure 8.7 : Latence du pic d'accélération du poignet (en millisecondes) lors du traitement des noms concrets et des verbes d'action pour **(a)** l'Expérience 1 et **(b)** l'Expérience 2. (*) indique une différence significative entre les deux conditions pour cette variable. Les flèches noires insistent sur les valeurs de latence de pic obtenues pour les verbes décrivant des actions réalisées avec le bras ou la main, par rapport aux verbes se référant à des actions effectuées par les autres parties du corps.

	Expérience 1					Expérience 2			
	LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s²)			LATENCE (ms)		AMPLITUDE (mm/s²)	
Participants	BRAS	AUTRES	BRAS	AUTRES	Participants	BRAS	AUTRES	BRAS	AUTRES
P1	*124*	*128*	*5125*	*4938*	P1	*127*	*154*	*9114*	*8705*
P2	*159*	*156*	*5740*	*6672*	P2	*146*	*139*	*4178*	*4082*
P3	*237*	*237*	*4288*	*4525*	P3	*208*	*282*	*3521*	*3623*
P4	*182*	*191*	*2051*	*2080*	P4	*127*	*131*	*8158*	*8220*
P5	*136*	*141*	*3842*	*3788*	P5	*135*	*130*	*5315*	*5326*
P6	*170*	*134*	*3441*	*3567*	P6	*209*	*207*	*4912*	*4824*
P7	*192*	*181*	*4255*	*4090*	P7	*165*	*147*	*3917*	*4272*
P8	*205*	*195*	*2869*	*3280*	193	*198*	*189*	*4306*	*4289*
P9	*223*	*196*	*2540*	*2573*	P9	*171*	*172*	*4586*	*4657*
Moyenne	***181***	***173***	***3795***	***3946***	**Moyenne**	***165***	***172***	***5334***	***5333***
SD	*38*	*36*	*1205*	*1358*	SD	*34*	*49*	*1959*	*1841*

Tableau 8.4 : Latence et amplitude moyennes du pic d'accélération du poignet pour les verbes désignant des actions exécutées avec le bras et la main (« bras ») ou avec les jambes et la bouche (« autres »).

VIII.5. Discussion

VIII.5.1. Interaction entre langage et motricité

Dans la présente étude, des participants sains devaient réaliser une tâche de décision lexicale visuelle dans laquelle un mouvement de préhension était effectué en réponse à des mots de la langue française (verbes d'action et noms concrets) en regard de pseudo-mots. Grâce à des analyses fines de la cinématique du mouvement, nos résultats ont établi que la perception de verbes d'action, par rapport aux noms concrets, influençait de manière notoire le comportement moteur. Le traitement des verbes d'action peut ainsi faciliter ou interférer avec la performance motrice en

fonction de la séquence temporelle des tâches linguistique et motrice réalisées. Alors qu'un engagement concomitant des deux processus conduit à des effets d'interférence spécifiques entre l'encodage des verbes d'action et l'exécution du mouvement de préhension (Expérience 1), un effet d'amorçage du traitement de ces mêmes mots sur l'exécution motrice est obtenu lorsque les tâches sont réalisées successivement (Expérience 2). Nous attirons ici l'attention sur le fait que ce pattern inversé d'interaction (d'interférence à amorçage) suivant la séquence temporelle des tâches rappelle fortement les résultats discordants obtenus dans les études en TMS (Buccino et al., 2005 ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005c). Ainsi, Buccino et ses collègues (2005), ayant démontré une diminution d'amplitude des PEMs et un allongement des temps de réponse lors de l'écoute passive de phrases liées à des actions, ont délivré la TMS *pendant* la présentation des verbes d'action (i.e. engagement simultané des deux processus, conformément à notre Expérience 1). A l'inverse, Oliveri et al. (2004) et Pulvermüller et al. (2005c) ont rapporté une augmentation de l'amplitude des PEMs et une diminution des temps de réponse lors du traitement de mots d'action, alors que la TMS était appliquée 500 ms et 150 ms *après* la présentation des mots respectivement (i.e. engagement successif des processus, en accord avec notre Expérience 2). En résumé, des effets d'interférence émergent lors de la réalisation synchrone de tâches motrice et linguistique, alors que l'exécution de ces tâches de manière consécutive conduit à des effets de facilitation. L'ensemble de nos données fournit donc des éléments supplémentaires robustes quant à l'existence de représentations neuronales partagées entre les processus linguistiques et moteurs. Selon cette hypothèse, notre effet d'interférence pourrait résulter d'une compétition entre les processus pour accéder à des ressources corticales communes, alors que l'effet de facilitation découlerait d'un amorçage des régions corticales motrices lors du traitement des mots d'action, facilitant ainsi la performance motrice ultérieure.

VIII.5.2. Traitement des verbes d'action ou imagerie motrice ?

L'interférence entre les tâches verbale et motrice s'est produite dans une fenêtre temporelle précoce, soit 160 à 180 ms après le début de la présentation des mots (cf. latence du pic d'accélération du poignet ; Tableau 8.2), tandis que l'effet d'amorçage est apparu plus tardivement, environ 550 à 580 ms après la présentation des mots (cf. latence du pic d'accélération du poignet additionné du temps de réaction ; Tableau 8.3). Cet effet d'amorçage pourrait dès lors résulter d'effets consécutifs aux processus linguistiques tels l'imagerie motrice des actions auxquelles les verbes se réfèrent. Ainsi, il n'est pas sans rappeler les effets de facilitation de l'observation

d'actions sur l'exécution ultérieure de ces mêmes actions rapportés dans le cadre du modèle du système miroir (Brass et al., 2000, 2001 pour des mouvements des doigts ; Castiello et al., 2002 et Edwards et al., 2003 pour des mouvements de préhension). Edwards et collègues (2003) ont par exemple examiné les paramètres cinématiques d'un mouvement de préhension réalisé sur un objet suite à l'observation d'un mouvement réalisé, par l'expérimentateur, sur le même objet ou sur un objet de taille différente. Ils ont démontré une réduction du temps de mouvement lorsque les mouvements observé et exécuté étaient effectués sur le même objet (condition valide) en regard d'un objet différent (condition non valide). Les latences du pic de vitesse et du pic d'ouverture de pince étaient également plus courtes dans la condition valide (en accord avec nos résultats). Autrement dit, l'observation de mouvements amorçait l'exécution subséquente de mouvements dirigés vers la même cible par rapport à des mouvements dirigés vers une cible différente. Conformément aux résultats de Castiello et al. (2002), les auteurs ont interprété cet effet comme reflétant une programmation plus efficace de l'action en raison d'une activation préalable des régions corticales motrices appropriées à l'exécution de cette action lors de la phase d'observation. Les études en TMS sont venues corroborer ces effets de facilitation de l'observation d'actions sur le versant moteur (Avikainen et al., 2002 ; Fadiga et al., 1995 ; Strafella & Paus, 2000). Fadiga et al. (1995) ont ainsi mis en évidence une augmentation de l'excitabilité cortico-spinale (i.e. augmentation de l'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles de la main) lorsque des participants observaient des actions manuelles. Ce pattern de facilitation était en outre similaire à celui observé lorsque les sujets exécutaient eux-mêmes ces actions. Plus intéressant encore, une influence facilitatrice sur l'excitabilité du cortex moteur primaire a été démontrée, non plus dans des tâches motrices explicites, mais dans des tâches implicites d'imagination d'actions (Facchini et al., 2002 ; Fadiga et al., 1999 ; Fourkas et al., 2006 ; Izumi et al., 1995 ; Kiers et al., 1997 ; Rossini et al., 1999). Fadiga et collègues (1999) ont par exemple révélé, en stimulant le cortex moteur primaire, que des tâches d'imagerie de flexion/extension de l'avant-bras et d'ouverture/fermeture des doigts augmentaient l'amplitude des PEMs enregistrés sur les muscles proximaux et distaux respectivement. De la même manière, Facchini et al. (2002) ont mis en évidence une diminution du seuil moteur et une augmentation de l'amplitude des PEMs enregistrés sur le muscle *Abductor Pollicis Brevis* controlatéral au site de stimulation magnétique lorsque des sujets devaient s'imaginer effectuer un mouvement d'abduction du pouce. L'imagerie motrice conduit donc à une augmentation de l'amplitude des PEMs, phénomène par ailleurs obtenu par Oliveri et al. (2004) et Pulvermüller et al. (2005c) lorsque le traitement des mots d'action et la stimulation magnétique étaient réalisés *successivement*. Au vu de l'ensemble de ces données, nous ne pouvons donc exclure que l'effet de facilitation obtenu dans notre Expérience 2, où la tâche de langage était réalisée avant

la tâche motrice, découle de l'imagerie motrice, volontaire ou non, des actions décrites par les verbes.

L'effet d'interférence étant en revanche apparu précocement après la présentation des verbes d'action dans l'Expérience 1, nous pouvons écarter l'éventualité d'un rôle quelconque de l'imagerie motrice sur cet effet, et au contraire argumenter en faveur de l'hypothèse d'un recrutement des régions corticales motrices, impliquées dans l'exécution des actions, dans le *traitement* des verbes d'action. Conformément à l'étude en MEG de Pulvermüller et al. (2005b) ayant rapporté une activation des régions motrices dans les 200 premières millisecondes après la présentation des mots d'action, l'encodage des verbes d'action a en effet interféré avec l'exécution du mouvement de préhension dans les 180 premières millisecondes suivant la présentation de ces mots. Tout semble donc indiquer que cette interférence se soit produite *pendant* le traitement des verbes d'action. Comme nous l'avons déjà proposé, une compétition pour des ressources communes entre le *traitement* des verbes d'action et la tâche motrice aurait pu donner lieu à une telle interférence. Les données de notre première expérience suggèrent donc que l'activité liée aux mots d'action dans les régions motrices soit *inhérente au traitement* de ces mots d'action, et ne puisse être simplement attribuée à des phénomènes post-lexicaux tels que l'imagerie motrice. Les résultats « en miroir » obtenus en TMS lors du traitement de mots d'action (i.e. diminution de l'amplitude des PEMs lorsque la TMS était délivrée pendant la présentation des mots ; Buccino et al., 2005) et lors de tâches d'imagerie motrice (i.e. augmentation de l'amplitude des PEMs ; Abruzzese et al., 1996 ; Facchini et al., 2002 ; Fadiga et al., 1999 ; Izumi et al., 1995 ; Kiers et al., 1997 ; Rossini et al., 1999 ; Yahagi & Kasai, 1999) viennent conforter cette proposition.

Enfin, en accord avec les données recueillies en imagerie cérébrale (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk et al., 2004b ; Tettamanti et al., 2005), le dernier résultat de notre étude a mis en lumière une interaction plus marquée entre les processus linguistiques et moteurs lorsque les mots désignaient des actions réalisées avec le même effecteur que celui recruté pour la tâche motrice (bras ou main ; Figure 8.7 et Tableau 8.4). Nous pouvons donc proposer que l'activité liée au langage dans les aires corticales motrices ne résulte pas d'une propagation non spécifique d'activation des aires du langage aux aires motrices, mais qu'elle soit le fruit de l'existence de liens étroits entre la représentation du sens des mots d'action et le contrôle moteur.

VIII.5.3. Les régions motrices sont-elles nécessaires à la compréhension des mots d'action ?

Les résultats de notre étude suggèrent que l'activité liée au langage dans les aires motrices contribue au traitement des mots d'action, et ne puisse être uniquement attribuée à des processus post-linguistiques (i.e. se produisant après l'identification des mots, comme l'imagerie motrice). Nous pouvons par conséquent formuler l'hypothèse selon laquelle cette activité motrice pourrait contribuer à la *compréhension* du sens des mots se référant à des actions appartenant à notre répertoire moteur – hypothèse par ailleurs renforcée par les résultats de notre premier travail démontrant une absence d'effet d'AdA uniquement pour les verbes décrivant des actions qui nous sont propres (Boulenger et al., 2006a). Toutefois, cette proposition doit être nuancée et considérée avec précaution, attendu que la présente étude a évalué le comportement moteur et non la compréhension des mots proprement dite (cette critique s'applique également aux études de TMS ayant examiné les PEMs ou les temps de réaction moteurs). Ainsi, bien que l'activité liée aux mots d'action dans les aires motrices soit suffisamment pertinente pour interférer avec la performance motrice, nos données en leur état actuel ne permettent pas d'affirmer que ces régions sont *essentielles* à la compréhension du sens des mots.

Le rôle du système sensori-moteur dans la représentation des concepts d'objets et d'actions a été récemment discuté par Mahon et Caramazza (2005) dans une revue de la littérature neuropsychologique sur les patients apraxiques. Ces auteurs arguent que les structures et processus moteurs ne seraient pas indispensables à la représentation de la connaissance conceptuelle des actions. A cet égard, ils critiquent particulièrement le postulat de Gallese et Lakoff (2005) selon lequel les processus de simulation internes au système sensori-moteur seraient nécessaires et suffisants pour traiter et comprendre les concepts d'actions (i.e. la connaissance conceptuelle des actions serait *totalement imbriquée* dans le système sensori-moteur). Autrement dit, la compréhension des concepts d'actions reposerait exclusivement sur la simulation ou réactivation sensori-motrice, exemptant d'autres systèmes corticaux de haut niveau de participer à ce processus. L'hypothèse de Gallese et Lakoff (2005) interprétée dans sa version la plus forte prévoit donc que les mécanismes de production d'actions soient essentiels à la reconnaissance et la compréhension des actions effectuées par autrui. C'est notamment sur ce point que se fondent les objections de Mahon et Caramazza (2005), qui soulignent le fait que la reconnaissance des actions peut être sélectivement altérée en regard de l'exécution de ces actions (Bell, 1994 ; Cubelli et al., 2000 ; Halsband et al., 2001 ; Rothi et al., 1986 ; Rumiati et al., 2001). Rumiati et collègues (2001) ont par exemple reporté les cas des patients DR et FG incapables d'exécuter les actions spécifiquement

associées à des objets, mais néanmoins tout à fait aptes à reconnaître ces actions lorsqu'elles sont présentées visuellement. Rothi et ses collègues (1986) ont quant à eux décrit des cas de dissociations inverses, à savoir un déficit de reconnaissance des actions associé à une production normale de ces actions. Corroborant encore les arguments de Mahon et Caramazza (2005), les données neuropsychologiques ont également rapporté l'existence de dissociations entre la reconnaissance et l'imitation d'actions (Bartolo et al., 2001 ; Goldenberg & Hagmann, 1997 ; Halsband et al., 2001 ; Rumiati et al., 2001). Aussi, alors que des patients porteurs d'une lésion pariétale ne peuvent imiter des actions présentées visuellement, leur reconnaissance de ces actions est quasi-intacte. Halsband et collègues (2001) n'ont d'ailleurs noté aucune corrélation entre les capacités d'imitation et de reconnaissance d'actions chez les patients testés dans leur étude, suggérant une certaine indépendance entre les deux processus. De l'ensemble de ces données neuropsychologiques, Mahon et Caramazza (2005) concluent donc que, contrairement à la prédiction du modèle de Gallese & Lakoff (2005) interprété dans sa version la plus forte, l'intégrité des processus de production motrice ne constitue en aucun cas une condition *sine qua none* pour garantir une reconnaissance correcte des actions, et par conséquent, supporter leur connaissance conceptuelle. L'existence de dissociations entre la connaissance des objets manipulables et l'utilisation de ces objets, ou encore l'imitation d'actions associées à leur utilisation chez les patients apraxiques viennent conforter cette proposition (Buxbaum et al., 2000, 2003 ; Buxbaum & Saffran, 2002 ; Cubelli et al., 2000 ; Halsband et al., 2001 ; Moreaud et al., 1998 ; Rapcsak et al., 1995 ; Rosci et al., 2003 ; Rumiati et al., 2001 ; pour une revue, voir Johnson-Frey, 2004). La connaissance conceptuelle des objets et des actions ne saurait donc se réduire aux structures sensori-motrices ni à la simulation des processus représentés dans le système sensori-moteur.

Cette solide argumentation de Mahon et Caramazza (2005) sur l'organisation des concepts d'actions s'inscrit parfaitement dans le cadre de la discussion de notre présent travail. En effet, comme nous l'avons mentionné à travers une revue des études d'imagerie cérébrale et démontré dans cette étude, les régions corticales motrices et prémotrices participent au traitement des mots d'action. Tout comme le postulent Gallese et Lakoff (2005) sur les liens entre perception et production motrices, il serait par conséquent tentant d'inférer que la compréhension des mots d'action dépende *nécessairement* des structures corticales motrices responsables de la production des actions auxquelles les mots se réfèrent. En accord avec cette suggestion, les études neuropsychologiques ont rapporté l'existence de déficits de traitement des verbes et des concepts d'actions suite à des atteintes frontales gauches incluant les aires motrices et prémotrices (Bak & Hodges, 1997, 2004 ; Bak et al., 2001, 2006 ; Daniele et al., 1994 ; Hillis et al., 2003 ; Tranel et al., 2003). Bak et ses collègues (1997, 2001, 2004) ont par exemple révélé que des patients atteints

d'une maladie neurodégénérative touchant sélectivement le système moteur (« Motor Neurone Disease ») souffraient d'un déficit spécifique de traitement des verbes, à la fois dans des tâches de production et de compréhension des mots. Confortant encore l'hypothèse de liens robustes entre traitement des mots d'action et motricité, ces mêmes auteurs (Bak et al., 2006) ont récemment rapporté la co-occurrence d'un déficit de récupération des verbes d'action et d'une maladie motrice progressive (s'apparentant à la paralysie supranucléaire progressive) chez deux membres d'une même famille, suggérant l'existence de facteurs génétiques communs au traitement des mouvements et de leur représentation conceptuelle incarnée par les verbes d'action. Enfin, Neininger et Pulvermüller (2001, 2003) ont décrit les cas de patients porteurs de lésions motrices droites du cerveau, dont la reconnaissance des verbes d'action était affectée dans une tâche de décision lexicale, par rapport à des noms possédant de fortes associations visuelles. Les auteurs ont alors proposé que les régions dévolues à la programmation des actions, qu'elles soient localisées dans l'hémisphère gauche ou droit, constituent une partie intégrante de la représentation neuronale des mots d'action, et soient de ce fait nécessaires à la récupération de ces mots. La validité d'une telle proposition, si attrayante soit-elle, semble toutefois compromise au vu des arguments avancés par Mahon et Caramazza (2005) et d'autres données neuropsychologiques montrant que les lésions du cortex moteur gauche ne conduisent pas inévitablement à des déficits de traitement du sens des mots d'action (De Renzi & di Pellegrino, 1995 ; Saygin et al., 2004). Saygin et collègues (2004) ont notamment décrit, en examinant les performances de patients aphasiques dans des tâches linguistiques ou non de compréhension d'actions, que la reconnaissance d'actions dans une tâche de lecture (vs. tâche d'appariement d'images) n'était pas altérée en cas de lésions des cortex moteur primaire, cortex prémoteur et gyrus frontal inférieur gauches.

La prise en compte de ces dernières données nous conduit donc à nuancer notre hypothèse ; ainsi, nous ne pouvons formellement postuler un rôle exhaustif du système sensori-moteur dans la représentation des mots d'action. Néanmoins, la proposition peut être faite que, sans y être essentiels, les processus sensori-moteurs semblent fortement contribuer à la récupération des concepts d'action, que ceux-ci soient exprimés à travers la motricité ou le langage. Bien que l'activité liée au langage dans les régions motrices et prémotrices ne semble pas nécessaire à la compréhension des mots d'action, nous pouvons en effet supposer qu'elle *assiste* et *facilite* la reconnaissance de ces mots. Selon cette hypothèse, des mesures de la reconnaissance des mots d'action dans des paradigmes subtils devraient révéler une altération des performances chez les patients porteurs de lésions motrices et sans déficit évident, de prime abord, dans le traitement de ces mots d'action. Après avoir approfondi, dans un troisième travail, l'étude des liens unissant

traitement des mots d'action et contrôle moteur chez les sujets sains, nous testerons cette prédiction dans la quatrième étude réalisée au cours de cette thèse.

VIII.6. Conclusion

La présenté étude comportementale étoffe les données précédemment obtenues, à savoir que le traitement des mots d'action recrute les régions corticales motrices impliquées dans l'exécution réelle des actions. Nous avons mis en évidence pour la première fois que l'encodage des verbes d'action peut faciliter ou interférer avec l'exécution d'un mouvement de préhension en fonction de la relation temporelle entre les deux tâches, éclairant ainsi les discordances des résultats recueillis dans la littérature. Les arguments développés dans la présente discussion supportent l'idée que l'activité motrice liée au langage concourt, sans pour autant être nécessaire, à la compréhension du sens des mots d'action. Toutefois, nous insistons sur les limites de cette proposition au vu des données disponibles actuellement. Une meilleure compréhension de la nature des liens unissant traitement des mots d'action et contrôle moteur suppose sans aucun doute de mieux appréhender les règles gouvernant le passage d'effets d'interférence à effets d'amorçage entre des tâches linguistiques et motrices, mais aussi d'évaluer finement la *compréhension* des mots d'action en lien avec la performance motrice.

IX. Interférence potentielle entre traitement des verbes d'action et préparation motrice : une étude couplant électrophysiologie et cinématique

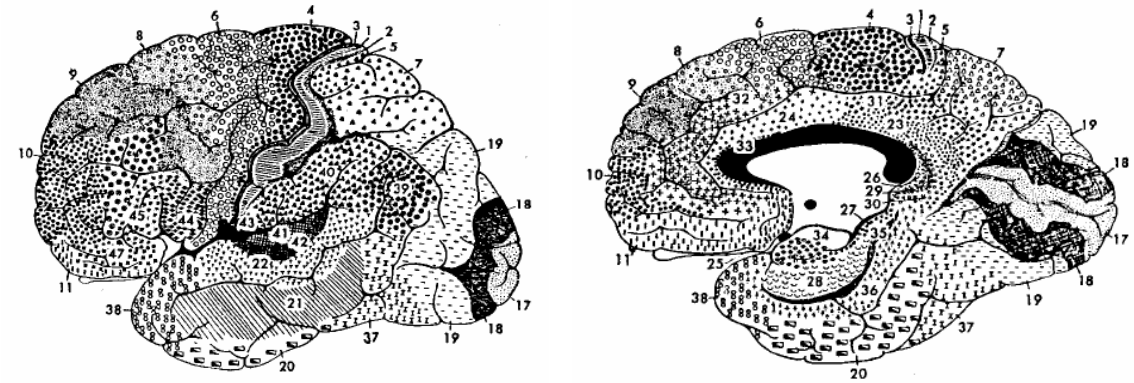
IX.1. Introduction

Les résultats de notre deuxième étude (Boulenger et al., 2006b) nous ont permis de révéler, pour la première fois, que les régions corticales motrices impliquées dans l'exécution des actions participent également au traitement des mots d'action. Plus précisément, lorsqu'une tâche verbale, portant sur des verbes d'action, et un mouvement de préhension étaient réalisés simultanément, un effet d'interférence est apparu très précocement sur le pic d'accélération du poignet, soit 180 ms après la présentation des mots. Le pic d'accélération du poignet correspondant aux premières contractions musculaires, et dépendant lui-même fortement de la préparation motrice (Glover & Dixon, 2002 ; Schmidt et al., 1979), l'étape suivante logique, dans notre quête des liens unissant langage et motricité au niveau comportemental, était d'évaluer l'influence du traitement des mots d'action, non plus seulement sur l'exécution motrice, mais aussi sur la préparation des mouvements. La préparation motrice ayant été largement étudiée à travers les études d'électrophysiologie (EEG), nous avons mis cette technique à profit afin de tester l'hypothèse d'un partage de substrats neuronaux entre les processus préparatoires du mouvement de préhension et la reconnaissance des verbes d'action. Nous avons complété ces enregistrements EEG par des enregistrements cinématiques afin d'examiner les variations potentielles, liées à ces mêmes mots, des paramètres caractéristiques de l'exécution du mouvement.

Avant d'explorer plus en détails les données de la littérature sur les corrélats neuronaux de la préparation motrice, nous allons présenter un bref aperçu des aires corticales classiquement considérées comme cruciales dans les processus de préparation et d'exécution des mouvements.

Le contrôle du mouvement volontaire, bien qu'il fasse appel à la quasi-totalité des aires du néocortex, recrute principalement le cortex moteur, divisé en deux grandes aires, l'aire 4 et l'aire 6 de Brodmann (Fulton, 1935 ; Figure 9.1). L'aire 4, que l'on qualifie aussi de *cortex moteur primaire* ou *M1*, est située dans le gyrus précentral, en avant du sillon central. L'aire 6, ou *cortex prémoteur*, qui s'étend rostralement par rapport à l'aire 4, se subdivise quant à elle en deux sous-régions distinctes : la partie latérale ou *aire prémotrice (PM)*, et la partie médiane incluant l'*aire motrice supplémentaire (AMS) et* l'*aire cingulaire antérieure (CA)*. Depuis l'époque de Sherrington et

Penfield (Leyton & Sherrington, 1917 ; Penfield & Boldrey, 1937 ; Penfield & Rasmussen, 1952), ayant démontré que, chez des primates non-humains et humains, des stimulations électriques de l'aire 4, même à très faible intensité, sont à même de produire des contractions musculaires des parties du corps controlatéral au site stimulé, le cortex moteur primaire est considéré comme l'aire de l'exécution des mouvements (Brinkman & Kuypers, 1973 ; Passingham et al., 1978, 1983). Le cortex prémoteur est pour sa part classiquement associé aux processus de préparation motrice. Ainsi, des travaux menés chez l'homme et le singe (Churchland et al., 2006 ; Crammond & Kalaska, 2000 ; Cunnington et al., 1996 ; Deiber et al., 1996 ; Kurata & Wise, 1988ab ; Richter et al., 1997 ; Weinrich & Wise, 1982 ; Weinrich et al., 1984 ; Wessel et al., 1997 ; Wheaton et al., 2005ab) suggèrent que l'aire 6 (PM, AMS et CA) joue un rôle crucial dans la planification des mouvements volontaires, et particulièrement dans l'élaboration de séquences complexes mettant en jeu la musculature distale. Toutefois, comme nous le décrirons dans la suite de cette introduction, cette distinction entre cortex moteur et prémoteur, pour l'exécution et la préparation des mouvements respectivement, ne doit pas être considérée comme absolue. Aussi les aires exécutives (M1) participent-elles également, quoique de façon moindre, aux processus moteurs de haut niveau tels que la préparation des mouvements ou encore la coordination bimanuelle.



Vue latérale Vue médiane

Figure 9.1 : ***Les aires cytoarchitectoniques du cortex cérébral chez l'homme (Brodmann, 1909).***

La préparation motrice

Comprendre les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'exécution volontaire des actions a toujours suscité un intérêt majeur dans la recherche en neurosciences. Dans la vie quotidienne, nous réalisons en effet de nombreux mouvements spontanés (i.e. déclenchés par notre seule volonté) ou en réponse à des évènements extérieurs, qui, s'ils nous paraissent anodins car tout à fait naturels,

sont en fait le résultat d'une organisation extrêmement sophistiquée. Considérons par exemple un geste aussi élémentaire que de prendre un verre d'eau : lorsque nous voyons le verre et que nous voulons le saisir pour boire, nous effectuons le bon mouvement sans avoir à réfléchir aux mécanismes, pourtant très complexes et hautement organisés, mis en jeu par notre cerveau. Or, l'exécution d'un mouvement donné résulte d'une construction élaborée, dont les mécanismes neuronaux sont activés bien avant le début du mouvement lui-même : c'est la phase de préparation ou programmation motrice, généralement définie comme « un ensemble de commandes musculaires qui sont structurées avant que la séquence motrice ne commence » (Glencross, 1977 ; Keele, 1968), et « reposant sur des mécanismes centraux permettant d'organiser au mieux la performance motrice subséquente » (Requin et al., 1991 ; Riehle, 2005). En ce qu'elle garantit un déroulement efficace de l'action planifiée, la préparation motrice constitue donc l'un des aspects les plus importants du comportement moteur.

Durant les vingt dernières années, ce processus a fait l'objet de nombreuses recherches en psychologie cognitive et en neurosciences. Pour l'essentiel, le protocole utilisé est le paradigme dit de « precueing », dans lequel deux signaux sont présentés successivement. D'abord, le signal informatif (S1) fournit une information préalable sur une ou plusieurs caractéristiques du mouvement que le sujet doit effectuer le plus rapidement possible après l'apparition, suite à un certain délai, d'un deuxième signal, le signal impératif (S2). Le délai séparant les deux signaux, appelé « période de préparation », permet alors de dissocier les processus sous-tendant la préparation et l'exécution motrices, et d'en examiner les corrélats neurophysiologiques de manière plus ou moins indépendante (Boussaoud & Wise, 1993 ; Crammond & Kalaska, 2000 ; Johnson et al., 1996 ; Kurata & Wise, 1988ab ; Weinrich & Wise, 1982 ; Weinrich et al., 1984). Dans ce paradigme, l'expérimentateur peut modifier, en fonction des informations fournies à l'avance, le degré de certitude du sujet quant à la manière de donner sa réponse, et évaluer les conséquences (i) du « precueing » sur l'état du système moteur lors de la phase préparatoire, (ii) de la qualité de la préparation motrice sur l'exécution motrice subséquente. Une quantité maximale d'informations préalables conduira à une préparation motrice optimale, et par conséquent à une réduction du temps de réaction des participants. Ainsi, un ensemble d'ajustements préparatoires va se mettre en place afin de modifier, d'affiner et d'adapter les opérations les plus précoces de l'organisation motrice en fonction des informations disponibles. Reprenons l'exemple du verre d'eau décrit précédemment : pour saisir le verre, vous réaliserez votre mouvement très différemment selon que vous connaîtrez la distance à laquelle il se trouve, sa fragilité, son poids etc. Des études menées chez l'homme et le singe ont confirmé l'efficacité de la préparation sur l'exécution motrice, en révélant une diminution nette des temps de réaction des participants lorsque le signal informatif fournissait tous les

renseignements nécessaires à la réalisation correcte du mouvement, par rapport à une condition où seule une partie des informations était disponible ; les temps de réaction les plus longs ont été observés lorsqu'aucune information préalable n'était donnée aux sujets (Larish & Frekany, 1985 ; Lépine et al., 1989 ; MacKay & Bonnet, 1990 ; Riehle & Requin, 1989, 1995 ; Vidal et al., 1991).

Dans la présente étude, nous utiliserons un paradigme de « precueing » quelque peu modifié (Castro et al., 2005 ; Kilner et al., 2004) : en effet, le mouvement de préhension à effectuer sera le même pour tous les essais, si bien que les participants disposeront de toutes les informations nécessaires à sa réalisation correcte dès le début de l'expérience. S1, considéré alors comme signal « d'alerte » plutôt qu'informatif, les avertira simplement de l'apparition imminente de S2, les invitant ainsi à se préparer de manière optimale à donner leur réponse motrice. Dans la suite, nous décrirons les résultats des études EEG et de neuro-imagerie fonctionnelle ayant examiné les corrélats neuronaux de la préparation motrice. Notre tâche étant une tâche de « precueing » modifiée, nous présenterons les résultats obtenus à la fois pour les mouvements volontaires proprement dits (i.e. « spontanés ») et les mouvements déclenchés par des stimuli extérieurs, que nous appellerons « provoqués » (en accord avec Kilner et al., 2004 et Castro et al., 2005 ayant considéré leurs mouvements comme volontaires dans une tâche de même type).

Kornhuber et Deecke (Kornhuber & Deecke, 1964, 1965 ; Deecke et al., 1969, 1976, 1980 ; Deecke & Kornhuber, 1978) ont été les premiers chercheurs à examiner les processus de préparation motrice lors de la réalisation de mouvements *spontanés* en utilisant la technique de l'EEG. Ainsi, en demandant à des participants d'exécuter des mouvements libres de flexion rapide des doigts, ils ont mis en évidence une variation négative de potentiel précédant le début du mouvement d'environ une à deux secondes. Ce potentiel négatif, baptisé « Bereitschaftpotential » (BP) ou « Readiness Potential » (RP), est principalement enregistré sur les électrodes centrale (Cz), précentrales gauche (C3) et droite (C4), et centro-pariétale (Pz), son amplitude étant maximale sur le vertex en Cz (selon la nomenclature du système « 10-20 international »). En outre, le RP est formé de deux composantes majeures (Deecke & Kornhuber, 1978 ; Deecke et al., 1987 ; Shibasaki et al., 1980 ; Tamas & Shibasaki, 1985). La composante précoce, appelée BP1, est un potentiel négatif croissant de manière lente et exponentielle, débutant environ 1 à 2 secondes avant le début du mouvement. Sa distribution sur le scalp est étendue et symétrique, et son amplitude est maximale sur Cz. La composante tardive, encore appelée BP2 ou « Negative Slope » (NS), est un potentiel négatif d'amplitude croissant plus rapidement, et débutant approximativement 500 ms avant le début du mouvement. Elle présente une distribution latéralisée, avec une amplitude maximale sur l'aire motrice controlatérale à l'effecteur utilisé pour réaliser la tâche motrice.

Parallèlement, la première description en EEG des corrélats de la préparation des mouvements *provoqués* a été proposée par Walter et collègues en 1964, dans un paradigme de « precueing ». Ainsi, la phase de préparation à un signal impératif, induite par un signal informatif, se traduit au niveau cérébral par une variation négative de potentiel appelée la « Contingent Negative Variation » (CNV, également dénommée « expectancy wave » ; Walter et al., 1964 ; Rockstroh et al., 1982). Ce potentiel négatif a initialement été observé avec un délai de préparation d'une seconde (Walter et al., 1964), et c'est en le faisant varier jusqu'à 3-4 secondes que les auteurs ont pu le décomposer en deux phases principales : la composante précoce qui serait liée à l'attention accordée au signal informatif (Rohrbaugh & Gaillard, 1983 ; Weerts & Lang, 1973), et la composante tardive qui reflèterait quant à elle la préparation optimale de la réponse motrice subséquente (Damen & Brunia, 1994 ; Gaillard, 1978 ; Loveless & Sanford, 1974). Alors que la composante précoce est généralement distribuée bilatéralement au niveau des électrodes frontales, la composante tardive présente une localisation centro-pariétale controlatérale à la main utilisée pour donner la réponse motrice.

Bien que déclenchée dans des situations expérimentales différentes, l'exécution des deux types de mouvements (volontaires et provoqués) est donc précédée d'une négativité croissante (RP et CNV), maximale sur les électrodes centrales, censée refléter les processus de préparation motrice. Au vu des similitudes existant entre les deux potentiels, certains auteurs ont postulé que la CNV dans sa phase tardive reflèterait des processus de préparation motrice semblables à ceux sous-tendant le RP (Grünewald et al., 1979 ; Rockstroh et al., 1982 ; Rohrbaugh et al., 1976 ; Rohrbaugh & Gaillard, 1983). Toutefois, cette proposition est encore loin d'être consensuelle, puisque d'autres auteurs arguent contre cette similitude des deux potentiels en suggérant que la CNV résulte d'un amalgame entre le RP et une autre négativité liée à la préparation, non motrice, liée au traitement du signal lui-même (Damen & Brunia, 1994 ; Tecce, 1972 ; Tecce & Cattanach, 1993). Nous allons à présent exposer les données privilégiant le premier point de vue ; nous évoquerons ensuite brièvement les quelques contre-arguments avancés.

Les études EEG menées chez l'homme suggèrent l'existence de sources corticales communes aux deux potentiels, notamment dans M1, l'AMS, le CA et le PM (*pour le RP* : Ball et al., 1999 ; Cui & Deecke, 1999a ; Cui et al., 1999b ; Jankelowitz & Colebatch, 2002 ; Knösche et al., 1996 ; Praamstra et al., 1996 ; Tarkka, 1994 ; *pour la CNV* : Cui et al., 2000 ; Gomez et al., 2001, 2003 ; Lee et al., 1999 ; Macar et al., 1999 ; Rockstroh et al., 1982 ; Vidal et al., 1995). Dans l'une des études EEG les plus sophistiquées à ce jour portant sur les mouvements spontanés, Ball et al. (1999) ont par exemple décrit une activité précoce de CA qui s'étendait à la portion antérieure de l'AMS (pré-AMS) dans les 2 secondes précédant le début du mouvement. Les aires motrices exécutives, à

savoir M1 et la portion postérieure de l'AMS, n'étaient activées que plus tardivement. Cette dynamique d'activation corticale a été confirmée la même année par Cui et al. (1999b). Sur le plan des mouvements *provoqués*, ces auteurs (Cui et al., 2000) ont ensuite démontré, lors de la réalisation de mouvements qualifiés de simples et complexes, une plus grande amplitude de la CNV précoce sur les électrodes correspondant à l'AMS et à CA, alors que la CNV tardive était plus ample sur les électrodes centrale (M1 bilatéral) et centro-pariétale. Par ailleurs, une différence d'amplitude du potentiel entre les tâches motrices simple et complexe a été observée sur la composante tardive uniquement, suggérant une spécification de la tâche et de la manière d'effectuer cette tâche à ce stade (« Que faire ? Quoi faire ? »). Gomez et collègues (2003) ont corroboré ces données en décrivant une contribution du cortex prémoteur à la première phase de préparation motrice. Les sources de la CNV tardive étaient quant à elles localisées dans M1, le cortex pariétal inférieur et les cortex frontaux antérieur et médian. L'ensemble de ces résultats supporte donc l'idée d'une *réelle implication des aires prémotrices (CA, AMS et PM) dans la préparation des deux types de mouvements*, et notamment lors de la phase précoce de préparation, l'activité dans M1 émergeant plutôt lors de la phase tardive.

Les études d'imagerie cérébrale (IRMf et TEP) sont venues compléter ce tableau en confirmant l'existence d'activations corticales semblables lors de la préparation des mouvements spontanés et provoqués (Boecker et al., 1994 ; Catalan et al., 1998 ; Cunnington et al., 2002, 2003 ; Deiber et al., 1996, 1999 ; Fridman et al., 2006 ; Jenkins et al., 2000 ; Lee et al., 1999 ; Nagai et al., 2004 ; Playford et al., 1993 ; Richter et al., 1997 ; Van Oostende et al., 1997 ; Weilke et al., 2001 ; Wessel et al., 1997 ; Wildgruber et al., 1997). Cunnington et al. (2003), dans une tâche où les participants devaient réaliser, *au moment où ils le désiraient*, des mouvements séquentiels des doigts, ont notamment révélé une activation de l'AMS et de CA, ainsi que des aires sensori-motrices primaires (S1 et M1) lors de la phase préparatoire des mouvements. Plus intéressant, la réponse hémodynamique dans l'AMS et CA précédait le pic d'activation observé dans M1 de 500 ms. De la même manière, Weilke et al. (2001) ont décrit une activation de l'AMS deux secondes avant celle de M1 lors de la préparation de mouvements *spontanés*, corroborant ainsi les résultats obtenus en EEG (Ball et al., 1999 ; Cui et al., 1999b). Dans une tâche de « precueing », Richter et collègues (1997) ont quant à eux rapporté une activation bilatérale de l'AMS, de PM, de M1 et de S1 lors de la phase préparatoire de mouvements *provoqués*. En outre, toutes les régions, à l'exception de l'AMS, voyaient leur activité se renforcer lors de l'exécution motrice, suggérant un rôle majoritaire de cette aire prémotrice dans les processus préparatoires proprement dits. Enfin, dans une étude récente combinant des enregistrements en EEG et en IRMf, Nagai et al. (2004) ont démontré une activation robuste de CA, de l'AMS et du thalamus lors du délai de préparation accordé aux sujets

pour réaliser une tâche motrice de temps de réaction. En outre, une corrélation entre les variations d'activité dans ces aires et les variations d'amplitude de la CNV a été mise en évidence. Au vu de leurs données, les auteurs ont donc proposé que l'aire cingulaire antérieure (dont l'activité présentait la plus forte corrélation avec l'amplitude de la CNV précoce) soit la source initiale de la CNV, l'AMS étant recrutée juste après. Le thalamus, et probablement les ganglions de la base, agiraient quant à eux comme des régulateurs secondaires de l'activité préparatoire, contribuant de ce fait indirectement à la CNV.

En résumé, le RP et la CNV semblent partager des ressources corticales communes, bien qu'une comparaison directe des deux types de mouvements ait révélé une activation de l'AMS plus forte, et plus précoce par rapport à l'activité de M1, lors de la préparation des mouvements spontanés (Cunnington et al., 2002 ; Dassonville et al., 1998 ; Deiber et al., 1999 ; Jenkins et al., 2000 ; van Oostende et al., 1997 ; Weilke et al., 2001 ; Wessel et al., 1997 ; Wiese et al., 2004). Les études d'enregistrements intra-crâniens chez les patients épileptiques dans des tâches motrices spontanées (Ikeda et al., 1992, 1995 ; Rektor et al., 1994 ; Sochurkova et al., 2006) et provoquées (Hamano et al., 1997 ; Hultin et al., 1996 ; Lamarche et al., 1995 ; Rosahl & Knight, 1995), mais aussi les études cliniques menées chez les patients parkinsoniens sont venues corroborer le rôle prépondérant de l'AMS dans la genèse des potentiels de prémouvement. Aussi les patients parkinsoniens privés de traitement dopaminergique présentent-ils une hypoactivation de l'AMS (i.e réduction du débit sanguin cérébral régional), compensée par la prise médicamenteuse (Jenkins et al., 1992 ; Playford et al., 1992 ; Rascol et al., 1992, 1994), accompagnée d'une réduction d'amplitude du RP (Dick et al., 1987, 1989 ; Shibasaki et al., 1978) et de la CNV (Oishi et al., 1995).

Deux études viennent cependant nuancer les résultats de ces études cliniques. Jahanshahi et al. (1995) ont en effet mis en évidence une hypoactivation de l'AMS uniquement lors de mouvements spontanés, et non provoqués, chez des patients parkinsoniens. A l'inverse, Ikeda et al. (1997) ont décrit une forte réduction d'amplitude, voire une absence, de la CNV chez des patients parkinsoniens atteints de troubles sévères, le RP étant cette fois produit normalement. Ces données contradictoires, ajoutées à la démonstration de l'absence de RP, mais de la présence d'une CNV, chez des patients cérébello-lésés (Ikeda et al., 1994), ont conduit ces auteurs à conclure à l'existence de mécanismes sous-corticaux distincts dans la génération des deux potentiels. Alors que la CNV reposerait sur l'intégrité des ganglions de la base, le RP impliquerait plutôt le système cérébelleux efférent (Ikeda & Shibasaki, 1995). La découverte de sources d'activation de la CNV, et non du RP, dans les aires cérébrales postérieures (Brunia & van Boxtel, 2001 ; Elbert et al., 1994 ; Gomez et al., 2001), le thalamus (Rektor et al., 2001) ou encore le lobe temporal (Lamarche et al., 1995) pourraient confirmer cette hypothèse.

En conclusion, bien que des générateurs corticaux et sous-corticaux quelque peu différents aient été mis en évidence dans certaines études, l'idée d'une similitude entre le RP et la CNV semble avoir fait son chemin. Ces deux potentiels, accompagnant la préparation des mouvements spontanés et provoqués respectivement, sont principalement sous-tendus par les mêmes aires corticales, à savoir d'abord le cortex prémoteur (CA, AMS et PM) puis le cortex moteur primaire (M1). Dans la suite de cette étude, par souci de clarté, nous considérerons ces deux potentiels comme quasi-identiques. En outre, pour éviter l'ambiguïté quant au paradigme « hybride » de « precueing » que nous avons utilisé, nous leur donnerons l'appellation de « potentiel de préparation motrice » ou PPM.

IX.2. Présentation de l'étude et hypothèses

Le but de ce travail était d'approfondir l'étude des liens unissant les systèmes corticaux du langage et de l'action en examinant l'effet de la présentation de verbes d'action et de noms concrets sur la préparation et l'exécution d'un mouvement de préhension. Dans une expérience combinant pour la première fois des enregistrements EEG et cinématiques, nous avons utilisé un paradigme modifié de « precueing » dans lequel, dès l'apparition d'un signal d'alerte (S1), des participants sains devaient se préparer mentalement à réaliser un mouvement de préhension vers un objet placé devant eux. Après un délai fixe, un signal impératif (S2) était présenté et les participants devaient exécuter leur mouvement le plus rapidement et précisément possible. Ce paradigme s'apparentait ainsi à une tâche de « Attention ! Prêt ? … Partez ! », où, comme nous l'avons mentionné précédemment, le mouvement à effectuer était le même pour tous les essais, optimisant ainsi la qualité de la préparation motrice et, par conséquent, les temps de réaction des sujets.

Afin de mesurer l'influence de la présentation des mots à la fois sur la préparation et l'exécution motrices, les verbes d'action et noms concrets étaient présentés pendant la phase préparatoire du mouvement (i.e. lors du délai de préparation entre S1 et S2). Nous attirons ici l'attention sur le fait que ces mots étaient présentés de manière subliminale (i.e. de manière trop brève pour accéder à la conscience), de telle sorte qu'ils ne soient pas pertinents pour la réalisation de la tâche. Dans notre deuxième étude en effet (Boulenger et al., 2006b), les participants devaient donner leur réponse motrice en fonction du stimulus qui leur était présenté (i.e. ils ne devaient saisir l'objet que s'ils avaient identifié la séquence de lettres comme étant un mot de la langue française). Bien que nous ayons démontré une interférence *précoce* entre les tâches verbale et motrice, suggérant une contribution des aires motrices au *traitement* des verbes d'action, et écartant l'éventualité d'un rôle

de l'imagerie motrice des actions décrites par les mots (cf. Discussion du chapitre VIII), la remarque pourrait être faite que la pertinence des stimuli dans la tâche ait pu affecter, d'une manière ou d'une autre, le comportement moteur des sujets. Dans la présente étude, nous avons donc choisi de présenter les mots de manière subliminale (50 ms) afin de ne pas influer *ouvertement* sur le comportement des sujets dans la tâche. Au contraire, l'influence des mots sur la préparation et l'exécution motrices était mesurée de manière *implicite*, à la manière des études utilisant la technique d'amorçage masqué (Dehaene et al., 1998, 2001 ; Draine & Greenwald, 1998 ; Ferrand et al. 1994 ; Forster et Davis, 1984, 1991 ; Forster, 1999 ; Greenwald et al., 1996 ; Holcomb et al. 2005 ; Kiefer & Spitzer, 2000 ; Kiefer, 2002 ; Marcel, 1983 ; Schnyer et al., 1997 ; Théoret et al., 2004). Ainsi, il est maintenant bien connu qu'un item cible, précédé d'un item amorce identique ou lié sémantiquement, même perçu inconsciemment (i.e. présenté de manière subliminale et suivi de masques de « rétroaction »), est traité plus rapidement. Dans la présente étude, nous avons tiré avantage de cette propriété de l'amorçage masqué, en évaluant l'influence d'une « amorce » verbe d'action ou nom concret, non sur le traitement d'un mot cible, mais sur le contrôle moteur de la préhension d'objet.

L'effet de la perception, même inconsciente, des verbes d'action et des noms concrets a été évalué sur :

- la préparation motrice, en mesurant l'amplitude du PPM précédant l'exécution des mouvements
- l'exécution motrice, en analysant les paramètres cinématiques du mouvement de préhension.

Notre hypothèse était que si, comme le suggèrent nos précédents résultats (Boulenger et al., 2006b) et les études d'imagerie cérébrale (Aziz-Zadeh et al., 2006 ; Buccino et al., 2005 ; Hauk et al., 2004b ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Tettamanti et al., 2005), le traitement des verbes d'action recrute réellement les aires corticales prémotrices et motrices de préparation et d'exécution des actions, la perception d'un verbe d'action (en regard d'un nom concret), pendant la phase de préparation d'un mouvement, devrait réduire la qualité de cette préparation motrice et conduire à une interférence sur le PPM. La préparation motrice conditionnant la réalisation optimale des mouvements, cette interférence devrait ensuite se répercuter sur les paramètres cinématiques de l'exécution motrice.

IX.3. Matériel et méthodes

IX.3.1. Participants

Vingt-cinq volontaires âgés de 19 à 50 ans (âge moyen = 27.5 ans) ont participé à l'expérience. Tous étaient de langue maternelle française et avaient une vision normale ou corrigée. Tous étaient droitiers (scores compris entre 0.75 et 1 au test de latéralité manuelle d'Edimbourg, Oldfield, 1971).

IX.3.2. Stimuli

Cent quarante mots (70 verbes et 70 noms) ont été sélectionnés dans la base de données lexicale française « Lexique » (New et al., 2001). Les verbes, utilisés sous leur forme infinitive, désignaient des actions effectuées par le bras ou la main, alors que les noms, utilisés au singulier, se référaient à des entités concrètes mais non manipulables (Annexe 4 pour la liste complète des stimuli ; certains mots avaient déjà été utilisés dans l'Etude 2). Les mots pouvant être utilisés à la fois comme noms et verbes dans la langue française ont été exclus de la sélection. Les stimuli étaient appariés un à un sur plusieurs variables lexicales pertinentes, telles que la fréquence d'occurrence, les nombres de lettres et de syllabes et la fréquence des bigrammes et des trigrammes (Tableau 9.1). L'AdA de la forme verbale des mots a été évalué par 15 volontaires selon la procédure de Gilhooly et Logie (1980) sur une échelle en sept points (où 1 = [0-2 ans] et 7 = [au-delà de 13 ans]). L'imageabilité des mots a également été estimée sur une échelle en sept points (où 0 = impossible de générer une image mentale, et 6 = très facile de générer une image mentale) par 15 autres sujets. Ces deux variables ne différaient pas significativement entre les deux catégories de mots.

	NOMS	VERBES	ANOVA (par items)
FQ	10.53	10.4	[F(1,138) = .0006 ; p = ns]
LETT	6.57	6.57	*****
SYLL	2.11	2.24	[F(1,138) = 1.737 ; p = ns]
BIGR	4109	4676	[F(1,138) = 1.842 ; p = ns]
TRIG	505	571	[F(1,138) = .5321 ; p = ns]
AdA	4.38	4.11	[F(1,138) = 1.556 ; p = ns]
IMAG	4.48	4.22	[F(1,138) = 3.196 ; p = ns]

Tableau 9.1 : Valeurs moyennes de fréquence d'occurrence (FQ), du nombre de lettres (LETT) et de syllabes (SYLL), de fréquence des bigrammes (BIGR) et des trigrammes (TRIG), d'AdA et d'imageabilité (IMAG) pour les 70 noms concrets et 70 verbes d'action. Les résultats des ANOVAs sont reportés dans la dernière colonne du tableau.

Un total de 140 non-mots (2*70 ; séquences de consonnes imprononçables n'ayant aucun sens dans la langue française) ont été construits, constituant la condition contrôle de cette expérience. Ces non-mots étaient appariés aux mots sur le nombre de lettres ainsi que, autant que possible, sur la forme visuelle (ex : mot = semer ; non-mot = szmfr). Pour un premier groupe de sujets, 70 non-mots étaient appariés à un premier sous-ensemble de 70 mots (35 verbes et 35 noms), alors que pour un second groupe, les 70 autres non-mots étaient appariés à un deuxième sous-ensemble de 70 mots (35 verbes et 35 noms). Les trois conditions (verbes d'action, noms concrets et non-mots) contenaient donc le même nombre d'items, facilitant ainsi les comparaisons statistiques.

Tous les items étaient écrits en lettres minuscules, à l'encre blanche sur fond noir, dans la police Book Antiqua, de taille 80 points.

IX.3.3. Procédure

Le script de l'expérience a été réalisé grâce au logiciel E-Prime 1.1 (Psychology Software Tools, Inc, 2002), et l'expérience elle-même était présentée à partir d'un PC. L'expérience se déroulait dans une salle d'expérimentation, dans laquelle l'expérimentateur restait avec les participants pendant toute la durée des tests. La luminosité de la salle et celle de l'écran ont été maintenues constantes sur l'ensemble des sujets.

Au début de chaque essai, les participants devaient adopter une position de départ consistant à joindre le pouce et l'index de la main droite sur un point de départ (i.e. fibre optique, située à 10 cm de leur torse), tout en regardant un écran d'ordinateur placé devant eux à une distance de 55 cm. Dès l'apparition d'une croix de fixation au centre de l'écran pendant 500 ms (signal de préparation, S1), les participants avaient pour consigne de se préparer mentalement à quitter la position de départ pour effectuer un mouvement de préhension vers un objet (pince de précision) le plus rapidement possible. Cet objet était un parallélépipède (L = 30 mm ; l = 15 mm) collé sur l'écran, que les sujets devaient saisir dans le sens de la longueur, et sur lequel nous avions déposé une petite bille. La présence de la bille les contraignait ainsi à réaliser un mouvement précis. Après la présentation de deux masques constitués de symboles identiques et non verbaux (# et $), chacun pendant 100 ms, une séquence de lettres, qui était soit un mot (verbe d'action ou nom concret) soit un non-mot, apparaissait de façon subliminale pendant 50 ms. Deux masques identiques aux précédents étaient ensuite présentés à nouveau pendant 100 ms chacun. Les participants étaient simplement informés, au début de l'expérience, qu'ils devraient, pour maintenir leur attention, regarder attentivement ces stimuli (la nature des stimuli ne leur était pas communiquée). Enfin, dès l'apparition d'un symbole

(disque blanc) sur l'écran (signal de départ, S2) - distant de 450 ms de la fin de la présentation de S1 - les participants devaient initier leur mouvement de préhension vers l'objet le plus rapidement et précisément possible (Figure 9.2 pour une illustration de la séquence temporelle des stimuli). Le signal de départ restait inscrit à l'écran 1 s, soit jusqu'à ce que les participants aient saisi l'objet cible. L'essai suivant était déclenché par l'expérimentateur une fois que les sujets étaient correctement placés en position de départ. De cette manière, chaque participant pouvait bénéficier d'une pause à tout moment de l'expérience s'il le désirait. Il était en outre demandé aux sujets d'éviter de cligner des yeux pendant la période de préparation du mouvement (i.e. pendant le délai [S1-S2]). Chaque séquence de lettres n'était présentée qu'une seule fois au cours de l'expérience, et la présentation des stimuli était randomisée entre les sujets. Une phase d'entraînement composée de 10 essais (5 mots et 5 non-mots différents des stimuli expérimentaux) précédait la phase expérimentale. A la fin de l'expérience, afin de déterminer si les participants avaient identifié les mots présentés, ou perçu des lettres, l'expérimentateur leur demandait, sans les influencer, ce qu'ils se rappelaient avoir vu comme stimuli pendant la période de préparation.

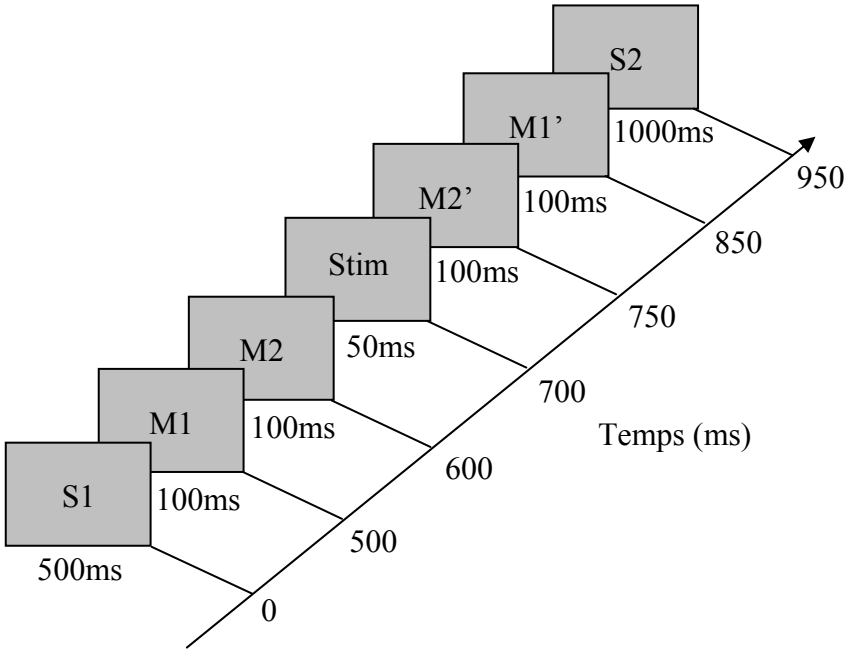


Figure 9.2 : ***Séquence temporelle des stimuli***. Les stimuli sont représentés par les rectangles gris. S1 = Signal de préparation (croix de fixation) ; M1 = masque 1 (########) ; M2 = masque 2 ($$$$$$$$) ; Stim = séquence de lettres (mot ou non-mot) ; M1' et M2'sont les mêmes masques que M1 et M2 ; S2 = Signal de départ (disque blanc). Les nombres reportés sous chaque rectangle indiquent la durée de présentation des stimuli. L'axe oblique à droite illustre la séquence temporelle des stimuli (les valeurs de temps sur cet axe correspondent aux temps de début de présentation de chaque stimulus).

IX.3.4. Enregistrements et analyses EEG

IX.3.4.1. Introduction générale à l'EEG

L'enregistrement EEG consiste à capter les potentiels électriques de surface du cerveau au moyen d'électrodes (voies d'enregistrement), placées sur le scalp et reliées à des amplificateurs. Chaque amplificateur, permettant d'amplifier le signal de l'ordre du µV à l'origine, enregistre la différence de potentiel entre une électrode donnée et l'électrode définie comme référentielle. En effet, un potentiel ne se mesure pas de manière directe, mais forcément par une différence de potentiel entre un point donné et un point de référence. L'électrode de référence idéale aurait la valeur de potentiel du scalp, et serait insensible aux générateurs de courant intracérébraux ; mais cette référence idéale n'existe pas. La technique la plus couramment utilisée aujourd'hui est donc celle de la référence moyenne : le potentiel moyen de tout le scalp est calculé (valeur moyenne de toutes les électrodes) et soustrait à la valeur de chaque voie d'enregistrement.

Deux types d'enregistrements par électrodes sont utilisés en recherche (électrodes en étain, argent ou or posées sur un bonnet, et électrodes imbibées d'eau salée reliées par un filet élastique). Dans notre étude, nous avons utilisé le premier type d'équipement, à savoir des électrodes en argent. Ces électrodes, circulaires et creuses, sont fixées dans un bonnet qui est enfilé sur la tête du sujet. Chaque puits au centre d'une électrode est ensuite rempli de gel conducteur et abrasif (mélange à haute teneur en sels alcalins K^+, Na^+ et Cl^-). Les électrodes sont réparties sur le bonnet de façon standardisée, selon le modèle « 10-20 international » : 19 électrodes sont placées à des distances fixes de certains repères osseux (nasion, inion et repères préauriculaires droit et gauche ; Figure 9.3.a), puis les autres électrodes sont interposées entre celles-ci jusqu'à atteindre un total de 32, 64 ou 128 électrodes selon les équipements (Figure 9.3.b). Dans notre étude, l'équipement comportait 32 électrodes. Une fois le bonnet posé sur le scalp du sujet, les impédances des électrodes sont contrôlées, et l'expérience peut généralement commencer si toutes les valeurs d'impédance sont homogènes et inférieures à 20 kΩ. Deux électrodes supra- et infra-orbitales peuvent être ajoutées : elles permettent d'enregistrer les clignements oculaires du sujet tout au long de l'expérience.

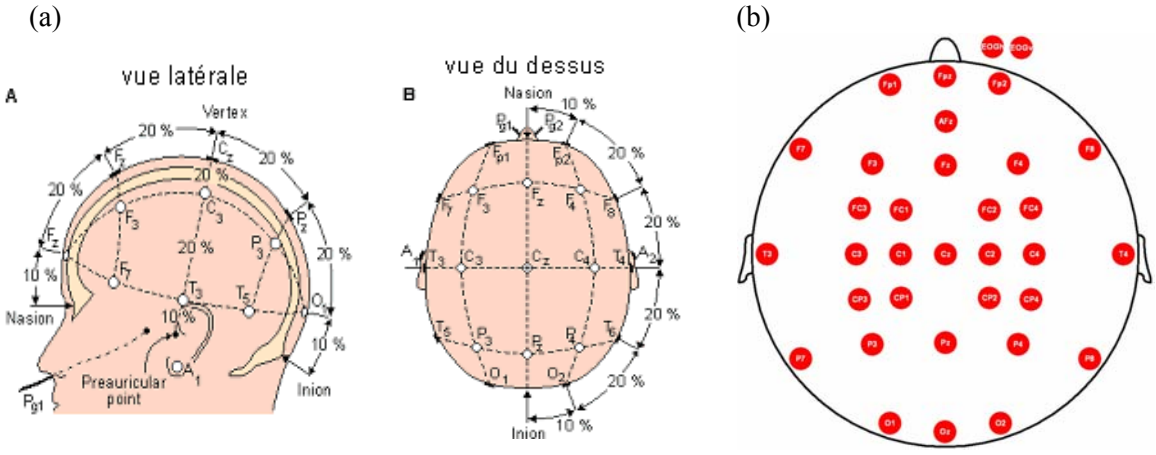


Figure 9.3 : **(a)** Répartition des 19 électrodes standard selon le système « 10-20 international ». **(b)** Position des 32 électrodes d'enregistrement placées sur le bonnet utilisé dans notre étude. EOGh et EOGv indique les électrodes enregistrant les mouvements oculaires.

Un enregistrement continu des potentiels de toutes les voies est réalisé tout au long de l'expérience grâce à un ordinateur. L'ordinateur reçoit différents types d'informations, tels que la nature et le temps d'apparition de chaque stimulation reçue par le sujet. Les stimuli sont indiqués sur le signal grâce à des « triggers » de stimulation. A la fin de la phase d'acquisition des données, l'expérimentateur dispose donc du signal EEG continu du sujet, sur lequel apparaissent les stimulations et réponses éventuelles des sujets. Une succession de traitements effectués sur ce signal permet ensuite d'obtenir des potentiels évoqués. Un potentiel évoqué (PE ; « Event-Related Potential » ou ERP en anglais) est une modification de l'activité électrique intracérébrale basale provoquée par la survenue d'un stimulus interne ou externe. L'étude des PE en recherche fondamentale consiste généralement à comparer les activations électriques induites par deux ou plusieurs types de stimulations. Au cours de l'acquisition EEG, les stimulations reçues par le sujet apparaissent dans un ordre aléatoire afin d'éviter tout effet d'habituation. Par ailleurs, chaque type de stimulation est envoyé en grand nombre : les modifications du tracé consécutives à un stimulus donné sont en effet trop infimes pour être visibles à l'œil nu et sont « noyées » dans le bruit neuronal spontané. Seule la répétition, à de nombreuses reprises, du même stimulus ou de la même catégorie de stimuli peut faire émerger le phénomène : les modifications de l'activité survenant dans une étroite période de temps à la suite d'un stimulus donné sont moyennées pour augmenter le rapport signal/bruit. On obtient ainsi un tracé moyenné par type de stimulation et par sujet. Dans la majorité des études, un groupe de sujets passe la même expérience, et les résultats obtenus sont moyennés sur tous les sujets afin de s'affranchir de la variabilité inter-individuelle. On obtient alors un tracé moyenné entre les différents essais et les différents sujets, pour une condition donnée. Les

différentes conditions de l'expérience peuvent être comparées à l'aide de tests statistiques réalisés sur le signal.

IX.3.4.2 Procédure d'enregistrement dans notre étude

Pendant toute la durée de passation de l'expérience, les participants portaient un bonnet élastique (ECI Electro-Cap, Electro-Cap International, Inc., USA), adapté à leur tour de tête, et sur lequel étaient placées 32 électrodes à chlorure d'argent (Ag/AgCl). L'électrode de référence choisie était l'électrode Fp2. Les électro-oculogrammes horizontaux et verticaux (EOGh et EOGv respectivement) étaient enregistrés à partir d'électrodes bipolaires placées sur les muscles latéraux et inférieurs de l'œil gauche respectivement. Les signaux EEG et EOG ont été échantillonnés à une fréquence de 500 Hz, et filtrés en ligne grâce à un filtre passe-bande de [10-1000] Hz, permettant d'atténuer les effets de l'activité musculaire globale résiduelle. Les impédances des électrodes ont été maintenues tout au long de l'enregistrement à des valeurs inférieures à 10 kΩ.

Les données EEG ont été traitées grâce au logiciel Analyzer de BrainVision (BrainAmp MR, Brain Products GmbH). Les enregistrements continus ont d'abord été filtrés « off-line » avec un filtre passe-bande de [0.05-40 Hz] (24 dB/oct, et filtre Notch à 50 Hz), le filtre à 40 Hz permettant d'ôter le signal produit par le courant alternatif (50 Hz). Les enregistrements ont ensuite été re-référencés selon une référence moyenne incluant toutes les électrodes, y compris Fp2. Un rejet d'artéfacts semi-automatique a été réalisé en éliminant tous les essais dont le voltage excédait ±150 µV. Les artéfacts oculaires ainsi que toutes les portions bruitées du signal (suite à un mouvement du sujet, une contraction de la mâchoire, un froncement de sourcils etc.) ont été retirés du signal. Une segmentation du signal continu a ensuite été réalisée dans la fenêtre temporelle [-700 ; 800] ms autour du « trigger » de stimulation S2 (signal de départ). Ce stimulus constituait donc le temps 0, et les séquences de lettres (mots ou non-mots) étaient présentées dans l'intervalle de temps [-250 – -200 ms]. Une correction de la ligne de base effectuée dans une fenêtre de 150 ms précédant la présentation du premier masque a été appliquée à chaque segment. Les segments ont ensuite été moyennés pour chaque participant en fonction des trois conditions (verbes d'action, noms concrets et non-mots), et les « grandes moyennes » ont été calculées à partir des tracés de potentiels évoqués individuels.

IX.3.5. Enregistrements et analyses cinématiques

Les mouvements de préhension ont été enregistrés avec le même dispositif, et analysés avec le même logiciel (Optodisp), que dans l'étude 2 de cette thèse (sections VIII.3.4. et VIII.3.5. du précédent chapitre).

Les paramètres cinématiques ont été examinés pour chaque mouvement individuel et pour chaque participant. Nous avons analysé :

- le temps de réaction (ms ; temps écoulé entre la présentation de S2 et le début du mouvement)
- le temps de mouvement (ms ; temps écoulé entre le début du mouvement et la saisie de l'objet)
- la latence (ms) et l'amplitude (mm/s^2) des pics d'accélération et de décélération du poignet
- la latence (ms) et l'amplitude (mm/s) du pic de vitesse du poignet
- la latence (ms) et l'amplitude (mm) du pic de pince
- la latence (ms) et l'amplitude (mm/s) du pic de vitesse d'ouverture de pince

IX.3.6. Analyses statistiques

IX.3.6.1. EEG

Les analyses statistiques ont été réalisées sur deux régions d'intérêt : la région centrale, pour laquelle les électrodes Cz, C1, C2, FC1 et FC2 étaient regroupées, était définie comme la région correspondant aux corrélats neuronaux de la préparation motrice (Figure 9.4.a). La région occipitale, comptant Oz, O1 et O2, a permis d'examiner, bien que ce ne soit pas le but premier de cette étude, les variations potentielles d'activité électrique liée au traitement des noms (en accord avec Pulvermüller et al., 1999bc). Le temps 0 correspondait au moment de début de présentation du signal de départ (S2) : les valeurs de temps dans les fenêtres temporelles sont donc définies par rapport à ce point 0 (Figure 9.4.b).

Les fenêtres temporelles de différences significatives entre les conditions ont été estimées, pour chaque échantillon et pour tous les sujets, à l'aide de tests *t* en séries appariées pour les différents contrastes d'intérêt (i.e. verbes d'action vs. noms concrets, verbes d'action vs. non-mots et noms

concrets vs. non-mots). Les différences instables (valeur de p inférieure ou égale à .05 durant moins de 30 ms, soit durant moins de 15 échantillons successifs) n'ont pas été prises en compte. Pour chaque fenêtre temporelle révélant des différences significatives entre deux conditions, des ANOVAs en mesures répétées à trois facteurs ont été réalisées sur la moyenne des échantillons et pour tous les sujets, afin de comparer les trois conditions de l'étude (verbes d'action, noms concrets et non-mots). Lorsqu'une différence significative entre ces conditions était obtenue, des tests post-hoc de Newman-Keuls ont permis de dissocier les effets de chaque catégorie de stimulus sur les potentiels évoqués.

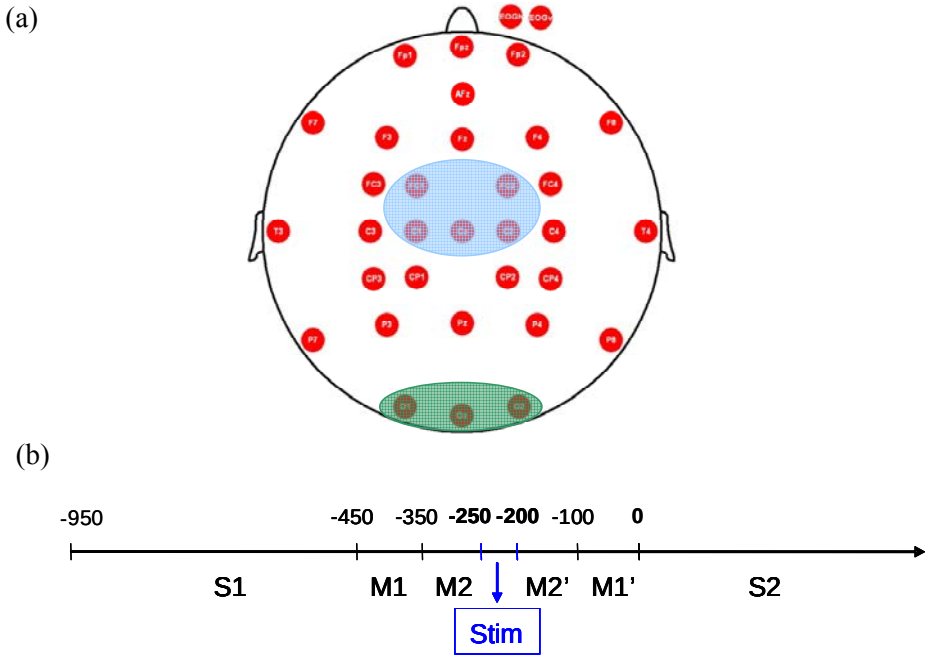


Figure 9.4 : ***(a) Les régions d'intérêt.*** La région centrale (en bleu) inclut les électrodes Cz, C1, C2, FC1 et FC2. La région occipitale (en vert) comprend les électrodes Oz, O1 et O2. ***(b) Décours temporel des stimuli*** après la segmentation autour du stimulus S2. Les abréviations sont identiques à celles utilisées dans la Figure 9.2. Les tracés EEG ont été analysés dans la fenêtre temporelle [-700 – 800 ms].

IX.3.6.2. Cinématique

Tous les paramètres cinématiques ont été déterminés pour chaque essai et moyennés sur tous les participants en fonction de la catégorie des stimuli (verbes d'action, noms concrets ou non-mots). Les essais dans lesquels les participants ont anticipé l'exécution du mouvement (début du mouvement avant l'apparition du signal de départ) ont été rejetés des analyses.

De la même manière qu'en EEG, les différents paramètres cinématiques ont été comparés entre les trois conditions grâce à des ANOVAs en mesures répétées, puis à des tests post-hoc de Newman-Keuls.

IX.4. Résultats

Cinq participants ont été exclus des analyses EEG et cinématiques. Les quatre premiers participants présentaient une courbe d'apprentissage lors de l'exécution du mouvement, à savoir une amélioration des performances au fil des essais (étude du profil des performances basé sur les valeurs d'amplitude du pic d'accélération du poignet). Le cinquième montrait quant à lui une activité électrique trop bruitée. Deux sujets ont été additionnellement exclus des analyses cinématiques, leur pourcentage d'essais rejetés (i.e. anticipation des mouvements) étant trop important (78% et 42 %). Il faut noter que ces sujets n'ont pas été rejetés des analyses EEG portant sur la préparation motrice : une anticipation des mouvements reflète en effet une préparation motrice de bonne qualité. Au final, les résultats EEG et cinématiques sont donc présentés pour 20 et 18 participants respectivement.

Sept sujets parmi les 20 et 18 restants ont rapporté avoir identifié, ou cru identifié, des lettres, voire des mots, parmi les stimuli présentés lors du délai de préparation. Ces participants n'ont pas été exclus des analyses dans la mesure où il leur était bien spécifié de prêter attention aux stimuli.

IX.4.1. Influence du traitement des mots sur le PPM : EEG

Pour rappel, le temps 0 de l'axe temporel représente de début de la présentation du signal de départ S2, et les séquences de lettres étaient présentées durant l'intervalle de temps [-250 – -200 ms].

Sur la région centrale, les tests *t* en séries appariées ont révélé des différences significatives entre les conditions « verbes d'action » et « noms concrets » dans les fenêtres temporelles [-170 – -130 ms], [2 – 38 ms] et [260 – 434 ms]. Des différences significatives entre noms et non-mots ont été observées dans la fenêtre [176 – 206 ms]. Aucune différence n'est apparue entre verbes et non-mots. Sur la région occipitale, une différence significative pour les contrastes (noms vs. verbes) et (noms vs. non-mots) a été mise en évidence dans l'intervalle de temps [-180 ms – -100 ms].

Dans la suite, nous présenterons d'abord les résultats des ANOVAs en mesures répétées réalisées pour les fenêtres temporelles cibles dans la région centrale. Nous décrirons ensuite les résultats obtenus pour la région occipitale.

- *Région centrale*

Le tracé EEG moyen obtenu sur la région centrale est reporté sur la Figure 9.5.a. Comme illustré, la préparation du mouvement de préhension a conduit à l'émergence d'un PPM, potentiel négatif d'amplitude croissante, sur les électrodes centrales. En outre, conformément à notre prédiction, l'amplitude de ce potentiel était réduite dans la condition « verbes d'action » comparés aux noms concrets et aux non-mots. Il faut toutefois noter que le tracé correspondant à la condition « non-mots », censée constituer la condition contrôle et par conséquent n'exercer aucune influence particulière sur le PPM, se situe « à mi-chemin » entre les tracés obtenus pour les deux catégories de mots. Ce résultat suggère donc que les non-mots choisis dans notre paradigme ne constituent probablement pas des stimuli contrôles adaptés. Le fait que ces séquences de consonnes possèdent une forte similarité visuelle avec les mots pourrait en partie rendre compte des données. Ainsi, la présentation subliminale de séquences ressemblant plus ou moins fortement à des mots aurait pu activer partiellement les représentations neuronales de ces mots, conduisant à un effet non attendu sur le PPM (voir Jacobs & Grainger, 1994 pour un modèle de la reconnaissance des mots). Pour cette raison, bien que nous présenterons les résultats des analyses statistiques réalisées sur les trois conditions de l'expérience, les données concernant les non-mots ne seront pas discutées.

Alors qu'une différence significative entre noms et verbes est apparue lors du test *t* dans l'intervalle [-170 – -130 ms], la différence entre les trois conditions pour cette même fenêtre n'était pas significative ($p = .06$). Toutefois, l'analyse en mesures répétées sur une fenêtre plus étroite de 10 ms, soit [-170 ms – -140 ms], a confirmé les résultats du test *t* ([$F(2,38) = 3.25$; $p = .0497$]). Plus précisément, l'analyse post-hoc a permis de montrer que l'amplitude moyenne du PPM était significativement plus faible (i.e. potentiel moins négatif) lorsque des verbes d'action étaient présentés durant cet intervalle de temps par rapport aux noms concrets (-.69 μV vs. -1.14 μV respectivement ; $p = .0446$). Aucune différence n'est apparue entre les verbes, ou les noms, et les non-mots (-.83 μV).

L'ANOVA réalisée dans la fenêtre temporelle [2 – 38 ms] a ensuite révélé une différence significative entre les trois conditions testées ([$F(2,38) = 4.258$; $p = .0214$]). Ainsi, le traitement des verbes d'action était suivi, 252 à 288 ms après leur présentation, d'une réduction significative de l'amplitude moyenne du PPM dans cette fenêtre (-.92) par rapport à la présentation des noms (-1.36 μV ; $p = .0220$) et des non-mots (-1.25 μV ; $p = .0389$). Les tracés obtenus pour les noms et les non-mots ne divergeaient pas significativement.

Enfin, les tracés étaient significativement différents entre les trois conditions entre 176 et 206 ms ([F (2,38) = 3.42 ; p = .0431]), et 260 et 434 ms post-stimulus ([F (2,38) = 4.533 ; p = .0172]). Premièrement, l'amplitude du PPM était plus élevée (i.e. potentiel plus négatif) dans la condition « noms » (-2.68 μV) vs. « non-mots » (-2.17 μV ; p = .0374) pour la fenêtre [176 – 206 ms], alors qu'aucune différence n'était observée entre les noms et les verbes (-2.52 μV), ni entre les verbes et les non-mots. Deuxièmement, dans l'intervalle [260 – 434 ms], l'amplitude moyenne était plus faible (i.e. potentiel moins négatif) lors de la présentation des verbes (-3.25 μV) par rapport aux noms (-3.87 μV). Ces tracés ne différaient pas de celui obtenu pour les non-mots (-3.54 μV). Il faut ici noter que les différences dans ces deux fenêtres temporelles sont à considérer avec précaution puisqu'elles ont été mises en évidence durant la réalisation du mouvement (début du mouvement 123 ms en moyenne après S2). Les variations d'amplitude moyenne du PPM en fonction de la catégorie des stimuli présentés et de la fenêtre temporelle sont présentées sur la figure 9.5.b.

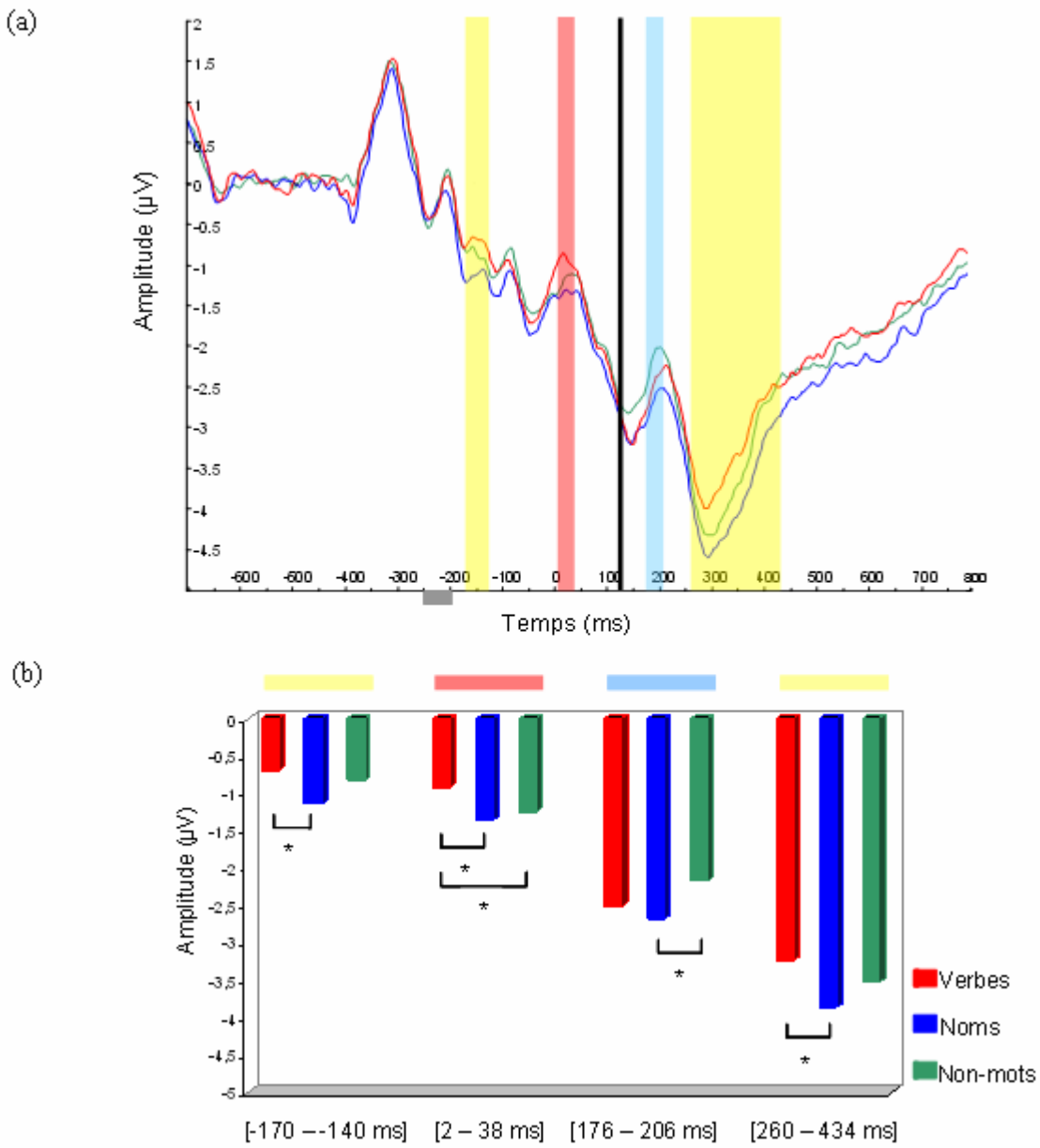


Figure 9.5 : ***(a) Tracé moyen du PPM sur la région centrale.*** Les données sont présentées pour les verbes d'action (en rouge), les noms concrets (en bleu) et les non-mots (en vert). Les barres verticales de couleur indiquent les fenêtres temporelles dans lesquelles des différences significatives ont été observées entre les verbes et les noms (en jaune, [-170 – -140 ms] et [260 – 434 ms]), les verbes et les noms et non-mots (en rose, [2 – 38 ms]) et les noms et les non-mots (en bleu, [176 – 206 ms]). La présentation des séquences de lettres est indiquée par le rectangle coloré en gris ([-250 – -200 ms]) et le début du mouvement par le trait vertical noir (~123 ms). ***(b) Amplitude moyenne du PPM (en µV) sur la région centrale*** dans les trois conditions pour les fenêtres temporelles d'intérêt (représentées par les barres horizontales de même couleur qu'en (a)). Les différences significatives entre les conditions dans les tests post-hoc de Newman-Keuls sont indiquées par (*).

Pour résumer, dans plusieurs fenêtres temporelles, le PPM était moins négatif lorsque des verbes d'action étaient présentés de manière subliminale durant la phase préparatoire du mouvement, comparés aux noms concrets. Cet effet débutait précocement, soit 80 à 120 ms après le début de la présentation des mots, et était maximal environ 250 à 290 ms post-stimulus, mais aussi lors de la phase précoce de réalisation du mouvement. Le tracé de la condition « verbes » ne différait de celui

de la condition « non-mots » que dans un seul intervalle de temps (250 à 290 post-stimulus). Ces données semblent donc conforter notre hypothèse quant à une influence, en termes d'interférence, du traitement des verbes d'action sur la préparation *simultanée* d'un mouvement de préhension.

- *Région occipitale*

Le tracé EEG moyen obtenu sur la région occipitale est illustré sur la Figure 9.6. L'ANOVA réalisée sur la fenêtre temporelle [-180 ms – -100 ms] a révélé une différence significative entre les trois conditions ([F (2,38) = 6.481 ; p = .0029]). Le test post-hoc a permis de préciser que le tracé EEG obtenu dans la condition « noms » différait des tracés correspondant aux deux autres catégories : ainsi, 70 à 150 ms après le début de la présentation des stimuli, l'amplitude du potentiel était significativement moins négative (ou plus positive) pour les noms (-2.85 µV) en regard des verbes (-3.59 µV ; p = .0042) et des non-mots (-3.48 µV ; p = .0059). Aucune différence n'a été mise en évidence entre les verbes d'action et les non-mots sur cette région.

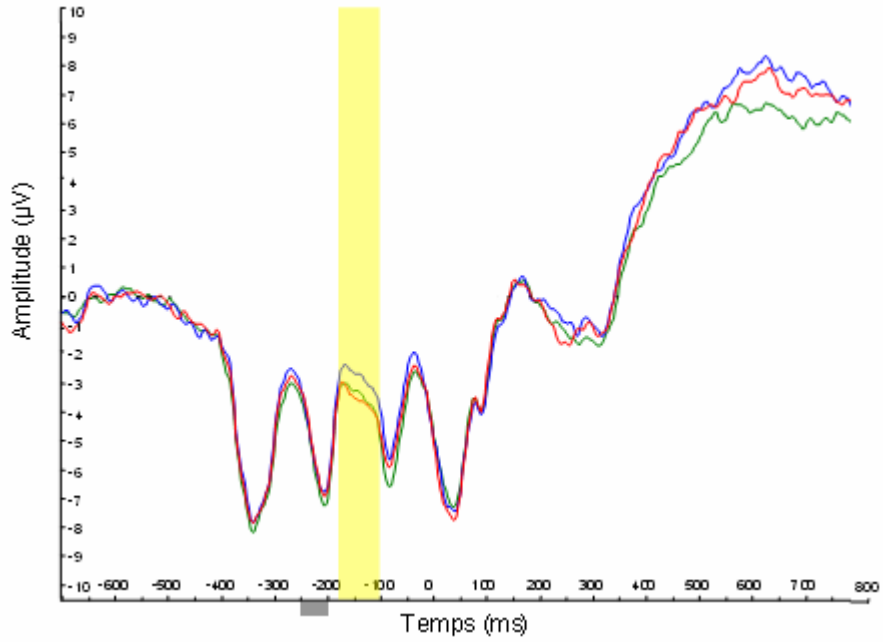


Figure 9.6 : ***Tracé moyen du potentiel électrique dans la région occipitale.*** Les données, moyennées sur les électrodes Oz, O1 et O2, sont présentées pour les verbes d'action (en rouge), les noms concrets (en bleu) et les non-mots (en vert). La barre verticale de couleur jaune indique la fenêtre temporelle [-180 – -100 ms] dans laquelle une différence significative est apparue entre les noms et les verbes et non-mots. La présentation des séquences de lettres est indiquée par le rectangle coloré en gris ([-250 – -200 ms]).

IX.4.2. Influence du traitement des mots sur l'exécution motrice : Cinématique

Au total, 34.27 % des essais ont été exclus des analyses (11.51 % pour les noms, 11.42 % pour les verbes et 11.34 % pour les non-mots ; différence non significative).

Les analyses ont d'abord montré des temps de réaction très courts (moyenne = 123 ms), quelle que soit la condition, indiquant que les sujets se préparaient efficacement à réaliser les mouvements. Ainsi, par comparaison, les temps de réaction moyens des participants dans l'Expérience 2 de notre deuxième étude (section VIII.4.3), où aucune consigne explicite de préparation ne leur était donnée, étaient de 393 ms.

Les analyses des paramètres cinématiques ont ensuite révélé un effet significatif de la catégorie des stimuli sur l'amplitude du pic d'accélération du poignet ([F (2, 32) = 4.214 ; p = .0232]). Une analyse post-hoc a permis de préciser la nature de cet effet : l'amplitude du pic d'accélération était significativement plus élevée lorsque des noms concrets étaient présentés lors de la phase de préparation du mouvement (8258 mm/s^2 ±4597), par comparaison avec les verbes d'action (8059 mm/s^2 ±4333 ; p = .0360) et les non-mots (8099 mm/s^2 ±4331 ; p = .0252). Aucune différence significative n'est apparue entre les verbes d'action et les non-mots (Tableau 9.2). La Figure 9.7 illustre les profils d'accélération du poignet, normalisés entre 0 et 100 % du temps, et moyennés sur tous les items et participants[16], ainsi que l'amplitude de ce paramètre pour les trois conditions de l'expérience.

Conformément aux résultats EEG et à l'Expérience 1 de notre deuxième étude (Boulenger et al., 2006b), des valeurs d'amplitude plus faibles pour le pic d'accélération du poignet indiquent que la perception subliminale des verbes d'action lors de la préparation motrice, en regard des noms concrets, a interféré avec l'exécution subséquente du mouvement. Là encore, l'absence de différence entre les verbes et les non-mots, mais une différence significative entre les noms et les non-mots sur ce paramètre cinématique, suggèrent que la condition contrôle ne soit pas réellement adaptée à ce paradigme.

[16] La même remarque que dans notre deuxième étude s'applique ici : en moyennant les profils de mouvements, des valeurs de latence et d'amplitude du pic quelque peu différentes sont obtenues par rapport aux valeurs présentées dans le tableau 9.2 (Annexe 3.B).

(a) (b)

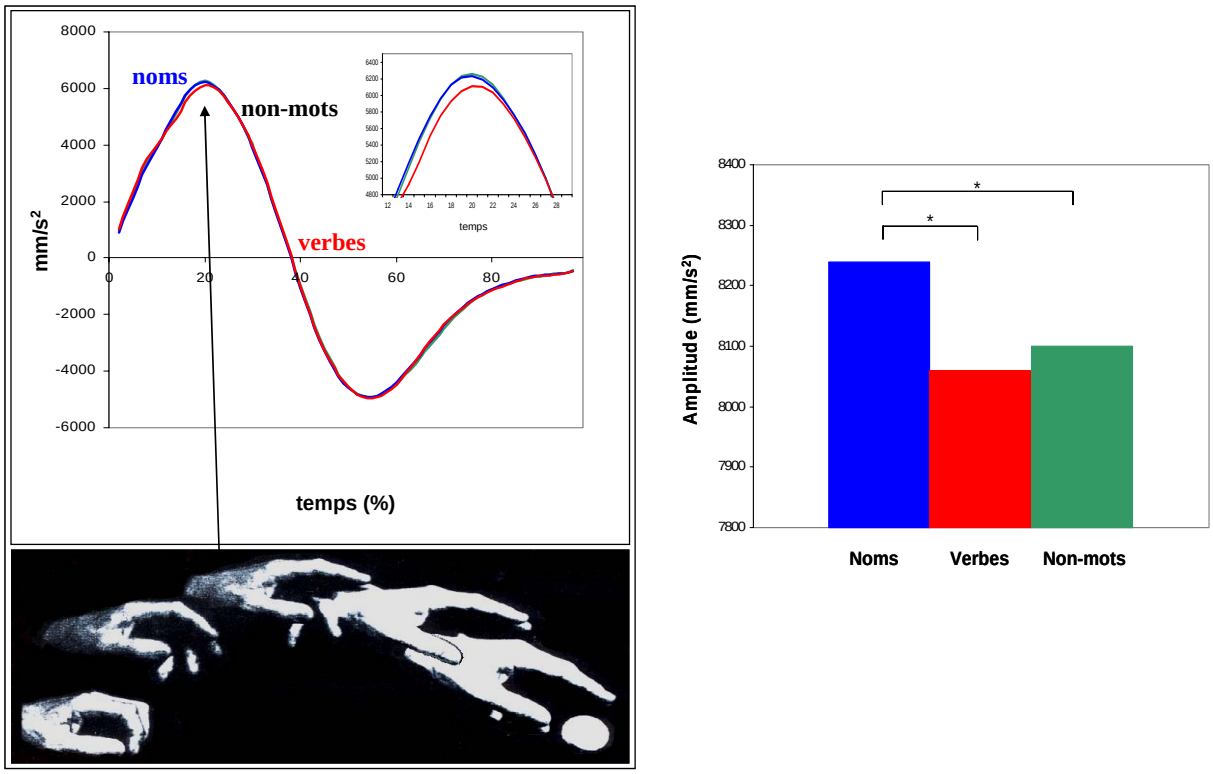


Figure 9.7 : ***(a) Profils d'accélération du poignet*** (normalisés entre 0 et 100% du temps) moyennés pour les 18 participants de l'expérience, lorsque des verbes d'action (rouge), des noms concrets (bleu) et des non-mots (vert) étaient présentés de manière subliminale lors de la phase de préparation du mouvement de préhension. En normalisant les données, l'information temporelle réelle est perdue. Une unité de temps sur la figure correspond approximativement à 10 ms. Un zoom sur le pic d'accélération est présenté dans l'encadré en haut à droite de la figure. ***(b) Amplitude du pic d'accélération du poignet*** en fonction des trois conditions de l'expérience. (*) indique une différence significative entre les conditionq.

Il faut enfin noter que les différences d'amplitude des pics de vitesse et de décélération du poignet entre les trois conditions approchaient du seuil de significativité ($p = .056$ et $p = .065$ respectivement), le pattern de résultats étant proche de celui obtenu pour le pic d'accélération (i.e. amplitude tendant à être plus élevée pour les noms concrets comparés aux verbes d'action et aux non-mots). Aucune différence significative entre les conditions concernant les autres paramètres cinématiques mesurés n'a été mise en évidence (Tableau 9.2).

	Pic d'Accélération						Pic de Décélération						Pic de Vitesse					
	LATENCE (ms)			AMPLITUDE (mm/s^2)			LATENCE (ms)			AMPLITUDE (mm/s^2)			LATENCE (ms)			AMPLITUDE (mm/s)		
Participants	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS
P1	228	228	220	4243	4215	4144	604	607	604	3463	3522	3486	442	448	440	950	954	950
P2	266	269	275	2287	2211	2260	835	871	874	1649	1618	1608	581	624	612	667	669	662
P3	231	213	221	5144	4882	4990	569	562	572	4389	4201	4290	443	433	438	1151	1133	1149
P4	170	179	167	8995	8811	8896	385	395	383	6868	6720	6868	287	299	291	1414	1403	1418
P5	166	171	168	7848	7732	7633	471	469	464	5240	5341	5186	333	337	335	1192	1196	1175
P6	240	242	236	5531	5489	5480	615	629	617	5312	5184	5176	457	471	459	1134	1125	1125
P7	192	193	202	6662	6339	6570	534	539	535	4575	4730	4641	380	383	388	1191	1191	1206
P8	181	182	181	11529	10981	10887	418	420	419	10193	9601	9735	308	307	304	1752	1719	1719
P9	110	119	107	10430	10135	10159	400	404	401	9401	9689	9432	294	297	298	1698	1707	1708
P10	173	183	181	6737	6888	7181	522	530	530	5830	5686	5671	381	394	390	1377	1372	1372
P11	238	225	224	6113	5868	5985	511	508	518	5312	5279	5163	377	369	373	1245	1228	1224
P12	222	242	240	6813	6782	6742	503	513	505	7485	7522	7496	387	396	389	1593	1593	1592
P13	170	158	152	8160	8048	8059	473	468	462	5169	4922	5076	325	322	315	1248	1229	1237
P14	238	235	226	4859	4795	4997	601	601	594	3361	3436	3411	448	443	430	1001	1007	1008
P15	116	108	117	22735	21234	21412	312	307	315	11551	11139	11113	222	217	227	1980	1942	1969
P16	182	183	179	11402	11202	11293	429	431	432	8702	8744	8904	318	320	321	1634	1621	1635
P17	172	162	165	5812	5879	5743	523	518	525	4533	4468	4483	362	354	360	1223	1222	1221
P18	93	85	102	13338	13564	13360	322	325	325	11926	11796	11502	242	240	240	1896	1886	1859
MOY	**188**	**188**	**187**	**8238**	**8059**	**8099**	**501**	**505**	**504**	**6387**	**6311**	**6291**	**366**	**370**	**267**	**1353**	**1344**	**1346**
SD	49	50	48	4597	4333	4331	123	129	129	2910	2841	2812	87	95	91	347	340	342
ANOVA	ns			[F (2,34) = 4.2145 ; p = .0232]			ns			ns			ns			ns		

	Pic de Pince						Pic de Vitesse d'Ouverture de Pince						Temps de Mouvement (ms)			Temps de Réaction (ms)		
	LATENCE (ms)			AMPLITUDE (mm)			LATENCE (ms)			AMPLITUDE (mm/s)								
Participants	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS	NOMS	VERBES	NON MOTS
P1	636	641	645	52	53	52	298	292	294	195	195	194	1278	1291	1245	160	172	180
P2	1112	1124	1141	47	48	49	558	598	589	67	63	70	1500	1509	1265	221	254	231
P3	691	697	693	60	59	59	367	344	334	169	158	156	1120	1132	1135	120	126	131
P4	519	535	522	58	58	58	331	355	348	162	170	174	942	951	949	92	60	74
P5	476	477	510	54	55	56	307	286	309	128	161	172	937	957	972	61	46	45
P6	661	669	653	46	47	46	398	381	400	128	127	121	1190	1129	1131	151	124	140
P7	739	742	745	45	45	45	561	577	570	115	111	112	1041	1028	1014	108	94	92
P8	542	550	534	54	53	54	425	423	425	169	149	162	877	904	879	88	97	106
P9	373	378	380	66	66	65	187	170	185	295	313	294	667	660	658	137	122	138
P10	626	611	605	39	40	41	354	387	353	97	95	116	870	888	888	72	74	101
P11	616	613	610	58	57	59	356	339	350	159	152	159	1091	1070	1093	126	131	135
P12													1037	1046	1041	161	160	154
P13	594	602	583	49	48	48	400	381	382	116	107	103	990	1002	983	137	137	154
P14	761	759	722	50	49	49	373	364	354	121	109	129	1213	1206	1192	91	92	107
P15	420	414	423	65	65	65	257	262	277	265	262	267	857	856	860	93	80	89
P16	346	352	341	72	71	73	182	186	187	544	541	556	1022	1020	1023	105	103	99
P17	597	592	597	58	57	58	217	204	203	132	131	134	1000	991	991	119	131	119
P18													712	714	721	159	156	160
MOY	**607**	**610**	**606**	**55**	**54**	**55**	**348**	**347**	**347**	**179**	**178**	**182**	**1019**	**1020**	**1002**	**123**	**120**	**126**
SD	186	188	189	9	8.5	9	115	125	120	117	119	119	200	198	164	40	47	42
ANOVA	ns			ns			ns			ns			ns			ns		

Tableau 9.2 : Latence et amplitude moyennes des pic d'accélération, pic de décélération et pic de vitesse du poignet, du pic de pince et du pic d'ouverture de pince, temps de mouvement total et temps de réaction pour les conditions « verbes d'action », « noms concrets » et « non-mots ». Les trois dernières rangées du tableau présentent les moyennes sur tous les participants (MOY), l'écart-type (SD) et les ANOVAs en mesures répétées. Les zones ombrées en gris correspondent à des valeurs de pince manquantes pour deux sujets (perte des capteurs infrarouges).

IX.5. Discussion

Le présent travail avait pour but d'approfondir l'étude des liens fonctionnels unissant le traitement des verbes d'action et l'action, en examinant l'influence potentielle de la perception subliminale de ces mots sur la préparation et l'exécution d'un mouvement de préhension. Conformément à nos prédictions, les résultats ont démontré que le potentiel de préparation motrice (PPM), enregistré sur la région corticale centrale, avait une amplitude réduite (i.e. moins négatif) lorsque les sujets avaient perçu, même de manière inconsciente, des verbes d'action par rapport aux noms concrets. En outre, cet effet d'interférence se reflétait dans la performance motrice, à savoir que l'amplitude du pic d'accélération, apparu environ 560 ms après le début de présentation des stimuli, était plus faible dans la condition « verbes » vs. « noms ». L*a perception subliminale de verbes désignant des actions manuelles a donc interféré avec la préparation motrice simultanée ; la réduction de la qualité de cette préparation motrice a ensuite conduit à une perturbation de la réalisation subséquente du mouvement de préhension.*

IX.5.1. Interférence entre traitement des verbes d'action et préparation motrice

Nos résultats s'accordent parfaitement avec ceux obtenus dans l'Expérience 1 de notre deuxième étude (Boulenger et al., 2006b) quant à une perturbation précoce du contrôle moteur (préparation ou exécution) lors de la réalisation *concomitante* d'une tâche motrice et d'une tâche verbale, consciente ou non, incluant des verbes d'action. En outre, les effets d'interférence sont apparus dans les deux cas sur le même paramètre cinématique, à savoir le pic d'accélération du poignet, dépendant fortement de la préparation motrice. Notre paradigme, couplant pour la première fois des enregistrements EEG et cinématiques, a donc permis de révéler clairement une contribution des aires de préparation et d'exécution motrices au traitement de mots se référant à des actions corporelles. Conformément à l'interprétation proposée dans la discussion du Chapitre VIII, il semble ainsi que le traitement des verbes d'action et l'action elle-même fassent appel à des ressources cognitives communes au sein des régions corticales prémotrices et motrices (Boulenger et al., 2006b). L'absence d'effet lorsque les stimuli présentés étaient des noms concrets, ainsi que le fait que les mots n'étaient pas pertinents pour la réalisation de la tâche, permettent par ailleurs de réfuter l'explication des résultats en termes d'interférence liée à la double tâche, qui ne serait pas spécifique du traitement des verbes.

Dans l'ensemble, nos données suggèrent donc une *implication des régions corticales motrices nécessaires au contrôle moteur dans la récupération des mots d'action*. L'impact de la perception subliminale des verbes d'action ayant été évalué sur la phase tardive de la préparation motrice (i.e. présentation des stimuli 700 ms après le début de présentation du signal de préparation), elles soulignent notamment le rôle des aires sous-tendant la composante tardive du potentiel de préparation, à savoir le cortex moteur primaire (M1 ; Ball et al., 1999 ; Cui et al., 1999ab, 2000 ; Cunnington et al., 2003 ; Gomez et al., 2003 ; Nagai et al., 2004 ; Richter et al., 1997 ; Weilke et al., 2001), dans le traitement de ces mots (en accord avec Aziz-Zadeh et al., 2006b, Hauk et al., 2004a et Tettamanti et al., 2005). La démonstration d'une implication de l'ensemble des aires de la préparation motrice dans la perception des mots d'action nécessite toutefois des études supplémentaires. La présentation subliminale de verbes d'action lors de la phase précoce de préparation motrice permettrait notamment d'examiner le rôle des aires sous-tendant cette composante préparatoire (aire motrice supplémentaire, cortex cingulaire antérieur et cortex prémoteur latéral) dans le traitement de ces mots.

IX.5.2. L'amorçage : un outil de choix pour révéler les liens unissant le traitement des verbes d'action et le système moteur

Comme mentionné dans l'introduction de ce chapitre, il est aujourd'hui admis que des stimuli, même perçus inconsciemment, sont traités. De nombreuses études ont en effet démontré que la présentation préalable d'un mot, exposé brièvement et immédiatement précédé et/ou suivi de masques, affecte le traitement d'un deuxième mot présenté ultérieurement (Dehaene et al., 2001 ; Draine & Greenwald, 1998 ; Ferrand et al., 1994 ; Forster, 1999 ; Greenwald et al., 1989 ; Merikle & Daneman, 1998). Ces « effets d'amorçage masqué » se traduisent notamment par des temps de réponse plus courts et/ou des taux d'erreurs plus faibles lorsque le premier mot, appelé « amorce », est identique ou sémantiquement lié au deuxième, la « cible » (les processus d'amorçage seront détaillés dans le chapitre suivant). L'interprétation la plus couramment admise pour rendre compte de ces effets est que les propriétés lexico-sémantiques de l'amorce subliminale seraient activées de manière rapide et automatique (i.e. irrépressible) au sein du réseau sémantique (Forster & Davis, 1984 ; Marcel, 1983). Les représentations des mots partageant des propriétés avec cette amorce seraient à leur tour activées, conduisant à un traitement plus rapide et plus efficace en regard de mots non liés à l'amorce. Ces processus lexico-sémantiques purement automatiques et inconscients seraient particulièrement mis en place lorsqu'un délai court (i.e. 100 à 250 ms) sépare l'amorce de la cible (de Groot, 1984 ; Greenwald et al., 1996 ; Holcomb, 1988).

Dans la présente étude, les propriétés de l'amorçage masqué, censé révéler l'existence de processus communs à deux évènements, ont été mises à profit afin de mettre en évidence les liens potentiels unissant les systèmes cognitifs sous-tendant le traitement des verbes d'action et le contrôle moteur. En effet, si un mot amorce peut faciliter le traitement d'un mot identique ou sémantiquement lié, et dans l'hypothèse où le traitement des mots d'action et l'action elle-même reposent sur des aires cérébrales et des mécanismes neuronaux communs, la présentation d'une amorce « verbe d'action » ne devrait-elle pas affecter les processus moteurs ? Nos résultats, en démontrant un effet d'interférence de la perception inconsciente de verbes d'action, comparés à des noms concrets, sur la préparation simultanée d'un mouvement de préhension, ont permis d'apporter une réponse affirmative à cette question. Ainsi, l'emploi d'un paradigme « détourné » d'amorçage masqué est apparu comme un moyen subtil de révéler l'existence de corrélats neuronaux communs à la récupération des verbes d'action en mémoire et à la préparation/exécution motrices. Plus précisément, nos stimuli possédant les mêmes caractéristiques que les amorces utilisées dans les paradigmes d'amorçage (i.e. présentation subliminale et masquée), nous pouvons supposer que leurs représentations lexico-sémantiques aient été *automatiquement* activées, conduisant à des effets spécifiques sur le tracé EEG dans la région centrale. Autrement dit, *les processus automatiques d'activation lexico-sémantique des verbes d'action recruteraient les régions impliquées dans la préparation et l'exécution des mouvements*.

IX.5.3. Activation automatique des régions motrices lors du traitement des verbes d'action

Notre étude a rapporté un effet d'interférence précoce du traitement des verbes d'action sur le PPM. En outre, conformément aux interprétations des effets d'amorçage, l'utilisation de stimuli masqués et présentés de manière subliminale nous a conduits à suggérer que les processus automatiques d'activation de ces mots en mémoire soient mis en jeu. Ainsi, l'activation *automatique* des représentations neuronales des verbes d'action a interféré avec le PPM et l'exécution motrice subséquente. Ces résultats suggèrent donc que les aires corticales prémotrices et motrices impliquées dans le contrôle moteur soient recrutées alors même que les mots d'action ne sont pas perçus consciemment et qu'ils sont traités de manière automatique. Ils sont de fait en accord avec les précédentes études menées en MEG et en EEG ayant décrit une activation des régions motrices et prémotrices lors du traitement de mots d'action lorsque l'attention des sujets était focalisée sur une autre tâche (Pulvermüller et al., 2005b ; Shtyrov et al., 2004). Des topographies et latences différentes de la « Mismatch Negativity » (MMN) ont en effet été mises en

évidence lors de la présentation auditive de mots désignant des actions du bras et de la jambe alors que les participants regardaient attentivement un film vidéo silencieux. Par ailleurs, et conformément aux résultats de l'Expérience 1 de notre deuxième étude (Boulenger et al., 2006b), le rôle de l'imagerie motrice dans l'effet d'interférence observé lors du traitement des verbes d'action sur la préparation et l'exécution motrices semble pouvoir être écarté. En effet, non seulement l'influence spécifique des verbes d'action sur le contrôle moteur s'est produite précocement, mais elle est apparue lors du traitement inconscient et automatique de ces mots.

Dans l'ensemble, nos données s'accordent donc avec les prédictions du modèle de l'apprentissage « hebbien » (Pulvermüller, 1996a, 1999a, 2001a, 2005a ; section IV.2 p.87), selon lequel les représentations neuronales des verbes d'action seraient en partie imbriquées dans le cortex moteur, de sorte que la récupération de ces mots, qu'elle soit consciente ou non, résulte automatiquement en une activation des assemblées de cellules distribuées correspondantes. Dans cette optique, *les régions prémotrices et motrices, partie intégrante des représentations lexico-sémantiques des verbes d'action, joueraient donc un rôle aussi crucial que les régions périsylviennes du langage dans la récupération, au moins automatique, de ces mots*, et ne seraient pas simplement activées de manière redondante à l'activation des aires langagières (Pulvermüller et al., 2005c). En d'autres termes, l'implication du système moteur dans la perception des mots d'action ne résulterait pas de processus post-linguistiques (i.e. imagerie motrice des actions décrites par les mots) ou non spécifiques à la récupération de ces mots, mais reflèterait des mécanismes liés à leur traitement proprement dit.

IX.5.4. Corrélats neuronaux des verbes et des noms et précocité des effets observés

Bien que le but premier de ce travail fût de tester l'influence du traitement des verbes d'action sur le contrôle moteur, nos résultats ont démontré des patterns d'activité corticale différents lors de la perception inconsciente de verbes et de noms sur les tracés EEG enregistrés dans les régions centrale et occipitale. D'une part, le potentiel électrique était moins négatif (ou plus positif) sur les électrodes fronto-centrales, 80 à 120 ms et 250 à 280 ms post-stimulus, lorsque des verbes d'action étaient présentés de manière subliminale. D'autre part, il était plus positif sur les électrodes occipitales pour les noms concrets, 70 à 150 ms après le début de leur présentation. Ce résultat est congruent avec les données de Pulvermüller et al. (1999b ; Figure 5.10 p.126) quant à une activité plus positive (ou moins négative) sur les régions occipitales visuelles et centrales motrices lors de l'identification de noms et de verbes respectivement dans une tâche de décision lexicale. Nos

données s'accordent donc avec les précédentes études (Boulenger et al., 2006a ; Caramazza & Hillis, 1991 ; Damasio & Tranel, 1993 ; Daniele et al., 1994 ; Hillis et al., 2003 ; Pulvermüller et al., 1999bc ; Preissl et al., 1995) et le modèle de Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a), suggérant l'existence de réseaux neuronaux en partie distincts dans le traitement des deux catégories de mots. Plus précisément, elles démontrent que *les mécanismes automatiques de récupération des noms concrets en mémoire recrutent les aires occipitales visuelles. Le traitement automatique des verbes d'action impliquerait quant à lui les aires fronto-centrales participant à la préparation et à l'exécution des actions désignées par ces mots*.

Si des patterns d'activation corticale spécifiques au traitement de ces catégories de mots ont été mis en évidence dans les études EEG précédentes, les effets étaient toutefois observés plus tardivement après la présentation des stimuli (Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Preissl et al., 1995 ; Pulvermüller et al., 1999bc, 2001b). Pulvermüller et collègues (1999b) ont par exemple décrit des variations de potentiel électrique pour des noms et des verbes environ 200 ms après la présentation de ces mots. Les mêmes auteurs (Pulvermüller et al., 2001b) ont également rapporté des réponses électrophysiologiques différentes lors du traitement de mots se référant à des actions réalisées par divers effecteurs sur les électrodes fronto-centrales dès 200 à 250 ms post-stimulus (mais premières différences dès 130 ms). Dans notre étude, la précocité des effets (dès 70 à 80 ms post-stimulus) pourrait alors s'expliquer par le choix de la procédure, à savoir une présentation subliminale et masquée des mots. Les effets d'amorçage masqué se produisent en effet essentiellement lorsque l'amorce et la cible sont proches temporellement, suggérant que l'activation des processus lexico-sémantiques automatiques liés à l'amorce soit un phénomène rapide. Ici, *la perception subliminale des noms et des verbes aurait donc pu résulter en une activation automatique rapide de leurs représentations neuronales, conduisant à des effets précoces sur l'activité électrique*. Le manque d'études EEG portant sur le traitement des stimuli masqués rend malheureusement les comparaisons difficiles. A notre connaissance, la plupart des travaux se sont en effet intéressés aux corrélats neuronaux des effets d'amorçage en examinant les potentiels évoqués associés au traitement de la cible et non de l'amorce (Deacon et al., 2000 ; Holcomb et al., 2005 ; Kiefer, 2002 ; Kiefer & Spitzer, 2000 ; Misra & Holcomb, 2003). Une étude récente de Fairhall et al. (2006) a cependant permis de décrire des réponses corticales électriques spécifiques au traitement de stimuli masqués, dans un intervalle de 120 à 160 ms après le début de leur présentation. Aussi la perception subliminale de mots (noms et verbes) suscitait-elle une activité pariétale et fronto-temporale plus importante que la perception de non-mots dans cet intervalle de temps. En outre, cette différence d'activité électrique se produisait environ 100 ms plus précocement que celle observée lorsque les stimuli n'étaient pas masqués (200 à 260 ms ; mais voir Dehaene et al., 2001 pour des décours

temporels d'activation quasi-similaires entre mots masqués et non masqués). Ces résultats, s'ils demandent à être confirmés, suggèrent donc que le traitement automatique de mots masqués repose sur des mécanismes rapides d'activation neuronale, mis en place de manière précoce après la présentation de ces mots. Par ailleurs, la précocité des effets liés au traitement des noms et des verbes dans notre étude paraît congruente avec une étude en MEG de Pulvermüller et al. (2001c), ayant rapporté des divergences de réponses électromagnétiques entre des mots de catégories sémantiques différentes dès 100 ms après le début de leur présentation. Plus particulièrement, dans un intervalle de 90 à 120 ms post-stimulus, la présentation de noms possédant des associations bimodales (visuelles et motrices) induisait une activité plus prononcée sur les aires pariéto-occipitales comparés à des noms ayant des associations visuelles et des verbes ayant des associations motrices. Une corrélation entre l'amplitude de la réponse corticale et les dimensions sémantiques des mots a de surcroît été décrite dans la même fenêtre temporelle. Les auteurs ont alors suggéré que l'accès à l'information sémantique des mots soit un processus rapide, pouvant même se produire avant l'accès à l'information grammaticale (des différences entre noms et verbes, indépendamment de la sémantique, étaient observées 150 ms post-stimulus ; voir aussi Shtyrov & Pulvermüller, 2002 et Shtyrov et al., 2004).

IX.6. Conclusion

Dans un paradigme nouveau combinant des enregistrements EEG et cinématiques, le présent travail a permis de confirmer que le traitement des verbes se référant à des actions corporelles recrute les régions corticales motrices impliquées dans le contrôle moteur. Plus particulièrement, nos résultats ont révélé un effet d'interférence de la perception subliminale de verbes d'action, en regard de noms concrets, sur les corrélats neurophysiologiques de la préparation simultanée d'un mouvement de préhension et sur l'exécution subséquente de ce mouvement. Ainsi, le traitement des mots d'action a conduit à une réduction de la qualité de la préparation motrice, laquelle a inévitablement engendré une perturbation de la réalisation du mouvement. En outre, ces effets d'interférence sont apparus alors même que les mots n'étaient pas perçus consciemment et étaient traités de manière automatique. L'ensemble de nos données suggère donc que les représentations neuronales des verbes d'action incluent, outre les aires périsylviennes du langage, les régions corticales prémotrices et motrices de traitement de l'action elle-même. Dès lors qu'un verbe d'action est traité, consciemment ou non, les régions langagières mais aussi motrices seraient donc automatiquement et spécifiquement recrutées, de manière à pouvoir interférer avec la préparation

simultanée d'un mouvement. Comme nous l'avons discuté dans le chapitre précédent, la nécessité de ces aires corticales motrices dans le traitement des mots d'action reste toutefois à démontrer. L'étude suivante, menée chez des patients parkinsoniens, aura pour but d'examiner plus précisément ce point.

X. Le traitement des verbes d'action dans la maladie de Parkinson : étude des effets d'amorçage répété masqué

Cette étude a été réalisée en collaboration avec le Professeur Jeannerod, et le Professeur Broussolle et les Drs Thobois et Mechtouff du service de neurologie de l'hôpital neurologique Pierre Wertheimer de Bron. Elle fait l'objet d'un article actuellement en préparation.

X.1. Introduction

Le rôle des aires corticales motrices dans la *compréhension* des mots d'action reste toujours à préciser clairement. Bien que nous ayons démontré une interférence spécifique du traitement des verbes décrivant des actions sur la préparation et l'exécution motrices (Boulenger et al., 2006b ; Etude 3), des études supplémentaires doivent effectivement être menées afin de pouvoir affirmer que les régions motrices sont *nécessaires* aux processus de récupération de ces mots. A cet égard, la tâche d'amorçage masqué, censée refléter les mécanismes automatiques d'activation lexico-sémantique des mots en mémoire, semble constituer un paradigme de choix dans l'étude de l'organisation des représentations neuronales de ces mots. Une implication cruciale du système moteur dans le traitement proprement dit des mots d'action pourrait alors se traduire par un déficit d'activation automatique de ces mots en cas d'atteinte du système moteur. Dans le but de tester cette hypothèse, la présente étude s'est attachée à comparer les effets d'amorçage masqué lors de la reconnaissance de verbes d'action et de noms concrets chez des patients parkinsoniens. Le choix de la maladie de Parkinson comme modèle s'est rapidement imposé dans la mesure où elle constitue une *pathologie sévère de la motricité*, relativement bien connue à l'heure actuelle tant sur ses mécanismes sous-jacents que sur les symptômes qui l'accompagnent. Dans la suite de cette introduction, une description des principaux traits de cette pathologie sera proposée. Nous présenterons ensuite le principe de la technique d'amorçage, et particulièrement celle de l'amorçage masqué que nous avons utilisée, ainsi que les résultats qu'elle a permis d'obtenir chez les sujets sains mais aussi chez les patients parkinsoniens.

X.1.1. La maladie de Parkinson

La maladie de Parkinson idiopathique, portant le nom de James Parkinson qui en fit une première description en 1817 sous le nom de « paralysie trépidante » (cité dans Charcot, 1860), est une affection dégénérative du système nerveux central, apparaissant généralement après 50 ans, sans distinction apparente de sexe (certains rapportent toutefois une fréquence discrètement plus élevée chez les hommes). Elle est la quatrième pathologie dégénérative la plus fréquente chez les personnes âgées. On estime aujourd'hui à 4 millions le nombre de personnes affectées dans le monde, dont environ 100 000 personnes en France, avec 8000 nouveaux cas chaque année. Sa prévalence en Europe est estimée à 150 à 200 pour 100 000 habitants soit 1.5 à 2 % de la population âgée de plus de 65 ans. Comme beaucoup d'autres troubles neurologiques, la maladie de Parkinson est chronique, évolutive et pour le moment incurable. Elle est d'étiologie inconnue. Caractérisée par une association de signes neurologiques, son expression est en fait très diverse. Les traitements ont bouleversé le pronostic vital, mais la maladie reste souvent responsable d'une invalidité importante, même si son évolution est très variable.

- *Anatomie et mécanismes mis en jeu*

La maladie de Parkinson est caractérisée principalement par la destruction sélective des neurones dopaminergiques (i.e. producteurs du neurotransmetteur dopamine) d'une structure sous-corticale bien localisée, associée aux ganglions de la base, la substance noire compacte (ou *substantia nigra pars compacta* ; Figure 10.1).

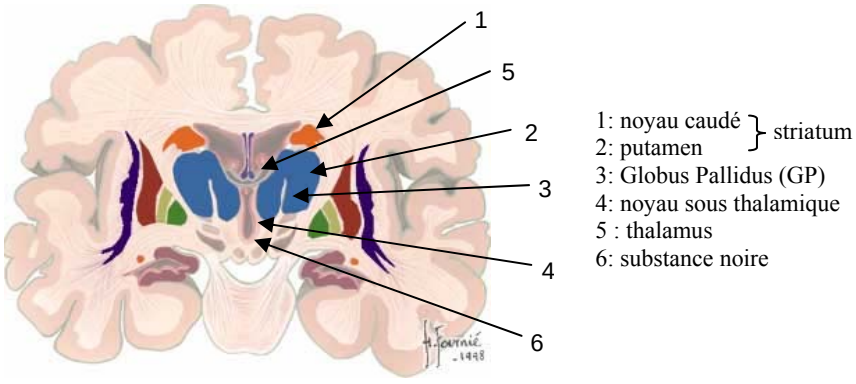


Figure 10.1 : ***Anatomie des ganglions de la base.*** Les ganglions de la base sont des structures très volumineuses situées au niveau du télencéphale. Ils sont formés d'un ensemble de structures nerveuses dont les principales sont : le noyau caudé (1) et le putamen (2) (regroupés sous le terme de striatum), le Globus Pallidus (3, parties interne et externe ; encore appelé pallidum) et le noyau sous-thalamique (4). De façon générale, bien que cette structure ne fasse pas strictement partie des ganglions de la base, la substance noire (6) est associée à ces noyaux ; il s'agit d'une structure mésencéphalique majeure connectée avec les ganglions de la base, divisée en pars compacta et pars reticulata.

Les ganglions de la base jouent un rôle indirect, bien que crucial, dans le contrôle moteur, et notamment dans la préparation motrice (Alexander et al., 1986 ; DeLong, 1990). Ainsi, ils reçoivent des informations en provenance de larges zones du cortex cérébral, et notamment du cortex moteur primaire (M1), des aires prémotrices latérales (PM), de l'aire motrice supplémentaire (AMS) et du cortex pariétal. Ces informations sont ensuite traitées au niveau d'une boucle motrice « cortico-striato-thalamo-corticale », impliquant le thalamus et un retour vers le cortex, particulièrement au niveau de l'AMS (Figure 10.2). L'une des fonctions de cette boucle est vraisemblablement de sélectionner et de déclencher les mouvements volontaires : en se projetant, de manière indirecte, sur M1, le PM et l'AMS, les ganglions de la base contribuent à faciliter le déclenchement des mouvements (Williams et al., 2002).

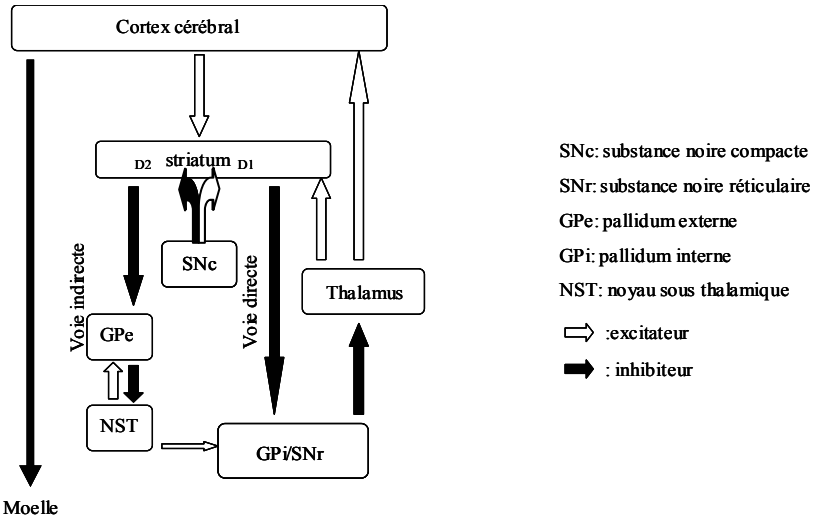


Figure 10.2 : ***Fonctionnement de la boucle motrice chez le sujet sain.*** La boucle prend son origine principalement au niveau des cortex moteur et prémoteur et implique une connexion de type excitateur avec les cellules du striatum. Les cellules striatales font synapse avec les neurones du Globus Pallidus interne et externe (GPi et GPe) selon deux voies (directe et indirecte) : ces connexions sont inhibitrices. A leur tour, les cellules du GPi (et de la substance noire *reticulata*, SNr) se projettent sur le noyau ventro-latéral du thalamus (VL) ; cette projection neuronale est également inhibitrice. La projection thalamo-corticale (de VL à l'AMS), excitatrice, facilite la décharge des neurones de l'AMS liés au mouvement. La conséquence de l'activation du striatum par le cortex cérébral est donc, en retour, une activation des cellules de l'AMS au travers du VL. Parallèlement, la substance noire *compacta* (SNc) module l'activité du striatum via des projections dopaminergiques excitatrices de la voie directe (D1) et inhibitrices de la voie indirecte (D2). Au repos, les neurones du GP sont spontanément actifs et exercent une inhibition (frein moteur) sur le thalamus. L'activation corticale lors d'un mouvement (1) excite les neurones du putamen, (2) qui inhibent les neurones du GPi via la voie directe ; (3) les cellules du VL sont alors libérées de leur inhibition pallidale et activées. L'activation du VL a enfin pour effet de faciliter l'activité de l'AMS. Cette facilitation, ou levée du frein moteur du GPi, est renforcée par la SNc via son action sur le striatum : d'une part, les connexions D1 stimulent la voie directe, d'autre part, les connexions D2 inhibent la voie indirecte (conduisant à une inhibition du NST qui n'active plus le GPi). Cette partie du circuit agit comme une ***boucle de rétroaction positive***. Elle permet la focalisation des informations issues de larges régions corticales sur l'AMS principalement.

Dans la maladie de Parkinson, la dégénérescence de la voie neuronale reliant la substance noire au striatum, qui utilise la dopamine comme neuromédiateur, se traduit par un dysfonctionnement de la boucle frontale motrice (Figure 10.3). Chez le sujet sain, la dopamine exerce en effet un rôle

facilitateur sur cette boucle via une action directe sur les neurones du putamen. La déplétion en dopamine chez les patients parkinsoniens entraîne donc un blocage du système d'activation de l'AMS et du cortex prémoteur par les ganglions de la base et le thalamus, conduisant à des troubles de déclenchement des mouvements volontaires. En d'autres termes, le déficit en dopamine chez les patients se traduit par un frein moteur excessif (GPi anormalement activé) sur les cortex prémoteur et moteur. Les études d'imagerie cérébrale menées chez les patients parkinsoniens ont d'ailleurs révélé, lors de la réalisation de tâches motrices simples (i.e. déclenchement de mouvements), une hypoactivation des régions de préparation motrice recevant des afférences fortes issues des ganglions de la base (AMS notamment ; Jahanshahi et al., 1995 ; Jenkins et al., 1992 ; Playford et al., 1992 ; Rascol et al., 1992, 1994 ; Sabatini et al., 2000). Cette hypoactivation était normalisée par l'administration d'un traitement dopaminergique, preuve de l'importance de la stimulation dopaminergique dans le recrutement des aires corticales prémotrices (Jenkins et al, 1992). A l'inverse, les cortex sensorimoteur primaire, prémoteur latéral et pariétal apparaissaient normalement, voire plus fortement, activés chez les patients. Une autre étude plus récente (Turner et al., 2003) a toutefois révélé que les patterns anormaux d'activation cérébrale dépendaient de la tâche utilisée (voir aussi Catalan et al., 1999). Ainsi, lors de la poursuite plus ou moins rapide de cibles avec la main, censée évaluer la bradykinésie des patients (i.e. lenteur des mouvements), Turner et al. (2003) ont d'une part décrit une hypoactivation, liée à l'exécution motrice proprement dite, du cortex sensorimoteur primaire, du cortex prémoteur bilatéral, des ganglions de la base et du cervelet chez des patients privés de traitement dopaminergique, en regard de sujets sains. D'autre part, l'analyse des activations sélectivement liées à la vitesse du mouvement a révélé une hyperactivation de ces mêmes régions chez les patients (aires sensorimotrices bilatérales, cortex prémoteur ventral et dorsal, AMS et ganglions de la base), alors que cet effet n'était pas observé chez les sujets témoins. Autrement dit, suite à la déplétion dopaminergique, les aires prémotrices et motrices apparaissent plus faiblement activées lors de l'exécution de mouvements, alors qu'elles sont hyperactivées à mesure que la vitesse du mouvement augmente. Les auteurs ont interprété cette hyperactivation en termes de mécanismes de compensation et/ou de traits spécifiques à la maladie de Parkinson.

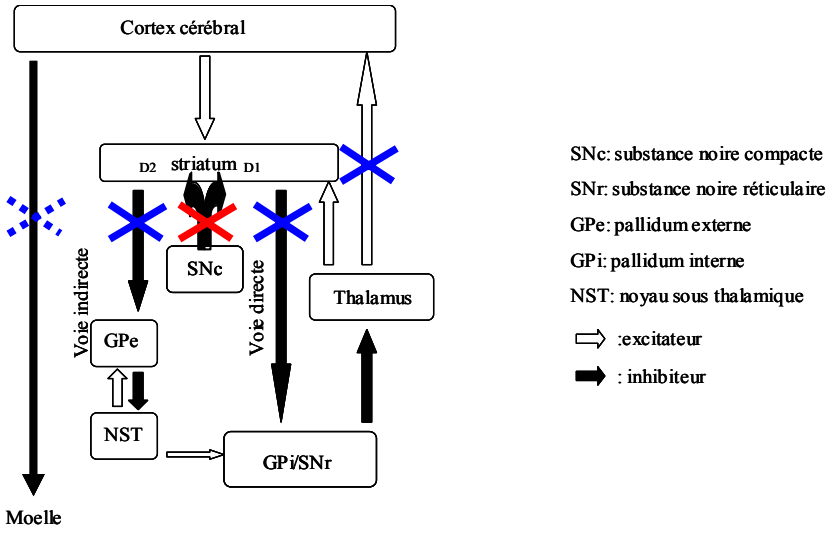


Figure 10.3 : ***Dysfonctionnement de la boucle motrice dans la maladie de Parkinson.*** Lors de l'élaboration d'un mouvement, la destruction des neurones dopaminergiques liant la SNc au striatum se traduit par (1) une inhibition insuffisante, via la voie directe, du GPi qui peut alors exercer pleinement son frein moteur sur le thalamus, (2) une levée d'inhibition de la voie indirecte, se traduisant par inhibition du GPe, qui ne peut plus inhiber le noyau sous-thalamique (NST). Celui-ci renforce alors son action excitatrice sur le GPi. Au final, chez le patient parkinsonien, le thalamus, fortement inhibé par le GPi, ne peut plus exercer son influence excitatrice sur le cortex, et notamment sur l'AMS, conduisant à des troubles moteurs.

Outre la boucle motrice, d'autres boucles fronto-sous-cortico-frontales impliquant les ganglions de la base ont été décrites (Alexander et al., 1986 ; Alexander & Crutcher, 1990ab ; Parent, 1990). Ces boucles, au nombre de cinq selon Alexander et collègues, fonctionnent en parallèle et assurent chacune des activités cognitives différentes. Elles engagent des régions spécifiques du cortex, des ganglions de la base (striatum, pallidum et substance noire) et du thalamus. La boucle oculomotrice prendrait naissance dans le « Frontal Eye Field » (FEF, BA 8) et le cortex pariétal postérieur, et se projetterait sur le corps central du noyau caudé. La boucle préfrontale dorsolatérale (BA 46) emprunterait quant à elle la région dorsolatérale des noyaux caudés dont l'intégrité est nécessaire aux fonctions exécutives. Un circuit orbitofrontal, impliqué dans l'adaptation du comportement (intégration des informations viscérales et amygdaliennes sur l'état interne de l'organisme, ainsi que des informations limbiques et émotionnelles), se projetterait sur les parties ventrales des noyaux caudés. Les boucles préfrontale dorsolatérale et orbitofrontale sont également regroupées sous le terme de « boucles associatives ». Enfin, la « boucle limbique », émanant du cortex cingulaire antérieur, activerait principalement le noyau *accumbens* (striatum ventral) essentiel aux fonctions motivationnelles (Figure 10.4).

Les ganglions de la base se situent donc au carrefour des informations en provenance de diverses régions du cortex. En ce sens, ils constituent une interface fondamentale jouant un rôle d'intégration et de couplage des boucles motrices, associatives et limbique. Ils facilitent notamment le déroulement des plans moteurs et de la pensée (habitude, fluidité), inhibent les mouvements

anormaux et les interférences de la pensée (concentration, nouveauté) ou encore modulent l'interaction entre la motivation, l'affect, le stress et le mouvement ou la pensée.

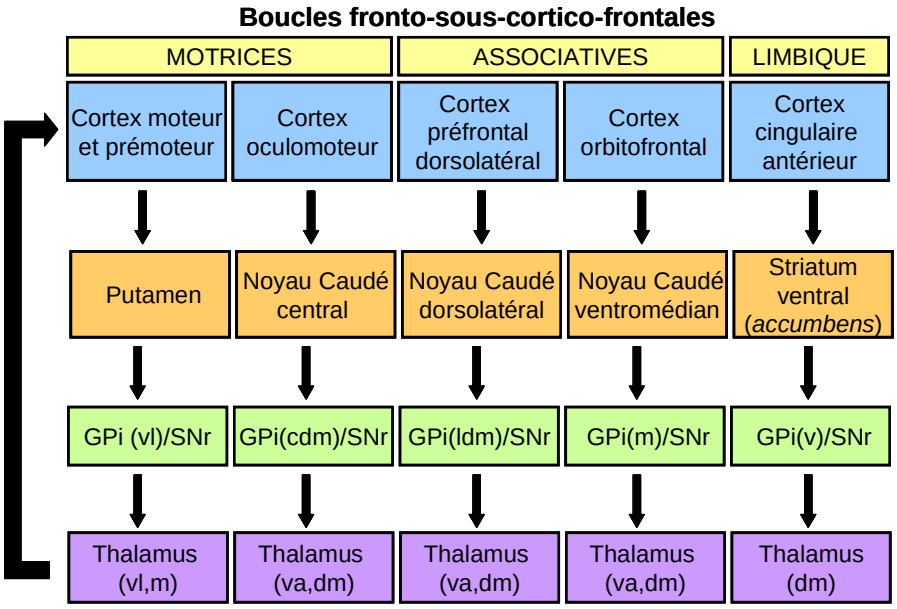


Figure 10.4 : ***Organisation anatomique « parallèle » des boucles fronto-sous-cortico-frontales.*** cdm, dorsomédian caudal ; dm, dorsomédian ; ldm, dorsomédian latéral ; m, médian ; v, ventral ; va, ventro-antérieur ; vl, ventro-latéral.

- *Tableau clinique*

La maladie de Parkinson se manifeste généralement par une triade de signes dits cardinaux, regroupés sous le terme de *syndrome parkinsonien* :

- un **tremblement des membres au repos** : il est distal, souvent inaugural, intermittent et unilatéral au début. C'est un symptôme qui disparaît lors des mouvements volontaires et du maintien de la posture. L'émotion et la concentration l'augmentent. Il est régulier, au rythme de 4 à 6 cycles par seconde. Il prédomine sur la main mais atteint aussi les membres inférieurs et exceptionnellement le menton.
- une **akinésie** et une **bradykinésie** : l'akinésie est un retard dans le déclenchement du mouvement volontaire et la bradykinésie est la lenteur du geste. Le sujet est comme ralenti, économe de ses mouvements. Cela se traduit par une micrographie (i.e. écriture très petite et quasi-illisible), une lenteur de certains gestes de la vie courante (e.g. se raser, boutonner sa chemise etc.) et un visage inexpressif, figé, avec rareté du clignement. Il y a en outre perte des mouvements automatiques, tels que le balancement du bras lors de la marche.

- une **rigidité musculaire** ou **hypertonie** : elle se traduit par des douleurs cervicales, lombaires ou des membres supérieurs, mais aussi par :
    - une marche perturbée quand l'atteinte devient bilatérale. C'est une marche lente, à petits pas. Le démarrage est parfois difficile avec piétinement sur place (« enrayage cinétique »). On constate également des troubles de l'équilibre souvent à l'origine de chutes.
    - une atteinte, assez tardive, de la posture avec attitude générale en flexion : tête penchée en avant, dos courbé, genoux et coudes demi-fléchis.
    - l'acathisie, besoin impérieux de se lever et de marcher, fréquemment constatée lors de l'évolution de la pathologie.

Les troubles moteurs peuvent également concerner l'élocution, on parle alors de dysarthrie, définie par une parole lente, assourdie et monotone.

Si la maladie de Parkinson est fréquemment décrite sur le plan des troubles moteurs qui l'accompagnent, elle ne se limite pas à ces manifestations. Dès 1882, Ball rapportait en effet des cas de démence et d'hallucinations chez les patients parkinsoniens. Ces troubles cognitifs, bien que longtemps ignorés au profit des symptômes moteurs, font depuis quelques années l'objet d'un nombre croissant de travaux (pour une revue, voir Pillon et al., 2001, et Bosboom et al., 2004). Le niveau de gravité du déclin cognitif, présent dès les stades précoces de la maladie, est variable, allant des troubles attentionnels sans retentissement sur la vie quotidienne à la démence, totalement invalidante. Ces troubles cognitifs résulteraient d'une atteinte des boucles frontales associatives et limbique suite à la déplétion dopaminergique. Les déficits les plus fréquemment rapportés sont ceux atteignant les fonctions exécutives[17] (Cooper et al., 1991 ; Dubois & Pillon, 1997 ; Levin & Katzen, 2005 ; Owen et al., 1992 ; Uc et al., 2005), les performances étant parfois comparables à celles des patients porteurs de lésions frontales. Aussi les patients parkinsoniens éprouvent-ils des difficultés à élaborer un plan d'action, à maintenir un programme d'action tout en résistant aux interférences potentielles, ou encore à adapter leur comportement aux changements extérieurs (moindre flexibilité mentale). L'on constate également des troubles de l'attention sélective (Malapani et al., 1994) et de la mémoire, en particulier de la mémoire de travail (Cooper et al., 1991, 1993 ; Owen et al., 1997 ; Pillon et al., 1996), ces altérations mnésiques étant d'autant plus importantes que la maladie évolue, et plus marquées pour le matériel visuel que verbal. En outre, des déficits d'apprentissage

[17] Les fonctions exécutives constituent l'ensemble des processus cognitifs permettant d'élaborer et de contrôler le comportement volontaire.

procédural (Cooper et al., 1991 ; Sarazin et al., 2002) et de traitement visuo-spatial ont été mis en évidence (Diederich et al., 2002 ; Uc et al., 2005). D'autres auteurs rapportent également des troubles de reconnaissance des expressions faciales (Dujardin et al., 2004 ; Lachenal-Chevallet et al., 2006 ; Suzuki et al., 2006) ou encore de la cognition sociale (i.e. prise de décision, théorie de l'esprit etc. ; Yoshimura & Kawamura, 2005). Les troubles apraxiques et linguistiques sont plus rares. Enfin, la prévalence de la dépression et de la démence dans la maladie de Parkinson est élevée (supérieure à la population moyenne), puisqu'elles se déclarent chez 30 % et 15 à 20 % des patients respectivement. Le début tardif et la sévérité de la maladie ainsi que la présence de troubles mnésiques et dysexécutifs semblent notamment induire un risque plus important de démence (Ebmeier et al., 1990 ; Hughes et al., 2000 ; Levy et al., 2002). Les stades avancés de la maladie peuvent aussi être caractérisés par des hallucinations ou une confusion mentale.

Trois étapes évolutives sont classiquement décrites en fonction de l'efficacité du traitement dopaminergique sur les symptômes moteurs dans la maladie de Parkinson :

- la « lune de miel », période variant de 3 à 8 ans, qui se définit par une vie pratiquement normale. C'est une période de meilleure efficacité du traitement dopaminergique.
- les classiques fluctuations qui affectent 60 % des patients après 6 ans d'évolution : akinésie et dyskinésies (i.e. mouvements anormaux involontaires).
- la troisième période, la plus handicapante, correspond à la perte d'efficacité du traitement.

La maladie de Parkinson étant encore incurable, le traitement médical a pour principal objectif de corriger les symptômes, en particulier moteurs, afin d'atténuer leurs conséquences sur la vie personnelle et sociale du patient et d'augmenter son espérance de vie. A l'heure actuelle, la L-Dopa, précurseur de la dopamine, reste la pierre angulaire de la prise en charge des patients et le meilleur des « antiparkinsoniens ». Elle a en effet largement fait la preuve de son efficacité à long terme sur la triade symptomatique de la pathologie, et on estime qu'elle permet d'allonger l'espérance de vie des patients d'au moins 5 ans. Cependant, des complications motrices « dopa-induites », souvent sévères, telles que des fluctuations motrices (effets On/Off de déblocage/blocage) et des dyskinésies, apparaissent dans 86 % des cas après la période de « lune de miel ». Ces complications entraînent à long terme un handicap fonctionnel pour le patient qui perd peu à peu le bénéfice initial procuré par le traitement. La chirurgie (chirurgie lésionnelle ou stimulation cérébrale profonde) peut alors proposer une alternative thérapeutique aux patients pour lesquels le traitement médical dopaminergique ne permet plus de contrôler les signes moteurs et leurs fluctuations. Ainsi, la

stimulation cérébrale profonde, apparue à la fin des années 80, consiste à implanter une électrode dans des noyaux cibles du cerveau, tels que le noyau sous-thalamique, le Globus Pallidus interne et le noyau ventral intermédiaire thalamique, afin d'interférer, par des impulsions électriques de haute fréquence, avec les séquences de signaux électriques anormaux. Bien que présentant des intérêts certains, cette technique émergente reste toutefois lourde, délicate et coûteuse, ce qui en limite l'accès à un grand nombre de patients en échec thérapeutique. En outre, ses indications précises sont encore discutées, et son efficacité et sa tolérance chez les patients restent toujours à évaluer clairement.

X.1.2. Les effets d'amorçage

L'effet d'amorçage est défini comme l'influence de la présentation d'un évènement, classiquement appelé « amorce », sur le traitement d'un évènement consécutif, la « cible ». L'amorce et la cible sont présentées successivement, séparées par un intervalle relativement court (inférieur à quelques secondes) appelé « Intervalle Inter-Stimuli » (ISI ; intervalle entre la fin de présentation de l'amorce et le début de présentation de la cible). Le délai séparant le début de présentation de l'amorce du début de présentation de la cible est appelé « Stimulus Onset Asynchrony » (SOA) ou asynchronie de début des stimuli. Lorsqu'un lien unit l'amorce et la cible, l'effet d'amorçage se traduit généralement par une facilitation, qui se mesure en comparant le temps de traitement de la cible et/ou la précision des réponses à cette cible en fonction de la nature de sa relation avec l'amorce (reliée ou non). Cet effet est inversement proportionnel à la distance amorce/cible (Meyer & Schvaneveldt, 1971) : lorsque l'amorce et la cible sont liées sémantiquement (chaise – table) ou qu'elles sont identiques (table – table), le traitement de la cible est réalisé de manière plus efficace et plus rapide que lorsqu'elles ne présentent aucun lien particulier (arbre – table ; Neely, 1976, 1991 ; Segui & Grainger, 1990). La facilitation est généralement plus grande dans le cas de la répétition. En outre, l'amorçage répété est souvent examiné lorsque l'amorce et la cible possèdent une casse différente (minuscules vs. majuscules ou inversement ; table – TABLE), éliminant ainsi les effets purement perceptuels (pré-lexicaux, basés sur les caractéristiques physiques des stimuli) et amplifiant ceux basés sur la récupération des représentations lexico-sémantiques des mots en mémoire. Ces effets d'amorçage sémantique et de répétition ont été largement documentés dans le cas du traitement des mots écrits et parlés, lors de tâches aussi diverses que la décision lexicale (Jacobs et al., 1995 ; Meyer & Schaneveldt, 1971), la dénomination (Ferrand, 1996), la prononciation orale (Schacter & Church, 1992), la catégorisation

sémantique (Vriezen et al., 1995), l'identification perceptive (Masson & McLeod, 1992), ou encore la complétion de versions dégradées de cibles (Bassili et al., 1989). Des effets d'amorçage ont également été rapportés dans le traitement d'images (Ferrand et al., 1994) et de visages familiers (Bruce & Valentine, 1986).

Bien que plusieurs modèles aient été proposés pour rendre compte des effets d'amorçage sémantique et répété, l'interprétation la plus communément adoptée est celle d'un *modèle à deux composantes* (Posner & Snyder, 1975 ; Neely, 1977) : l'une fondée sur la notion de propagation de l'activation au sein d'un réseau sémantique, et l'autre sur la mise en place de stratégies de réponse. La première composante prévoit un recouvrement entre les représentations de l'amorce et de la cible : selon les théories de diffusion de l'activation (Collins & Loftus, 1975 ; McClelland & Rumelhart, 1981 ; Quillian, 1962), l'amorce activerait un concept et cette activation se propagerait, au sein du réseau sémantique, aux concepts immédiatement voisins. L'ensemble des mots/concepts soumis à cette propagation d'activation, alors considéré comme pré-activé, serait donc plus facile à traiter. Ce processus de diffusion de l'activation serait rapide, indépendant de l'attention et irrépressible (i.e. automatique, basé sur des processus non conscients). La deuxième composante fait appel à un processus, plus lent, intentionnel et contrôlé (i.e. basé sur des processus conscients), de stratégies de réponse : les participants utiliseraient l'amorce pour préparer sélectivement une réponse en fonction de la prévisibilité de la cible. La dissociation de ces processus automatique et contrôlé dans les paradigmes d'amorçage a été rendue possible grâce à la manipulation de variables telles que le nombre d'amorces liées aux cibles et le SOA. Aussi les processus contrôlés conscients seraient-ils particulièrement saillants lorsqu'une majorité d'amorces est liée aux cibles (plus grande prévisibilité de la nature de la cible) et que le SOA est suffisamment long pour mettre en place des stratégies de réponse. Une réduction du nombre d'amorces liées aux cibles et du SOA conduirait en revanche à des effets d'amorçage purement automatiques et inconscients (de Groot, 1984 ; Holcomb, 1988).

L'amorçage masqué

L'étude des processus automatiques dans la genèse des effets d'amorçage a été par la suite dominée par l'utilisation d'un nouveau paradigme : l'*amorçage subliminal masqué*. Dans ce paradigme, l'influence d'une amorce, présentée très brièvement, et immédiatement suivie d'un masque dit de « rétroaction » (séquence de lettres ou de symboles sans signification), est examinée

sur le traitement d'une cible. Bien que cette amorce ne soit généralement pas perçue consciemment par les participants, les études comportementales démontrent que, lorsqu'elle est identique ou liée sémantiquement à la cible, le traitement de cette dernière est plus efficace et plus rapide (Abrams et al., 2002 ; Dehaene et al., 1998, 2001 ; Draine & Greenwald, 1998 ; Eimer & Schlaghecken, 1998 ; Ferrand et al., 1994 ; Forster & Davis, 1984, 1991 ; Forster, 1999 ; Greenwald et al., 1989 ; Klinger et al., 2000 ; Marcel, 1980, 1983 ; Naccache & Dehaene, 2001 ; Segui & Grainger, 1990). L'une des démonstrations les plus élégantes d'effets d'amorçage subliminal masqué a été proposée par Dehaene et ses collègues (1998) dans une étude combinant EEG et IRMf. Dans une tâche de comparaison de nombres (décider si un nombre cible est inférieur ou supérieur à 5 en appuyant sur un bouton avec la main gauche ou droite), l'influence d'amorces numériques masquées a été mesurée sur le traitement de nombres cibles. Un effet d'amorçage classique a été observé puisque les temps de réponse étaient plus courts lorsque l'amorce et la cible étaient toutes deux inférieures ou supérieures à 5 et conduisaient à la même réponse motrice (essais congruents). Les enregistrements EEG du « Lateralized Readiness Potential » (LRP), reflétant l'activation des circuits moteurs latéralisés, ont révélé que les sujets, avant d'élaborer une réponse motrice appropriée à la cible, programmaient implicitement une réponse motrice compatible avec l'amorce. Les résultats obtenus en IRMf ont confirmé ce pattern de résultats en démontrant une activation des aires motrices liées au côté de réponse défini par la cible moins prononcée lors des essais incongruents que des essais congruents (i.e. activation concurrente des aires motrices compatibles avec la réponse liée à l'amorce incongruente).

Les effets d'amorçage masqué, étant générés lors de la perception inconsciente des amorces, sont généralement interprétés comme résultant, non pas d'une appréciation consciente de la nature de la relation entre amorce et cible, mais de la *mise en œuvre de processus lexico-sémantiques automatiques* (Forster & Davis, 1984 ; Marcel, 1983). En d'autres termes, seul le processus automatique et inconscient de propagation d'activation au sein du réseau sémantique pourrait rendre compte de l'amorçage masqué, la composante intentionnelle étant abolie lorsque les participants ne sont pas conscients de la présence préalable de l'amorce.

Pour résumer, les effets d'amorçage ont fait l'objet de nombreuses études, leur efficacité dans l'analyse des processus de récupération des mots en mémoire n'étant plus à démontrer. Ces effets d'amorçage, pouvant être de nature sémantique ou répétée, sont mis en évidence dans deux grands types de paradigmes : l'amorçage non masqué et l'amorçage subliminal masqué. Alors que le premier paradigme permet d'étudier les deux composantes, automatique et intentionnelle, de

l'amorçage, le deuxième rend compte de l'influence de la composante automatique d'activation lexico-sémantique sur le traitement des mots. La plupart des études menées jusqu'à présent ont examiné les effets d'amorçage chez les sujets sains ; toutefois, on constate à l'heure actuelle un intérêt croissant des chercheurs quant à l'expression de ces effets chez les patients, et notamment, dans le cas qui nous intéresse, chez les patients parkinsoniens. Nous allons à présent décrire les principaux résultats obtenus dans ces quelques études.

X.1.3. Les effets d'amorçage chez les patients parkinsoniens

L'existence, même en l'absence de démence, de troubles sémantiques subtils chez des patients parkinsoniens (Bayles et al., 1993 ; Beatty & Monson, 1989 ; Cooper et al., 1991 ; Gurd & Ward, 1989 ; Stern et al., 1993 ; Troster et al., 1995) a rapidement posé la question de l'intégrité des processus sémantiques dans la maladie de Parkinson. Le paradigme d'amorçage, permettant d'examiner les processus automatiques et contrôlés d'activation des mots en mémoire, est alors apparu comme un outil de choix dans la compréhension des déficits sémantiques des patients. L'utilisation de ce paradigme dans la maladie de Parkinson étant récente, le nombre d'études reste toutefois encore relativement faible. En outre, et à notre connaissance, la plupart des travaux se sont cantonnés aux effets d'amorçage sémantique non masqué, quatre études seulement ayant examiné les effets d'amorçage répété (Filoteo et al., 2002, 2003 ; Mari-Beffa et al., 2005 ; Wylie & Stout, 2002). Les effets d'amorçage subliminal masqué n'ont quant à eux été testés qu'à partir de stimuli visuels et non verbaux (Seiss & Praamstra, 2004, 2006). Dans la suite de cette introduction, nous décrirons les résultats obtenus dans les tâches d'amorçage sémantique et répété non masqué ayant examiné l'intégrité des composantes automatique et attentionnelle de récupération des mots en mémoire chez les patients.

Si la toute première étude menée chez les patients parkinsoniens a rapporté des effets d'amorçage sémantique de même amplitude que chez les sujets sains (Hines & Volpe, 1985), deux études ont par la suite démontré des effets plus amples chez les patients (McDonald et al., 1996 ; Spicer et al., 1994). Plus précisément, les temps de réponse des patients étaient considérablement allongés lorsque des amorces neutres, par rapport à des amorces sémantiquement liées, précédaient les cibles. Les auteurs ont alors suggéré l'existence de déficits de mise en place de stratégies de réponse adaptées en fonction de la nature des amorces : les effets accrus d'amorçage reflèteraient un déficit pour passer d'une stratégie d'accès lexical appropriée aux amorces liées à une stratégie appropriée aux amorces neutres (Brown et al., 1999). La crédibilité de cet « hyper-amorçage » a

cependant été rapidement mise à mal par la même équipe de chercheurs, ayant imputé l'effet à des problèmes méthodologiques de complexité et de structure de la tâche utilisée (Brown et al. 2002 ; voir aussi Arnott & Chenery, 1999). Aussi les effets d'amorçage sémantique des patients parkinsoniens deviennent-ils comparables à ceux des sujets sains lorsque le ratio entre les cibles mots et non-mots dans une tâche de décision lexicale est ramené à 1:1 (vs. 2:1 dans les études de Spicer et al., 1994 et McDonald et al., 1996).

A première vue, les performances des patients parkinsoniens dans les tâches d'amorçage semblent donc normales ; cependant, comme nous l'avons mentionné, l'existence de troubles sémantiques chez ces patients a conduit les auteurs à examiner plus précisément l'intégrité des mécanismes de récupération des mots en mémoire. Les études récentes, grâce à une méthodologie plus fine, se sont donc attachées à dissocier les processus automatiques et contrôlés (en faisant varier le SOA par exemple), mais encore à ce jour, le sujet donne lieu à controverse. Alors que certains postulent en faveur d'une activation sémantique intacte (Chertkow et al., 1992 ; Filoteo et al., 2003), d'autres suggèrent que les processus d'accès à l'information sémantique, plutôt que la connaissance sémantique proprement dite, soient altérés (Angwin et al., 2005 ; Arnott et al., 2001 ; Copland et al., 2000). Dans une tâche où le SOA et la proportion d'amorces liées aux cibles étaient manipulés, Arnott et al. (2001) ont par exemple mis en évidence une *activation sémantique automatique retardée* chez les patients (i.e. initiation et déclin plus lents avec un SOA court et une faible proportion d'amorces liées), mais dont le niveau était normal par rapport à des sujets sains, ainsi qu'un *déficit des processus attentionnels contrôlés* (i.e. pas de sensibilité des patients aux variations de proportion d'amorces liées avec des SOA plus longs). Angwin et al. (2005) ont corroboré ces données en démontrant des effets d'amorçage différents chez des patients parkinsoniens, par rapport à des sujets témoins, à la fois lorsque le SOA était court et long, suggérant une *atteinte des composantes automatique et intentionnelle* respectivement. Dans une tâche d'amorçage sémantique multiple (i.e. deux amorces précédant une cible), l'amplitude des effets diminuait en effet chez les sujets sains à mesure que le SOA augmentait, alors que ce résultat n'était pas obtenu chez les patients. Les auteurs ont alors suggéré que *l'activation sémantique automatique soit maintenue plus longtemps* chez ces derniers (i.e. déclin d'activation plus lent). En outre, aucun effet d'amorçage n'a été observé chez les patients lorsque le SOA était court et que seule la première amorce était liée à la cible, indiquant une forte susceptibilité à l'information non pertinente fournie par la seconde amorce non liée. Enfin, un déclin des processus contrôlés a été suggéré suite à l'absence d'effet d'amorçage sémantique avec un SOA long chez les patients, et non chez les sujets sains.

Les résultats de ces deux études révèlent donc une atteinte des deux composantes, automatique et intentionnelle, de l'activation sémantique chez les patients parkinsoniens. L'accès à l'information sémantique serait altéré, alors que la structure même de cette information serait intacte (Arnott et al., 2001 ; Angwin et al., 2005), et les patients ne mettraient pas en place de stratégies de réponse en fonction de la relation entre les amorces et les cibles (Arnott et al., 2001). En outre, ils s'accordent avec les études ayant rapporté une influence de la dopamine et du striatum sur l'intégrité et la vitesse de traitement de l'information (Angwin et al., 2004 ; Cepeda & Levine, 1998 ; Harrington et al., 1998 ; Kischka et al., 1996 ; Poldrack et al., 2001 ; Schubotz et al., 2000). D'une part, l'activation sémantique (initiation et déclin) est plus précoce chez des sujets sains ayant ingéré de la dopamine, suggérant que celle-ci module les aspects automatiques et attentionnels de l'activation sémantique selon une dynamique temporelle bien précise (Angwin et al., 2004). D'autre part, et toujours suite à la prise de dopamine chez des sujets sains, Kishcka et al. (1996) ont décrit une modulation des effets d'amorçage, reflétant la capacité du neurotransmetteur à augmenter le rapport signal/bruit de traitement de l'information dans les réseaux neuronaux, et par conséquent à faciliter l'accès à cette information. Chez les patients parkinsoniens, la déplétion en dopamine conduirait à une *altération de ce ratio signal/bruit* (Bloxham et al., 1987 ; Cepeda & Levine, 1998 ; Cooper et al., 1994 ; Kischka et al., 1996), *la susceptibilité au bruit neuronal étant accrue*. Autrement dit, la faible production de dopamine dans la maladie de Parkinson se traduirait par des difficultés à distinguer les signaux corticaux pertinents pour traiter correctement l'information.

Les études ayant examiné les effets d'amorçage répété chez les patients parkinsoniens (Filoteo et al., 2002, 2003 ; Mari-Beffa et al., 2005 ; Wylie & Stout, 2002) sont venues étayer les résultats obtenus sur l'amorçage sémantique. D'une part, Filoteo et al. (2003), ayant décrit des effets plus prononcés chez les patients lorsqu'un SOA court séparait les amorces et les cibles, ont proposé que *les processus d'activation des représentations lexicales des mots soient altérés*. Plus particulièrement, ils ont interprété leur effet d' « hyper-amorçage » comme reflétant une *persistance anormale de l'activation des représentations lexicales des amorces en mémoire* (en accord avec Angwin et al., 2005 et Arnott et al., 2001 pour les activations sémantiques). D'autre part, Mari-Beffa et al. (2005) ont révélé des effets d'amorçage répété inversés chez des patients parkinsoniens et des sujets témoins, dans une tâche où ces effets étaient mesurés à partir de mots distracteurs, liés ou non aux cibles, que les sujets devaient ignorer. Ainsi, alors que les sujets sains ignoraient et inhibaient l'information relative à ces distracteurs, nécessitant ensuite une réactivation de cette même information si la cible était identique (i.e. temps de réponse plus longs), les patients ne semblaient pas ignorer cette information, mais au contraire en bénéficier : la représentation lexico-sémantique du distracteur n'était pas inhibée mais fortement activée (i.e. temps de réponse réduits

pour une cible identique au distracteur). Ces résultats, conformément à ceux de Angwin et al. (2005), suggèrent donc un *défaut d'inhibition de l'information non pertinente dans la maladie de Parkinson* (Filoteo et al., 2002 ; Henik et al., 1993 ; Wylie & Stout, 2002). Cette susceptibilité à l'interférence a également été rapportée pour du matériel visuel non verbal (Seiss & Praamstra, 2004, 2006).

En conclusion, les premières études d'amorçage menées chez les patients parkinsoniens ont rapporté des effets comparables à ceux observés chez les sujets sains pourvu que les paradigmes soient construits de manière adaptée (i.e. ratio mots/non-mots égal à 1, allègement de la complexité de la tâche). Toutefois, des études plus sophistiquées ayant dissocié les composantes automatique et contrôlée de l'amorçage ont révélé des patterns quelque peu différents. Ainsi, le décours temporel d'activation sémantique ou lexicale automatique semble altéré (activation retardée ou plus lente), la structure même de l'information lexico-sémantique étant par contre intacte. En outre, des atteintes de la composante contrôlée ont été mises en évidence, suggérant des difficultés à mettre en place des stratégies de réponse en fonction de la nature des amorces. Comme nous l'avons mentionné plus haut, les résultats restent cependant controversés, et les études n'ont pas encore examiné toutes les facettes de l'amorçage, les données sur l'amorçage subliminal masqué manquant cruellement. Les recherches futures ont donc encore beaucoup à faire pour tenter de comprendre les mécanismes sous-jacents aux effets d'amorçage chez les patients parkinsoniens.

X.2. Présentation de l'étude et hypothèses

La présente étude avait pour but de déterminer dans quelle mesure l'intégrité des régions et circuits moteurs est nécessaire au traitement des verbes d'action. Si ces régions jouent un rôle crucial dans la récupération de ces mots, une pathologie de la motricité telle que la maladie de Parkinson devrait se traduire par des difficultés subtiles à traiter les mots d'action. Afin de tester cette hypothèse, nous avons comparé les effets d'amorçage répété masqué, chez des patients parkinsoniens non déments et des sujets sains, dans une tâche de décision lexicale comprenant des verbes d'action et des noms concrets. Les patients ont été testés en deux sessions identiques, à jeun de traitement dopaminergique (OFF) et après la prise L-Dopa (ON), censée améliorer les performances motrices, afin de déterminer si une réduction des troubles moteurs était corrélée à de meilleures performances de traitement des verbes d'action. Alternativement, une amélioration des performances des patients en ON pour les deux catégories de mots reflèterait simplement la capacité

de la dopamine à augmenter la vitesse de traitement de l'information. Le choix du paradigme d'amorçage *répété* a été motivé par la robustesse de ses effets, optimisant ainsi les chances de les faire émerger chez les patients ; en outre, l'amorçage était *masqué,* et le *SOA court*, permettant de cibler précisément les processus automatiques d'activation lexico-sémantique, et de négliger les processus conscients stratégiques. Afin que les différences potentielles de performances entre les patients et les sujets contrôles ne puissent être imputées à des problèmes méthodologiques tels qu'un biais en faveur des réponses pour les cibles « mots », le ratio entre les cibles mots et pseudo-mots était de 1.

Nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle une implication notable, voire nécessaire, des réseaux moteurs dans les processus de traitement des verbes d'action devrait se traduire par des déficits d'activation lexico-sémantique de ces mots en mémoire chez les patients parkinsoniens privés de traitement dopaminergique. Conformément aux modèles de l'apprentissage « hebbien » (Pulvermüller, 2001a, 2005a) et du système miroir (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Gallese & Lakoff, 2005 ; Tettamanti et al., 2005), le traitement des verbes d'action reposerait en effet sur les régions prémotrices et motrices impliquées dans l'exécution et la reconnaissance des actions désignées par ces mots. Ainsi, si les régions et circuits moteurs jouent un rôle majeur dans la compréhension des verbes d'action, une atteinte de la boucle motrice contrôlant les mouvements volontaires, comme dans la maladie de Parkinson, devrait conduire à une réduction, voire une suppression, des effets d'amorçage pour ces mots, comparés à des noms concrets, et par rapport à des sujets sains témoins. En d'autres termes, si les représentations neuronales des verbes d'action sont ancrées, au moins en partie, dans les cortex moteur et prémoteur appartenant à la boucle frontale motrice, les troubles moteurs des patients parkinsoniens pourraient engendrer un déficit d'accès automatique aux représentations lexico-sémantiques des amorces « verbes », réduisant alors l'influence facilitatrice de ces amorces sur l'identification des cibles « verbes ». De tels résultats corroboreraient l'hypothèse d'un rôle capital des circuits de l'action dans le traitement des mots d'action.

X.3. Matériel et méthodes

X.3.1. Participants

Dix patients parkinsoniens (6 hommes et 4 femmes) d'âge compris entre 49 et 79 ans (âge moyen = 62.25 ans) et 10 sujets sains témoins (6 hommes et 4 femmes) d'âge compris entre 52 et 80 ans (âge moyen = 62.4 ans) ont participé à cette expérience. Les deux groupes de sujets étaient appariés en termes d'âge, de sexe et de niveaux scolaire et socioprofessionnel. Tous étaient de langue maternelle française et avaient une vision normale ou corrigée. Les sujets étaient droitiers (scores compris entre 0.7 et 1 au test de latéralité manuelle d'Edimbourg, score moyen = 0.897, Oldfield, 1971). Tous les participants ont signé une « note d'information destinée aux sujets volontaires » ainsi qu'un « consentement éclairé de participation » préalablement à l'expérience. Aucun sujet témoin ne présentait d'antécédent psychiatrique ni neurologique.

X.3.2. Evaluation des patients parkinsoniens

Les patients étaient hospitalisés pour un test à la L-Dopa, lequel constituait un bilan pré-chirurgical de stimulation cérébrale profonde du noyau sous-thalamique (un patient a été opéré à l'heure actuelle, et une chirurgie est prévue en 2007 pour un autre) ou une rééquilibration de leur traitement. Leurs symptômes satisfaisaient les critères du UK Parkinson's Disease Brain Bank (Gibb & Lees, 1988) utilisé pour diagnostiquer une maladie de Parkinson idiopathique. Aucun patient n'avait d'antécédent psychiatrique. Leur maladie de Parkinson avait débuté depuis 9.9 ans en moyenne (durée moyenne de la lune de miel = 5.5 ans) ; les patients étaient donc au 2ème stade de la maladie (i.e. fluctuations motrices). Ils présentaient une bonne dopa-sensibilité (à l'exception de P7 dont la maladie a été diagnostiquée très récemment, en juillet 2005), et étaient tous sous traitement dopaminergique (Modopar 125 et/ou 250).

Les patients ont réalisé l'expérience en deux sessions identiques au cours de la même journée : en OFF en début de matinée (à jeun de L-Dopa depuis la veille au soir), et en ON en fin de matinée (prise de 2 ou 3 comprimés de Modopar 125[18] dispersible, soit 200 à 300 mg de L-Dopa - attente de 45 min environ après la prise médicamenteuse pour effectuer la 2ème session).

[18] Le Modopar 125 est une association de L-Dopa (100 mg), le principe actif, et d'inhibiteur de la décarboxylase périphérique (25 mg), permettant à la L-Dopa de ne pas être dégradée avant d'atteindre le cerveau. 1 comprimé de Modopar 125 = 100 mg de L-Dopa.

Leurs performances motrices ont été évaluées par le médecin à l'aide du test UPDRS (Unified Parkinson Disease Rating Scale ; Fahn & Elton, 1987) en OFF et en ON. Cette échelle d'évaluation comporte 6 sections utilisables séparément ; dans notre étude, seule la partie III, consistant en un examen moteur de 27 items (tremblements, rigidité, akinésie, posture etc.), a été utilisée (Annexe 5.A pour un exemplaire du test). Les scores s'échelonnent de 0 pour un sujet sain, à théoriquement 108, ce score n'étant toutefois jamais atteint même chez un patient évolué. En dessous de 12, les patients sont au stade de lune de miel ; en dessous de 30, la gêne est souvent peu importante ; entre 30 et 80, la gêne fonctionnelle est par contre sévère. Les scores des patients à ce test étaient en moyenne de 33.1 en OFF (compris entre 23.5 et 44) et 16.75 en ON (compris entre 5.5 et 27), confirmant leur bonne dopa-sensibilité.

Les patients ont également été testés par l'expérimentateur à l'aide des tests neuropsychologiques suivants (en accord avec la neuropsychologue du service, Mme Klinger) :

- l'échelle D.R.S de MATTIS (Mattis, 1973, 1988 ; Schmidt et al., 1994), échelle d'efficience cognitive globale adaptée aux démences sous-cortico-frontales. Elle comprend 22 items qui explorent l'attention, l'imitation, les praxies visuo-constructives, la mémoire et les capacités de raisonnement. Le score final est de 144, un score inférieur à 130 étant considéré comme anormal (l'interprétation doit néanmoins tenir compte du niveau culturel du patient ainsi que du score obtenu à la BREF décrite ci-dessous). Le score moyen obtenu par les patients était de 133.5 ± 4 (scores compris entre 127 et 139).
- la BREF (Batterie Rapide d'Evaluation Frontale ; Dubois et al., 2000), qui permet d'évaluer succinctement les fonctions exécutives des patients. Cette échelle explore le raisonnement abstrait, la flexibilité mentale, les séquences motrices, la résistance aux interférences, le contrôle inhibiteur et l'autonomie environnementale. Le score maximal est de 18, un score inférieur à 15 traduisant la présence de troubles exécutifs (le score « limite » peut être descendu à 13 selon le niveau socio-éducatif des patients et selon le score obtenu à la MATTIS). Le score des patients était en moyenne de 13.6 ± 1.9 (scores compris entre 10 et 16).
- l'inventaire de dépression BECK (IDB, Beck et al., 1961, 1979), outil donnant une estimation quantitative de l'intensité des sentiments dépressifs. Il comprend 21 items de symptômes et d'attitudes décrivant une manifestation comportementale spécifique de la dépression. Les items se présentent sous la forme de quatre propositions parmi lesquelles le sujet doit faire un choix. Des scores variant de 0 (absence de symptôme) à 3 (symptôme présent de façon intensive) sont attribués à chaque proposition selon le degré de gravité du symptôme. La sommation des items varie entre 0 et 63. Les résultats sont

classés en catégories (Beck et al., 1988) : de 0 à 9, absence de dépression ; de 10 à 18, de légèrement à modérément dépressif ; de 19 à 29, de modérément à gravement dépressif ; de 30 à 63, gravement dépressif. Les patients ont obtenu un score moyen de 16.8 ± 6.4 (scores compris entre 6 et 28).

Notez que les scores minimaux aux tests de la MATTIS et de la BREF n'ont pas été obtenus par le même patient. En outre, les scores moyens des patients ne semblent pas indiquer de déficits marqués des fonctions cognitives, malgré la présence de symptômes dépressifs modérés à graves (scores compris entre 20 et 28) chez 4 patients.

X.3.3. Stimuli

Cent quarante mots (70 verbes d'action et 70 noms concrets) identiques à ceux de l'étude 3 ont été utilisés dans cette expérience (Annexe 4). Pour rappel, ces mots étaient appariés en termes de fréquence d'occurrence, de nombres de lettres et de syllabes, de fréquence des bigrammes et des trigrammes, d'AoA et d'imageabilité (Tableau 10.1).

Cent quarante pseudo-mots, construits en changeant une lettre d'un nom ou verbe de la langue française, et en respectant les règles orthographiques légales de cette langue, ont été ajoutés à la liste des mots pour réaliser la tâche de décision lexicale (Annexe 5.B). Les pseudo-mots pouvaient constituer soit des « pseudo-noms » (n = 70) soit des « pseudo-verbes » (n = 70), et étaient tous prononçables. Ils étaient appariés aux mots sur des variables lexicales telles que les nombres de lettres et de syllabes, et la fréquence des bigrammes et des trigrammes (Tableau 10.1). Les « pseudo-verbes » étaient en outre appariés aux verbes en terme de terminaison des mots, à savoir qu'un nombre comparable d'items appartenant à l'une ou l'autre catégorie (61/70 et 59/70 respectivement) se terminaient par « -er ».

	NOMS	VERBES	ANOVA (par items)	PSEUDO-MOTS	ANOVA (par items)
FQ	10.53	10.4	[F(1,138) = .001 ; p = ns]	-	-
LETT	6.57	6.57	*****	6.57	*****
SYLL	2.11	2.24	[F(1,138) = 1.737 ; p = ns]	2.21	[F(1,278) = .190 ; p = ns]
BIGR	4109	4676	[F(1,138) = 1.842 ; p = ns]	4379	[F(1,278) = .003 ; p = ns]
TRIG	505	571	[F(1,138) = .532 ; p = ns]	472	[F(1,278) = 1.27 ; p = ns]
AdA	4.38	4.11	[F(1,138) = 1.556; p = ns]	-	-
IMAG	4.48	4.22	[F(1,138) = 3.196; p = ns]	-	-

Tableau 10.1 : Valeurs moyennes de la fréquence d'occurrence (FQ), du nombre de lettres (LETT), du nombre de syllabes (SYLL), de la fréquence des bigrammes (BIGR) et des trigrammes (TRIG), de l'AdA et de l'imageabilité (IMAG) pour les 140 noms concrets et verbes d'action et les 140 pseudo-mots. Les résultats des ANOVAs sont reportés dans les 3ème et 5ème colonnes du tableau.

Dans le but de tester les effets d'amorçage, des items amorces qui étaient soit les mêmes 140 mots et 140 pseudo-mots que les items cibles précédemment décrits, soit 2*140 non-mots (les 140 items utilisés dans l'étude 3 et 140 items supplémentaires) ont été introduits dans l'expérience (Annexes 4 et 5.B). Afin d'éviter de présenter chaque item cible deux fois au cours de l'expérience, nous avons construit deux listes expérimentales correspondant à deux sous-groupes de participants parmi les témoins et les patients. Pour le premier sous-groupe, dans chaque condition (noms, verbes, pseudo-noms et pseudo-verbes), la première moitié des items était précédée d'une amorce identique, et la deuxième moitié d'une amorce différente. Pour le deuxième sous-groupe, les conditions étaient inversées, à savoir que la deuxième moitié des items était précédée d'amorces identiques, et la première moitié d'amorces différentes.

Les items amorces étaient écrits en lettres majuscules et les items cibles en lettres minuscules, à l'encre blanche sur fond noir, dans la police Book Antiqua, de taille 80 points.

X.3.4. Procédure

Le script de l'expérience a été réalisé grâce au logiciel E-Prime 1.1 (Psychology Software Tools, Inc, 2002), et l'expérience elle-même était présentée à partir d'un PC portable. L'expérience se déroulait dans la chambre d'hôpital des patients et dans une salle d'attente pour les sujets témoins, dans lesquelles l'expérimentateur restait avec les participants pendant toute la durée des tests. Les consignes de l'expérience étaient écrites sur l'ordinateur et l'expérimentateur les lisait à haute voix avec les sujets afin de s'assurer qu'ils comprennent bien la procédure.

Chaque essai commençait par la présentation d'une croix de fixation centrale, pendant 500 ms, que les participants devaient fixer attentivement. Après l'apparition d'un masque composé de symboles (#) pendant 100 ms, un item amorce, qui était soit un mot/pseudo-mot soit un non-mot était présenté de manière subliminale pendant 50 ms. Cette amorce était immédiatement suivie d'un deuxième masque identique au précédent. Enfin, un stimulus cible, qui était soit un mot soit un pseudo-mot, était présenté et restait affiché à l'écran jusqu'à ce que le participant indique, en appuyant sur l'un de deux boutons prédéfinis du clavier, si ce stimulus était un mot de la langue française ou non. La procédure expérimentale est résumée sur la Figure 10.5. L'ISI de l'expérience était de 100 ms et le SOA de 150 ms. Les participants avaient pour consigne de donner leur réponse le plus rapidement et précisément possible. Pour la moitié des participants, la réponse pour les mots était donnée en appuyant sur un bouton avec la main droite et la réponse pour les pseudo-mots en

appuyant sur un bouton avec la main gauche. Les consignes étaient inversées pour l'autre moitié des participants. Chaque stimulus n'était présenté qu'une seule fois au cours de l'expérience, et la présentation des stimuli était randomisée entre les sujets. Une phase d'entraînement composée de 5 mots et 5 pseudo-mots (différents des stimuli expérimentaux) précédait la phase expérimentale. A la fin de l'expérience, l'expérimentateur demandait aux sujets, sans les influencer, s'ils avaient identifié les stimuli précédant l'item cible.

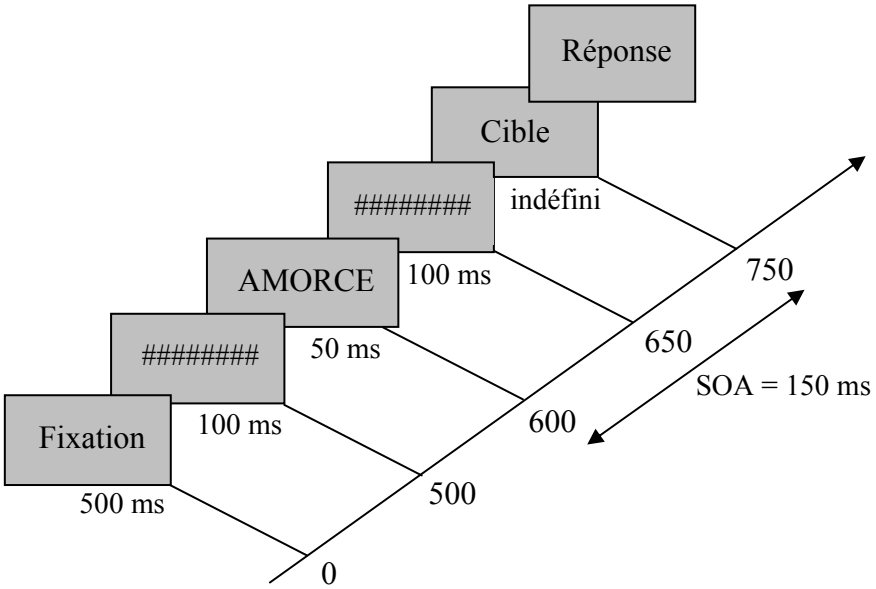


Figure 10.5 : ***Procédure.*** Les stimuli sont representés par les rectangles gris. Les nombres reportés sous chaque boîte indiquent la durée de présentation de ces stimuli. L'axe oblique à droite illustre la séquence temporelle des stimuli. Chaque valeur notée sur cet axe indique le moment de début de présentation du stimulus correspondant (le temps 0 correspond au début de présentation de la croix de fixation).

X.3.5. Analyses statistiques

Les temps de réponse (en millisecondes) ainsi que la précision des réponses (pourcentage d'erreurs) ont été mesurés. Seuls les essais correspondant aux réponses attendues (rejets corrects des pseudo-mots et acceptations correctes des mots) ont été pris en considération dans l'analyse des temps de réponse. En outre, les stimuli ayant occasionné des latences de réponse non comprises dans l'intervalle défini par le calcul de la moyenne +/- 2.5 fois l'écart type ont été rejetés de ces analyses (6.69 % des essais au total – OFF et ON – pour les patients et 4.36 % pour les témoins).

Les résultats comportementaux ont été analysés à l'aide d'ANOVAs en mesures répétées afin de tester les effets principaux de différents facteurs – Lexicalité des stimuli (mots vs. pseudo-mots), Catégorie de mots (noms vs. verbes), Nature de l'Amorce (identique vs. différente) et Phase pour les patients (OFF vs. ON) – mais aussi les interactions éventuelles entre ces facteurs. La nature des

interactions significatives a été examinée à l'aide de tests post-hoc de Newman-Keuls. Le détail des analyses est donné ci-dessous.

- *Mots et pseudo-mots*

La précision et les temps de réponse pour les mots (verbes d'action et noms concrets) et pseudo-mots ont d'abord été calculés individuellement puis moyennés pour tous les sujets témoins d'une part, et pour tous les patients parkinsoniens (phases OFF et ON) d'autre part. Des ANOVAs en mesures répétées incluant le facteur Lexicalité à l'intérieur de chaque groupe de sujets ont été réalisées.

- *Effets de catégorie et d'amorçage répété*

Afin d'examiner les effets de catégorie et d'amorçage répété, nous avons, pour les mots uniquement, comparé les temps de réponse et taux d'erreurs moyens des participants en fonction de la catégorie et de la nature des amorces pour chaque groupe de sujets (témoins, patients en OFF et patients en ON), à l'aide d'ANOVAs en mesures répétées à deux facteurs principaux (Catégorie et Amorce). Quatre conditions principales ont donc été comparées :

- amorce verbe – cible verbe
- amorce nom – cible nom
- amorce non-mot – cible verbe
- amorce non-mot – cible nom

Par ailleurs, et pour les patients uniquement, des analyses de régression simple ont permis d'examiner la corrélation entre les scores moteurs au test UPDRS en OFF et en ON et les effets d'amorçage. Ces analyses ont également été effectuées pour les autres tests neuropsychologiques (MATTIS, BREF, BECK).

- *Comparaison des phases OFF et ON chez les patients*

Afin de déterminer si la prise de Modopar dispersible affectait les performances des patients, des ANOVAs portant sur les facteurs Phase et Lexicalité d'une part, et Phase, Catégorie et Amorce d'autre part ont été réalisées. Les temps de réponse et taux d'erreurs moyens des patients ont donc pu être comparés entre les deux sessions de l'expérience, pour les mots et pseudo-mots, les noms et verbes, et les effets d'amorçage répété.

- *Comparaison des patients parkinsoniens et des sujets témoins*

De la même manière, les résultats obtenus pour les deux groupes de sujets ont été comparés d'abord entre témoins et patients en phase OFF, puis entre témoins et patients en ON, à l'aide d'ANOVAs en mesures répétées à un facteur inter-sujets (Groupe) et trois facteurs intra-sujets (Lexicalité, Catégorie et Amorce).

Les résultats sont d'abord présentés pour les sujets témoins puis pour les phases OFF et ON chez les patients parkinsoniens. Une comparaison des deux groupes de sujets est enfin proposée.

X.4. Résultats

Aucun participant n'a rapporté avoir identifié les amorces. Deux patients, ayant mal réagi à la prise de Modopar dispersible après la phase OFF (blocage), n'ont pas réalisé la tâche de décision lexicale en phase ON. En outre, aucun effet du facteur sous-groupe (en fonction de la liste expérimentale) n'ayant été observé pour les deux groupes de sujets, nous avons analysé les données sans tenir compte de cette variable.

X.4.1. Sujets sains témoins

Au total, 12.4 % des essais ont été exclus des analyses (3.3 % pour les noms, 2.9 % pour les verbes et 6.2 % pour les pseudo-mots).

- *Mots et Pseudo-mots*

Une ANOVA réalisée sur l'ensemble des 140 mots et 140 pseudo-mots a révélé un effet significatif de la Lexicalité des stimuli, les temps de réponse étant plus longs pour les pseudo-mots que pour les mots (1081 ms ±283 vs. 791 ms ±136 respectivement ; Tableau 10.2 et Figure 10.6). Ce facteur a influencé de la même manière la précision des réponses, à savoir que les sujets témoins commettaient plus d'erreurs pour identifier les pseudo-mots (3.21 % ±1.9) que les mots (1.14 % ±0.9).

	Temps de réponse	Précision des réponses
Effet de Lexicalité	[F (1, 9) = 25.79 ; p = .0007]	[F (1, 9) = 11.45 ; p = .0081]
Effet de Catégorie	[F (1, 9) = 4.078 ; p = ns]	[F (1, 9) =.231 ; p = ns]
Effet d'Amorce	[F (1, 9) = 15.29 ; p = .0036]	[F (1, 9) = .231 ; p = ns]
Interaction C*A	[F (1, 9) = 1.488 ; p = ns]	[F (1, 9) = 1 ; p = ns]

Tableau 10.2 : ***Sujets témoins.*** Résultats des ANOVAs en mesures répétées portant sur les facteurs Lexicalité, et Catégorie (C) et Amorce (A), pour les mots et pseudo-mots, et les noms et verbes respectivement, pour les temps et la précision des réponses. Les analyses pour lesquelles une différence significative entre les conditions testées a été obtenue sont notées en rouge. (ns), non significatif.

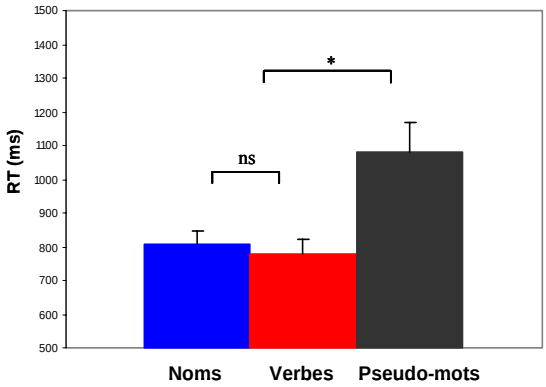


Figure 10.6 : ***Sujets témoins.*** Temps de réponse moyens pour les noms concrets (en bleu), les verbes d'action (en rouge) et les pseudo-mots (en gris). (*), significatif ; (ns), non significatif.

- *Effets de catégorie et d'amorçage répété des sujets témoins*

L'ANOVA à deux facteurs (Catégorie et Amorce) réalisée sur les temps de réponse moyens n'a révélé aucun effet significatif de la Catégorie, indiquant des performances comparables pour les noms concrets (806 ms ±132) et les verbes d'action (776 ms ±144 ; Tableau 10.2 et Figure 10.6). Ce facteur n'a pas non plus influencé la précision des réponses, les taux d'erreurs étant identiques pour les noms (1 % ±1.2) et les verbes (1.28 % ±1.4 ; Tableau 10.2).

Le facteur Amorce a par contre influencé les performances des sujets, les temps de réponse moyens étant plus courts lorsque des amorces identiques précédaient les cibles (768 ms ±150), comparées à des amorces différentes (813.5 ms ±126 ; Tableau 10.2). Les taux d'erreurs n'étaient pas affectés par ce facteur (1.28 % ±1 pour les amorces identiques vs. 1 % ±1.5 pour les amorces différentes).

Enfin, aucune interaction n'a été observée entre les facteurs Catégorie et Amorce, indiquant que la nature de l'amorce a affecté *de la même manière* les temps de réponse pour les noms concrets et les verbes d'action (différences des performances avec une amorce différente et une amorce identique = 51 ms et 40 ms respectivement ; Figure 10.7). Les temps de réponse moyens des sujets

sains étaient donc significativement plus courts lorsqu'une amorce identique précédait une cible, par rapport à une amorce différente, que celle-ci soit un nom (780 ms ±144 vs. 831 ms ±124 respectivement) ou un verbe (756 ms ±155 vs. 796 ms ±133 respectivement). Aucune interaction n'a été observée lors de l'analyse des taux d'erreurs (pour les noms : .85 % ±1.9 avec une amorce identique et 1.14 % ±2 avec une amorce différente ; pour les verbes : 1.71 % ±1.5 et .85 % ±1.9 respectivement).

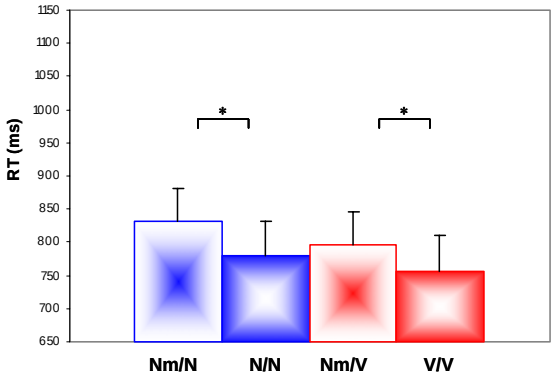


Figure 10.7 : ***Effets d'amorçage répété pour les noms et les verbes chez les sujets témoins.*** Les temps de réponse moyens sont reportés en fonction de la nature de l'amorce (différente ou identique) pour chaque catégorie de mots. Nm/N, paire non-mot/nom ; N/N, paire nom/nom ; Nm/V, paire non-mot/verbe ; V/V, paire verbe/verbe. (*) indique une différence significative entre les conditions ; (ns), non significatif.

X.4.2. Patients parkinsoniens

X.4.2.1 Phase « OFF »

Au total, 15.8 % des essais ont été exclus des analyses (3.5 % pour les noms, 2 % pour les verbes et 10.3 % pour les pseudo-mots).

- *Mots et Pseudo-mots*

Une comparaison des temps de réponse moyens obtenus pour les 140 mots et 140 pseudo-mots a révélé un effet significatif du facteur Lexicalité, indiquant que les patients étaient plus longs à identifier les pseudo-mots (1254 ms ±327) que les mots (975 ms ±163 ; Tableau 10.3 et Figure 10.8). Ce facteur n'a toutefois pas influencé la précision des réponses, à savoir que les taux d'erreurs étaient comparables pour les deux types de stimuli (6.57 % ±3.4 pour les pseudo-mots vs. 4.64 % ±4.3 pour les mots).

	Temps de réponse	Précision des réponses
Effet de Lexicalité	[F (1, 9) = 11.06 ; p = .0089]	[F (1, 9) = 1.39 ; p = ns]
Effet de Catégorie	[F (1, 9) = .042 ; p = ns]	[F (1, 9) = 12.12 ; p = .0069]
Effet d'Amorce	[F (1, 9) = 41.32 ; p < .0001]	[F (1, 9) = .233 ; p = ns]
Interaction C*A	[F (1, 9) = 6.71 ; p = .0290]	[F (1, 9) = .086 ; p = ns]

Tableau 10.3 : ***Phase OFF.*** Résultats des ANOVAs en mesures répétées portant sur le facteur Lexicalité pour les mots et pseudo-mots, et sur les facteurs Catégorie (C) et Amorce (A) pour les noms concrets et les verbes d'action, pour les temps et la précision des réponses. Les analyses pour lesquelles une différence significative a été obtenue entre les conditions testées sont notées en rouge. Résultats de l'analyse post-hoc de Neuman-Keuls précisant la nature de l'interaction C*A : noms, [F (1, 9) = 17.811 ; p = .0022] ; verbes, [F (1, 9) = .445 ; p = ns]. (ns), non significatif.

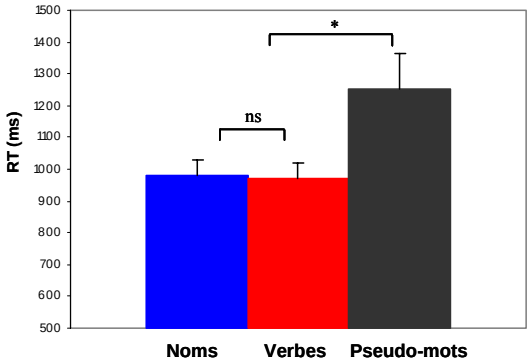


Figure 10.8 : ***Patients en phase OFF.*** Temps de réponse moyens pour les noms concrets (en bleu), les verbes d'action (en rouge) et les pseudo-mots (en gris). (*), significatif ; (ns), non significatif.

- *Effets de catégorie et d'amorçage répété en OFF*

D'abord, aucun effet de la Catégorie n'a été obtenu sur les temps de réponse moyens des patients, indiquant des temps de réponse comparables pour les noms concrets (982 ms ±156) et les verbes d'action (968 ms ±161; Tableau 10.3 et Figure 10.8). L'analyse réalisée sur la précision des réponses a révélé un effet significatif de ce facteur, les taux d'erreurs étant supérieurs pour les noms (6.57 % ±5.3) en regard des verbes (2.71 % ±3.9 ; Tableau 10.3). L'importante variabilité entre les sujets incite néanmoins à considérer ce dernier résultat avec précaution.

Ensuite, le facteur Amorce a influencé significativement les performances des patients, les temps de réponse moyens étant globalement plus courts lorsque les amorces étaient identiques aux cibles (953 ms ±163) par rapport à des amorces différentes (997 ms ±152; Tableau 10.3). Aucune influence de ce facteur n'a en revanche été observée sur la précision des réponses, les patients commettant autant d'erreurs lorsque les cibles étaient précédées d'amorces identiques (5 % ±4) et différentes (4.29 % ±5.6).

Enfin, *l'interaction Catégorie*Amorce s'est révélée significative*, à savoir que les effets d'amorçage, soit la différence des temps de réponse moyens entre les amorces différentes et

identiques, étaient plus prononcés pour les noms concrets (81.1 ms) que pour les verbes d'action (6.3 ms ; Tableau 10.3 et Figure 10.9). Une analyse post-hoc par test de Newman-Keuls a en effet rapporté que les patients répondaient significativement plus rapidement lorsqu'un nom concret était précédé d'une amorce « nom » (941 ms ±163) plutôt que d'une amorce « non-mot » (1022 ms ±155 ; [F (1, 9) = 17.811 ; p = .0022]). A l'inverse, les performances des patients pour les verbes d'action n'étaient pas affectées par la nature de l'amorce présentée (965 ms ±171 avec une amorce identique vs. 972 ms ±153 avec une amorce différente ; [F (1, 9) = .445 ; p = ns]). L'analyse de la précision des réponses n'a mis en évidence aucune influence significative de cette interaction entre Catégorie et Amorce, les taux d'erreurs étant comparables entre les cibles précédées d'amorces identiques et différentes à la fois pour les noms (7.14 % ±7.8 vs. 6 % ±5.8 respectivement) et pour les verbes (2.86 % ±4 vs. 2.57 % ±4.5 respectivement ; Tableau 10.3).

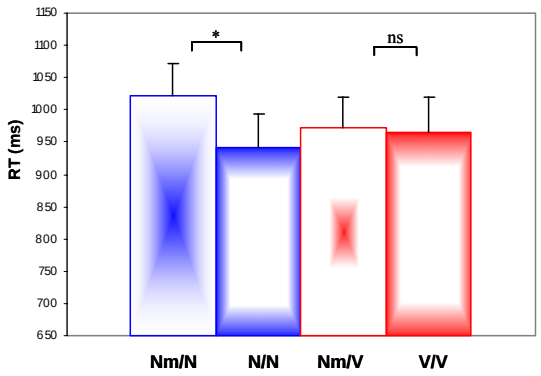


Figure 10.9 : ***Effets d'amorçage répété pour les noms concrets et les verbes d'action chez les patients en OFF***. Les temps de réponse moyens des patients sont rapportés pour les noms et les verbes précédés d'amorces différentes ou identiques. Nm/N, paire non-mot/nom ; N/N, paire nom/nom ; Nm/V, paire non-mot/verbe ; V/V, paire verbe/verbe. (*) indique une différence significative entre les conditions ; (ns), non significatif.

- *Analyses de régression*

L'analyse de régression simple entre les effets d'amorçage des patients pour les noms concrets et les verbes d'action et les scores obtenus au test UPDRS en OFF n'a révélé aucune corrélation significative pour les deux catégories de mots. De la même manière, les performances obtenues aux tests de la MATTIS, de la BREF et de la BECK n'étaient pas corrélées avec les effets d'amorçage des patients en OFF.

X.4.2.2. Phase « ON »

Les résultats en phase ON sont présentés pour 8 patients. Au total, 14.2 % des essais ont été rejetés des analyses (3.5 % pour les noms, 2.4 % pour les verbes et 8.3 % pour les pseudo-mots).

- *Mots et Pseudo-mots*

De la même manière qu'en phase OFF, le facteur Lexicalité s'est révélé significatif, les temps de réponse moyens des patients étant plus longs pour les pseudo-mots (1190 ms ±257) que pour les mots (883 ms ±122 ; Tableau 10.4 et Figure 10.10). La comparaison des pourcentages d'erreurs moyens dans ces deux conditions a également mis en évidence que les patients commettaient significativement plus d'erreurs pour identifier les pseudo-mots (7.95 % ±5.9) que les mots (3.12 % ±2.7 ; Tableau 10.4).

	Temps de réponse	Précision des réponses
Effet de Lexicalité	[F (1, 9) = 18.34 ; p = .0036]	[F (1, 9) = 7.94 ; p = .0259]
Effet de Catégorie	[F (1, 9) = .410 ; p = ns]	[F (1, 9) = 2.12 ; p = ns]
Effet d'Amorce	[F (1, 9) = 8.36 ; p = .0233]	[F (1, 9) = .021 ; p = ns]
Interaction C*A	[F (1, 9) = .010 ; p = ns]	[F (1, 9) = 1.22 ; p = ns]

Tableau 10.4 : ***Phase ON.*** Résultats des ANOVAs en mesures répétées, réalisées sur le facteur Lexicalité pour les mots et les pseudo-mots, et les facteurs Catégorie (C) et Amorce (A) pour les noms et les verbes, pour les temps et la précision des réponses. Une différence significative entre les conditions testées est indiquée en rouge. (ns), non significatif.

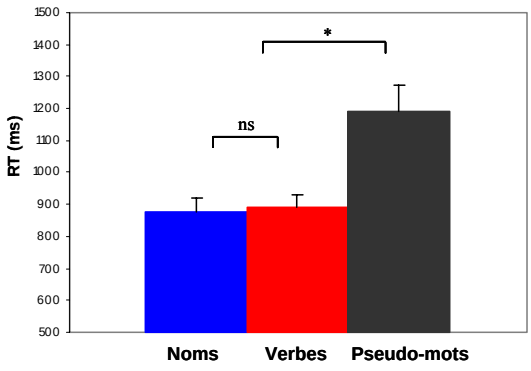


Figure 10.10 : ***Patients en phase ON.*** Temps de réponse moyens pour les noms concrets (en bleu), les verbes d'action (en rouge) et les pseudo-mots (en gris). (*), significatif ; (ns), non significatif.

- *Effets de catégorie et d'amorçage répété en ON*

Aucun effet significatif de la Catégorie n'a été observé sur les temps de réponse des patients en phase ON : leurs performances étaient ainsi comparables pour les noms concrets (875 ms ±162) et les verbes d'action (890 ms ±130 ; Tableau 10.4 et Figure 10.10). Ce facteur n'a pas non plus influencé la précision des réponses, les taux d'erreurs étant identiques pour les deux catégories de mots (4.11 % ±4.4 pour les noms et 2.14 % ±1.5 pour les verbes).

Le facteur Amorce a en revanche significativement affecté les performances, à savoir que les temps de réponse moyens étaient plus courts lorsque les patients devaient identifier une cible précédée d'une amorce identique (860 ms ±117) par rapport à une amorce différente (905 ms ±132). Cette influence significative n'a pas été retrouvée sur les taux d'erreurs moyens des patients (3.21 % ±2.6 pour une amorce identique vs. 3 % ±3.7 pour une amorce différente).

Enfin, *contrairement à la phase OFF, aucune interaction Catégorie*Amorce n'est apparue*, suggérant des effets d'amorçage (i.e. différences entre les temps de réponse obtenus pour les cibles précédées d'amorces différentes et identiques) comparables pour les noms concrets (45.7 ms) et les verbes d'action (43.6 ms) après la prise de Modopar dispersible. Les patients présentaient donc des temps de réponse plus longs lorsqu'une amorce différente, comparée à une amorce identique, précédait une cible, que celle-ci soit un nom ou un verbe (898 ms ±132 vs. 852 ms ±118 pour les noms ; 912 ms ±140 vs. 868 ms ±124 pour les verbes ; Tableau 10.4 ; Figure 10.11). Cette interaction n'a pas non plus influencé la précision des réponses, les taux d'erreurs moyens étant identiques pour les noms et les verbes précédés d'amorces identiques d'une part (4.64 % ± 3.5 vs. 1.78 % ± 2 respectivement), et les noms et verbes précédés d'amorces différentes d'autre part (3.57 % ± 5.7 vs. 2 .5 % ± 2.2 respectivement).

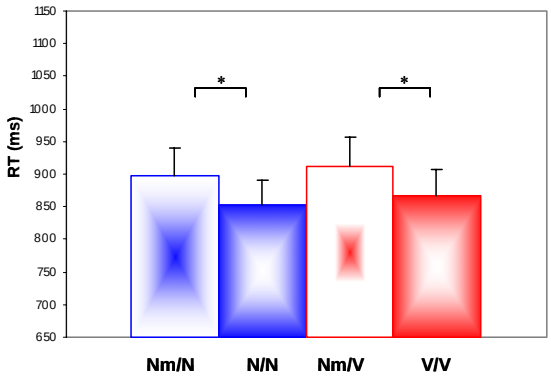


Figure 10.11 : ***Effets d'amorçage répété pour les noms concrets et les verbes d'action chez les patients en ON.*** Nm/N, paire non-mot/nom ; N/N, paire nom/nom ; Nm/V, paire non-mot/verbe ; V/V, paire verbe/verbe. (*) indique une différence significative entre les conditions testées ; (ns), non significatif.

- *Analyses de régression*

L'analyse de régression entre les effets d'amorçage et les scores UPDRS en ON n'a révélé aucune influence des scores moteurs sur les performances des patients quelle que soit la catégorie de mots. De la même manière, aucune corrélation n'a été observée entre les effets d'amorçage et les performances obtenues aux différents tests neuropsychologiques.

X.4.2.3. Comparaison des phases OFF et ON

Les phases OFF et ON ont été comparées pour les 8 patients ayant réalisé les deux sessions de l'expérience.

Les analyses ont confirmé les résultats précédents, à savoir des temps de réponse moyens plus longs pour les pseudo-mots que pour les mots ([F (1, 7) = 16.622 ; p = .0093]), et identiques pour les noms et les verbes, quelle que soit la phase.

La comparaison des effets d'amorçage répété dans les deux sessions de l'expérience a également confirmé l'existence de patterns différents de performances entre les phases OFF et ON (interaction Phase* Catégorie*Amorce significative : [F (1, 7) = 7.382 ; p = .0299]), les effets d'amorçage étant présents uniquement pour les noms concrets en phase OFF, mais comparables pour les noms concrets et les verbes d'action en phase ON.

X.4.3. Comparaison des patients parkinsoniens et des sujets témoins

L'analyse de comparaison des deux groupes de sujets (témoins et patients en OFF, puis témoins et patients en ON) portant sur les facteurs Groupe et Lexicalité a confirmé les résultats précédents, à savoir des temps de réponse moyens plus longs pour les pseudo-mots que pour les mots, quel que soit le groupe de sujets et la phase pour les patients.

L'analyse portant sur les facteurs Groupe, Catégorie et Amorce a ensuite révélé et/ou confirmé (Tableau 10.5) :

- des temps de réponse moyens pour les mots plus longs chez les patients en OFF que chez les sujets témoins.
- des temps de réponse comparables pour les noms concrets et les verbes d'action pour les deux groupes de sujets.

- un taux d'erreurs plus élevé pour les noms chez les patients en OFF, et pour les mots chez les patients en ON, que chez les témoins. Là encore, la forte variabilité entre les sujets incite à considérer ce résultat avec précaution.
- des temps de réponse globalement plus courts lorsque les cibles étaient précédées d'amorces identiques vs. différentes, quels que soient la phase et le groupe considérés.
- *des effets d'amorçage comparables pour les noms concrets et les verbes d'action chez les patients en phase ON et les sujets témoins, mais une absence d'effet d'amorçage pour les verbes d'action chez les patients en phase OFF* (Figure 10.12).

	Temps de réponse		Précision des réponses	
	Témoins et Patients en OFF	Témoins et Patients en ON	Témoins et Patients en OFF	Témoins et Patients en ON
Effet de Groupe	[F = 7.96 ; p = .0110]	[F = 2.18 ; p = ns]	[F = 6.23 ; p = .0230]	[F = 4.79 ; p = .0440]
Effet de Catégorie	[F = 2.88 ; p = ns]	[F = .32 ; p = ns]	[F = 8.07 ; p = .0110]	[F = 1.49 ; p = ns]
Interaction G*C	[F = .41 ; p = ns]	[F = 2.78 ; p = ns]	[F = 10.86 ; p = .0040]	[F = 2.69 ; p = ns]
Effet d'Amorce	[F = 43.80 ; p < .0001]	[F = 22.36 ; p < .0001]	[F = .39 ; p = ns]	[F = .13 ; p = ns]
Interaction G*A	[F = .020 ; p = ns]	[F = .0001 ; p = ns]	[F = .07 ; p = ns]	[F = .01 ; p = ns]
Interaction C*A	[F = 8.05 ; p = .0110]	[F = .43 ; p = ns]	[F = .01 ; p = ns]	[F = .11 ; p = ns]
Interaction G*C*A	[F = 4.43 ; p = .0500]	[F = .21 ; p = ns]	[F = .41 ; p = ns]	[F = 2.31 ; p = ns]

Tableau 10.5 : Résultats des ANOVAs en mesures répétées à trois facteurs (Groupe, G, Catégorie, C et Amorce, A) permettant de comparer les performances (temps et précision des réponses) des sujets témoins et des patients parkinsoniens en phases OFF et ON. Les analyses pour lesquelles une différence significative entre les conditions testées a été obtenue sont notées en rouge. (ns), non significatif.

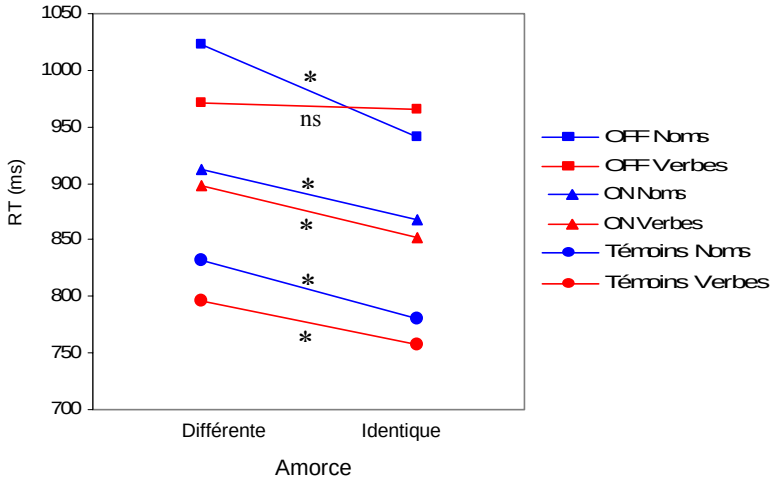


Figure 10.12 : ***Comparaison des effets d'amorçage chez les patients et les sujets témoins.*** Les temps de réponse sont présentés pour les noms concrets (en bleu) et les verbes d'action (en rouge) en fonction de la nature des amorces (identiques ou différentes) pour les patients en phase OFF (carrés) et en phase ON (triangles), et les sujets sains (ronds). (*) indique un effet d'amorçage significatif ; (ns), non significatif.

X.5. Discussion

La présente étude avait pour but d'examiner les performances de reconnaissance de verbes d'action et de noms concrets, dans une tâche d'amorçage répété masqué, chez des patients parkinsoniens, d'abord à jeun de traitement dopaminergique (OFF) puis sous L-Dopa (ON). Nous avions formulé l'hypothèse qu'un rôle des régions et circuits moteurs dans le traitement des verbes d'action devrait se traduire par une réduction des effets d'amorçage pour ces mots, comparés à des noms concrets, chez les patients par rapport à des sujets sains. Nos résultats ont corroboré cette hypothèse : des patterns de performances inversés ont été mis en évidence pour les verbes d'action en phases OFF et ON. Plus précisément, alors que les effets d'amorçage pour les noms concrets chez les patients, quelle que soit la phase, étaient comparables à ceux observés chez les sujets sains, les effets d'amorçage n'étaient présents pour les verbes d'action qu'en phase ON. Autrement dit, la privation de traitement dopaminergique, exacerbant les symptômes des patients (scores moteurs UPDRS plus élevés en OFF qu'en ON), a conduit à des troubles de récupération des verbes d'action dans la tâche d'amorçage. La prise de L-Dopa a ensuite ramené les performances des patients pour cette catégorie de mots à la normale.

Il faut noter que globalement, c'est-à-dire sans tenir compte de la nature des amorces, les temps de réponse moyens des patients, indépendamment de la phase considérée, étaient comparables pour les deux catégories de mots et par rapport aux sujets témoins. Autrement dit, les patients parkinsoniens identifiaient aussi bien les verbes d'action que les noms concrets, la dissociation entre catégories n'apparaissant que lorsque les effets d'amorçage étaient mesurés. Ces données suggèrent donc qu'une tâche classique de décision lexicale aurait probablement failli à révéler les effets obtenus dans la présente étude, et que la mise en place d'un paradigme subtil d'évaluation de la reconnaissance des mots, tel que celui utilisé ici, favorise l'émergence des troubles de traitement des mots d'action chez les patients parkinsoniens. Par ailleurs, les effets d'amorçage pour les noms concrets en OFF et ON et pour les verbes d'action en ON étaient comparables à ceux obtenus chez les sujets sains. Nos résultats semblent donc indiquer que l'accès à l'information lexico-sémantique des mots soit préservé chez les patients parkinsoniens non déments, et divergent des données recueillies dans les précédentes études quant à un retard d'activation sémantique automatique (Angwin et al., 2005 ; Arnott et al., 2001). Le type de paradigme utilisé (i.e. amorçage répété subliminal masqué vs. amorçage sémantique non masqué) pourrait notamment rendre compte de ces divergences. Les travaux portant sur l'amorçage masqué chez les patients parkinsoniens étant peu nombreux, des études supplémentaires paraissent nécessaires afin de mieux comprendre les mécanismes d'activation des mots en mémoire dans la maladie de Parkinson.

X.5.1. L'absence d'effet d'amorçage pour les verbes d'action : une origine sémantique ou grammaticale ?

Un rôle particulier du lobe frontal a été démontré dans le traitement de l'information grammaticale mais aussi sémantique relative aux verbes, à la fois chez des patients cérébro-lésés (Bak & Hodges, 2003 ; Bak et al., 2006 ; Caramazza & Hillis, 1991 ; Neininger & Pulermüller, 2001, 2003 ; Shapiro & Caramazza, 2003a) et chez des sujets sains (Cappa et al., 2002 ; Pulvermüller et al., 1999bc ; Preissl et al., 1995 ; Shapiro et al., 2001, 2005, 2006 ; Tyler et al., 2004 ; Vigliocco et al., 2006). La maladie de Parkinson étant caractérisée par une atteinte des boucles fronto-sous-cortico-frontales, l'hypothèse d'un rôle de la classe grammaticale et/ou de la catégorie sémantique des mots dans les résultats obtenus dans la présente étude peut être avancée.

D'une part, l'hypothèse grammaticale semble supportée par l'une des deux études ayant évalué, à ce jour et à notre connaissance, l'intégrité du traitement des verbes d'action chez les patients parkinsoniens (Bertella et al., 2002 ; Peran et al., 2003). Peran et collègues (2003) ont ainsi démontré un déficit de génération de verbes, en réponse à des mots (noms et verbes) liés sémantiquement, chez des patients parkinsoniens non déments. Plus précisément, les patients commettaient plus d'erreurs de type grammatical (i.e. production d'un nom à la place d'un verbe, ou inversement) que les sujets sains, notamment dans les conditions impliquant des verbes (i.e. génération d'un nom en réponse à un verbe, et génération de verbes). En outre, la corrélation de leurs performances avec les scores obtenus dans des tâches mnésiques notamment (MATTIS), et non avec les scores moteurs UPDRS, a conduit les auteurs à interpréter ces résultats en faveur de l'hypothèse grammaticale, selon laquelle les patients parkinsoniens éprouveraient des difficultés à apprécier l'information grammaticale relative aux verbes. Ils soulignent toutefois que le test UPDRS n'évalue que grossièrement les troubles moteurs (seuls les mouvements sans signification sont examinés ; cette remarque s'applique également à notre étude), suggérant que d'autres travaux soient nécessaires pour tester également l'hypothèse sémantique. Leur interprétation grammaticale s'accorde ainsi avec les études ayant rapporté un déficit d'apprentissage de nouveaux verbes (Grossman et al., 1994) et des troubles de la compréhension de phrases complexes « non canoniques » (i.e. centrées sur l'objet, « la fille que le garçon a raccompagnée était gentille » ; Grossman et al., 1991, 1992 ; Grossman, 1999 ; Lieberman et al., 1990, 1992 ; Natsopoulos et al., 1991) chez des patients parkinsoniens non déments. Dans notre étude, l'absence d'effet d'amorçage répété pour les verbes d'action pourrait donc résulter de l'incapacité des patients à traiter correctement ces mots en tant que classe grammaticale. L'origine grammaticale des déficits de

compréhension de phrases chez les patients a toutefois été récemment remise en question, certains auteurs arguant plutôt en faveur d'un ralentissement de traitement de l'information, ou encore de limitations des ressources cognitives en termes de charge en mémoire de travail (Grossman, 1999 ; Grossman et al., 2002, 2005). Ainsi, le déficit grammatical apparent de certains patients parkinsoniens lors de la compréhension de phrases pourrait en réalité ne résulter que d'un ralentissement des processus de récupération lexicale des mots en mémoire (Grossman et al., 2002).

D'autre part, contrairement à l'hypothèse grammaticale, l'hypothèse sémantique suppose que les patients parkinsoniens ne pourraient traiter correctement les verbes en raison d'un défaut d'accès aux représentations linguistiques et motrices des actions qu'ils désignent. Comme nous l'avons déjà mentionné, les études neuropsychologiques et menées chez les sujets sains ont révélé une contribution importante du lobe frontal au traitement des verbes en tant que catégorie sémantique (i.e. liée à l'action ; Bak & Hodges, 2003 ; Bak et al., 2006 ; Cappa et al., 2002 ; Neininger & Pulermüller, 2001, 2003 ; Pulvermüller et al., 1999bc ; Vigliocco et al., 2006). Un recrutement des régions prémotrices et motrices a également été rapporté lors du traitement de mots (noms ou verbes) se référant à des actions corporelles (Etude 3 ; Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Boulenger et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk et al., 2004b ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Tettamanti et al., 2005). Le traitement des verbes d'action pourrait donc subir les conséquences des troubles moteurs des patients parkinsoniens suite à l'atteinte de la boucle frontale motrice impliquant les aires prémotrices et motrices. Autrement dit, dans l'hypothèse où les représentations neuronales des verbes d'action incluent en partie les régions corticales motrices (Boulenger et al., 2006ab ; Gallese & Lakoff, 2005 ; Pulvermüller, 1999a, 2001a, 2005a), la privation de traitement dopaminergique chez les patients pourrait affecter sélectivement le traitement des amorces « verbes d'action », réduisant les chances de faciliter l'identification subséquente des cibles identiques.

Dans la présente étude, compte tenu du fait que les stimuli différaient à la fois sur les dimensions grammaticale et sémantique, nous ne pouvons clairement affirmer qu'une hypothèse plutôt que l'autre permette d'expliquer nos résultats, et par là même rejeter formellement l'hypothèse alternative. Toutefois, la procédure d'amorçage masqué mettant en jeu les processus d'activation *lexico-sémantique* des mots en mémoire, et conformément à nos précédents travaux (Boulenger et al., 2006ab ; Etude 3), nous privilégierons l'hypothèse sémantique pour rendre compte de l'absence d'effet d'amorçage pour les verbes d'action chez les patients en OFF. La réalisation de la même tâche avec des noms d'action et des verbes d'état permettrait notamment d'évaluer le rôle de la classe grammaticale dans les patterns de résultats observés.

X.5.2. Traitement automatique des verbes d'action et boucle frontale motrice

La démonstration d'une absence d'effet d'amorçage masqué pour les verbes d'action chez les patients en OFF suggère que les processus automatiques d'activation lexico-sémantique de ces mots reposent, au moins en partie, sur les régions et circuits de contrôle moteur, anormalement activés dans la maladie de Parkinson. Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction de ce chapitre, une hypoactivation de l'AMS, des aires sensorimotrices primaires et du cortex prémoteur latéral a été décrite chez les patients parkinsoniens lors de la réalisation de mouvements manuels (Catalan et al., 1999 ; Jahanshahi et al., 1995 ; Jenkins et al., 1992 ; Playford et al., 1992 ; Rascol et al., 1992, 1994 ; Sabatini et al., 2000 ; Turner et al., 2003). Cette hypoactivation était en outre compensée par la prise médicamenteuse de L-Dopa. Une réduction d'amplitude des potentiels de préparation motrice (« Readiness Potential », RP et « Contingent Negative Variation », CNV), corrélée à une hypoactivation de l'AMS, a également été rapportée chez ces patients (Dick et al., 1987, 1989 ; Ikeda et al., 1997 ; Oishi et al., 1995 ; Shibasaki et al., 1978 ; cf. Chapitre IX). Par ailleurs, en accord avec les études de neuro-imagerie (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk et al., 2004b ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Tettamanti et al., 2005), nos précédents travaux ont révélé une implication des régions corticales participant à la préparation et à l'exécution motrices dans le traitement des verbes d'action (Boulenger et al., 2006b ; Etude 3). Plus particulièrement, nous avons démontré que la lecture et la perception subliminale de verbes d'action, en regard de noms concrets, peuvent interférer avec l'exécution et la préparation simultanées, respectivement, d'un mouvement de préhension. Nous avons interprété ces données comme reflétant un partage de substrats neuronaux entre le traitement des mots d'action et le contrôle moteur. En outre, l'observation d'un effet d'interférence alors même que les mots étaient perçus inconsciemment (Etude 3) nous a conduit à suggérer que l'activation lexico-sémantique relative aux verbes d'action implique automatiquement les aires prémotrices et motrices. Les régions de traitement de l'action feraient donc partie intégrante des représentations neuronales des mots d'action.

L'ensemble de ces considérations pourrait rendre compte des résultats obtenus dans la présente étude : chez les patients parkinsoniens en OFF, la déplétion en dopamine conduit en effet à un dysfonctionnement majeur de la boucle motrice se projetant sur les cortex moteur et prémoteur. Si le traitement des mots d'action repose sur les régions et circuits moteurs, via un mécanisme basé sur l'apprentissage « hebbien » (Pulvermüller, 2001a, 2005a) ou sur la simulation motrice (Gallese & Lakoff, 2005 ; Jeannerod, 2001 ; Rizzolatti & Arbib, 1998), nous pouvons supposer que, lors de la perception subliminale des amorces « verbes d'action », un déficit d'activation lexico-sémantique

automatique des aires périsylviennes du langage aux régions motrices et prémotrices se soit produit, conduisant à une absence d'effet d'amorçage. Autrement dit, les amorces « verbes d'action » n'auraient pas été traitées convenablement en raison de l'atteinte de la boucle motrice : les patients n'auraient donc pas bénéficié de ces amorces pour traiter les cibles « verbes d'action » présentées ultérieurement. La prise de L-Dopa (ON) aurait ensuite permis de compenser les troubles moteurs et de restaurer les niveaux d'activation des aires motrices et prémotrices. L'information liée aux amorces « verbes » aurait alors activé ces régions, conduisant au traitement efficace de ces mots et à un rétablissement des effets d'amorçage répété.

Ces données recueillies chez les patients parkinsoniens suggèrent que le traitement des verbes d'action, ou du moins la récupération lexico-sémantique automatique de ces mots en mémoire, puisse dépendre de l'intégrité de la boucle frontale motrice impliquant les ganglions de la base et les cortex prémoteur et moteur. Ainsi, l'activation automatique des représentations neuronales des verbes d'action ne serait réalisée dans sa totalité et de manière efficace que si les circuits cortico-sous-corticaux de contrôle moteur sont eux-mêmes intacts. Cette interprétation s'accorde avec les études neuropsychologiques ayant rapporté des déficits de traitement des mots d'action et des concepts d'actions chez des patients atteints de pathologies motrices (Bak et al., 2001, 2006 ; Bak & Hodges, 2004 ; mais voir Mahon & Caramazza, 2005 pour une discussion). Par ailleurs, la boucle motrice se projetant majoritairement sur l'AMS, l'on peut se poser la question du rôle de cette aire dans le traitement automatique des verbes d'action. A cet égard, il est intéressant de constater que les études d'imagerie cérébrale n'ont décrit aucune activation spécifique de l'AMS lors de la perception visuelle ou auditive de mots se référant à des actions (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Hauk et al., 2004b ; Tettamanti et al., 2005). Les difficultés à localiser précisément cette aire, située dans la partie interne de la première circonvolution frontale, avec les techniques d'imagerie cérébrale pourraient rendre compte de ces résultats. Les données recueillies dans la présente étude incitent néanmoins, pour les études futures, à explorer son activité de manière plus systématique et subtile lors de tâches portant sur des mots d'action.

X.5.3. Boucle motrice ou autres boucles frontales ?

Nous avons proposé que l'absence d'effet d'amorçage masqué pour les verbes d'action chez les patients parkinsoniens puisse refléter l'implication de la boucle motrice dans le traitement de ces mots. Toutefois, d'autres explications semblent pouvoir être apportées pour rendre compte de nos résultats. Comme décrit dans l'introduction de ce chapitre, il est admis que la dopamine influence la

vitesse et la qualité de traitement de l'information (Angwin et al., 2004 ; Bloxham et al., 1987 ; Cepeda & Levine, 1998 ; Cooper et al., 1994 ; Kischka et al., 1996 ; Poldrack et al., 2001 ; Schubotz et al., 2000). Plus précisément, ce neurotransmetteur permet d'augmenter le rapport signal/bruit, facilitant le traitement de l'information pertinente pour la réalisation d'une tâche. Chez les patients parkinsoniens, la déplétion dopaminergique conduirait alors à une susceptibilité accrue au bruit neuronal, l'information pertinente étant plus difficile à distinguer et par conséquent à traiter. Selon cette hypothèse, dans notre étude, les propriétés lexico-sémantiques des amorces auraient pu être incorrectement traitées en raison d'un bruit neuronal important, réduisant l'influence potentielle de ces amorces sur le traitement subséquent des cibles. Cette interprétation ne permet cependant pas d'expliquer pourquoi la susceptibilité au bruit neuronal lors du traitement des amorces aurait conduit à une absence d'effet d'amorçage uniquement pour les verbes d'action, et pas pour les noms concrets.

Nos résultats pourraient également être interprétés dans le cadre d'une atteinte des boucles fronto-sous-cortico-frontales autres que la boucle motrice. D'une part, des études ont démontré que les patients parkinsoniens en OFF obtenaient de mauvaises performances dans des tâches portant sur la mémoire et l'attention (Mohr et al., 1987 ; Perry et al., 1985 ; Taylor et al., 1987). La privation de traitement dopaminergique chez les patients testés dans notre étude aurait donc pu conduire à un déclin des performances en termes de ressources attentionnelles par exemple. La même remarque que précédemment s'applique néanmoins ici, à savoir que dans ce cas, les effets d'amorçage auraient dû être réduits à la fois pour les verbes et pour les noms. D'autre part, de moins bonnes performances dans des tâches de fluence d'actions (i.e. génération *spontanée* de verbes d'action), censées reposer sur la boucle frontale dorsolatérale, ont été mises en évidence chez des patients parkinsoniens déments ou non, par rapport à des sujets sains (Piatt et al., 1999a ; Signorini et al., 2006). Piatt et collègues (1999a) ont par exemple démontré que les performances dans de telles tâches, en regard de la fluence sémantique ou lexicale, permettaient de distinguer les patients parkinsoniens déments des patients non déments. Ils ont alors suggéré qu'un trouble de fluence des actions constitue un indicateur fiable de l'évolution vers la démence dans la maladie de Parkinson. La sensibilité de la fluence d'actions aux pathologies fronto-striatales et son utilité dans l'étude du fonctionnement exécutif ont été corroborées par les mêmes auteurs (Piatt et al., 1999b), ayant rapporté des corrélations entre les performances de sujets sains âgés dans une tâche de fluence d'actions et lors de tests mesurant les fonctions exécutives. Signorini et al. (2006) ont quant à eux mis en évidence un déficit de fluence d'actions, et non de fluence sémantique ou lexicale, chez des patients parkinsoniens *non déments*, par rapport à des sujets témoins (en désaccord avec Piatt et al.,

1999a). Les auteurs ont également interprété ce déficit comme reflétant l'existence d'atteintes des fonctions exécutives, reposant sur le lobe frontal, dans la maladie de Parkinson.

Dans notre étude, alternativement à l'hypothèse sémantique « motrice » que nous avons privilégiée, l'absence d'effet d'amorçage pour les verbes d'action pourrait donc résulter de troubles des fonctions exécutives, et de fait, de l'atteinte de la boucle dorsolatérale associative et non motrice. Toutefois, il faut noter que si les déficits de fluence d'actions chez les patients parkinsoniens ont été expliqués en termes de troubles exécutifs de contrôle de l'attention notamment (Signorini et al., 2006), les patients n'éprouvaient aucune difficulté dans des tâches similaires de production spontanée de mots appartenant à d'autres catégories sémantiques (e.g. animaux, couleurs, légumes), ni de mots commençant par une lettre précise. La considération de ce point laisse donc penser que, bien plus que des troubles exécutifs, des déficits de récupération de l'*information spécifiquement liée à l'action* existent dans la maladie de Parkinson. La crédibilité de l'hypothèse « motrice » est par ailleurs confortée par les études ayant décrit des activations prémotrices et motrices lors de tâches de génération de verbes d'action (Grafton et al., 1997 ; Grèzes & Decéty, 2001 ; Hamzei et al., 2003). Grafton et al. (1997) ont par exemple démontré une activation, outre dans l'aire de Broca, dans les cortex prémoteurs ventral et dorsal et l'AMS gauches lors de la production silencieuse de verbes associés à l'utilisation d'outils. Hamzei et al. (2003) ont également rapporté une activation de l'aire de Broca, du gyrus précentral gauche et de l'AMS lors de la génération silencieuse de verbes d'action. Ce pattern d'activation se recouvrait en outre avec celui obtenu lors de l'observation de mouvements de préhension dans le gyrus frontal inférieur et dans une région délimitant ce gyrus et le gyrus précentral gauche. Ces données, en démontrant une implication des aires prémotrices et motrices (en accord avec Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Hauk et al., 2004a ; Tettamanti et al., 2005), et notamment de l'AMS, cible principale de la boucle motrice, dans la production des verbes d'action, étayent donc notre hypothèse d'un *rôle de la boucle motrice dans l'activation automatique de l'information relative aux verbes d'action*. Les scores « normaux » obtenus aux tests évaluant les fonctions exécutives (MATTIS et BREF), ainsi que l'absence de corrélation entre ces scores et les effets d'amorçage répété des patients nous incitent également à privilégier cette interprétation.

X.6. Conclusion

Dans un paradigme utilisant la procédure d'amorçage répété masqué, nous avons mesuré les performances de reconnaissance de verbes d'action et de noms concrets chez des patients parkinsoniens à jeun de traitement dopaminergique (phase OFF) puis après la prise médicamenteuse (phase ON). Nos résultats ont révélé qu'alors que les effets d'amorçage pour les noms concrets étaient comparables chez les patients, indépendamment de la phase, et chez des sujets sains témoins, une dissociation entre les deux phases a été mise en évidence concernant les effets d'amorçage pour les verbes d'action. Ainsi, aucun effet n'est apparu pour ces mots en phase OFF, tandis que les performances étaient rétablies après l'ingestion de L-Dopa. Nous avons interprété ces données comme reflétant l'implication de la boucle fronto-sous-cortico-frontale motrice, incluant les ganglions de la base et les cortex prémoteur et moteur, dans le traitement des verbes d'action. Plus particulièrement, nous avons formulé l'hypothèse que l'activation lexico-sémantique automatique relative aux verbes d'action puisse dépendre de l'intégrité des régions et circuits cortico-sous-corticaux impliqués dans le contrôle moteur des mouvements. Autrement dit, les représentations neuronales des verbes d'action, et des mots d'action en général, incluraient en partie les aires corticales motrices, de sorte qu'une atteinte de ces aires, directe ou indirecte via la boucle motrice, résulte en un déficit subtil de récupération de ces mots.

XI. Discussion générale

Deux grands courants de recherche ont motivé la réalisation de ce travail de thèse. D'une part, les études neuropsychologiques menées chez les patients cérébro-lésés et les études d'EEG et d'imagerie cérébrale menées chez les sujets sains ont suggéré que des représentations corticales en partie différentes, organisées en fonction des informations sémantique et grammaticale des mots, sous-tendent la récupération des noms et des verbes (Cappa et al., 2002 ; Caramazza & Hillis, 1991 ; Damasio & Tranel, 1993 ; Daniele et al., 1994 ; Hillis et al., 2003 ; Kellenbach et al., 2002 ; Khader et al., 2003 ; Khader & Rösler, 2004 ; Laiacona & Caramazza, 2004 ; Preissl et al., 1995 ; Pulvermüller et al., 1999bc ; Rapp & Caramazza, 1998, 2002 ; Shapiro et al., 2000, 2001, 2005, 2006 ; Shapiro & Caramazza, 2003a ; Vigliocco et al., 2006). Sur le plan sémantique, Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a) a notamment proposé, dans son modèle basé sur l'apprentissage « hebbien », qu'outre les aires périsylviennes du langage, le traitement des noms, associés à des objets, repose sur les aires temporo-occipitales visuelles, alors que celui des verbes, désignant généralement des actions, fasse appel au cortex frontal moteur. D'autre part, la découverte d'un « système miroir » chez le singe (di Pellegrino et al., 1992 ; Gallese et al., 1996 ; Rizzolatti et al., 1996a), puis chez l'homme (Buccino et al., 2004ab ; Cochin et al., 1999 ; Fadiga et al., 1995 ; Nishitani & Hari, 2000, 2002 ; Rizzolatti et al., 1996b ; Rizzolatti & Arbib, 1998), a suscité un intérêt remarquable des neurosciences cognitives pour la thématique des liens unissant langage et motricité (Fadiga et al., 2002 ; Gentilucci, 2003ab ; Gentilucci et al., 2000, 2004ab ; Glover & Dixon, 2002 ; Glover et al., 2003 ; Meister et al., 2003 ; Watkins et al., 2003 ; Watkins & Paus, 2004). A cet égard, l'étude du traitement des mots désignant des actions corporelles est apparue comme un point clé dans la compréhension de ces liens fonctionnels particuliers (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Hauk et al., 2004b ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Tettamanti et al., 2005). Deux modèles, celui de l'apprentissage « hebbien » (Pulvermüller, 2001a, 2005a) et celui du système miroir, stipulant une activation du cortex moteur lors de la perception d'actions exprimées à travers la motricité ou le langage (Buccino et al., 2005 ;Gallese & Lakoff, 2005 ; Tettamanti et al., 2005), permettent de rendre compte des résultats obtenus, à savoir une activation des cortex prémoteur et moteur lors de la perception de mots ou de phrases se référant à des actions.

Le présent travail de thèse avait deux objectifs principaux : (i) d'abord, démontrer l'existence, au niveau comportemental, de représentations neuronales distinctes pour les noms concrets et les verbes d'action, en examinant les profils de performances de sujets sains lors de la reconnaissance des deux catégories de mots ; (ii) ensuite, approfondir l'étude des liens fonctionnels unissant le traitement des mots d'action et l'action elle-même, en évaluant l'influence potentielle du traitement de verbes d'action sur le contrôle moteur, mais aussi en examinant l'impact d'une pathologie motrice sur la récupération de ces mots. Dans la suite, nous présenterons une synthèse et une discussion des données recueillies, ainsi que les perspectives offertes pour les études futures.

XI.1. Effets différents d'âge d'acquisition des mots sur la reconnaissance des noms concrets et des verbes d'action : preuves en faveur de l'existence de réseaux neuronaux distincts

Bien qu'une littérature florissante soit disponible quant à l'existence de représentations neuronales partiellement distinctes pour le traitement des noms et des verbes, peu d'études ont tenté de déterminer si l'existence de ces réseaux pouvait se refléter au niveau comportemental. Notre première étude avait pour but de pallier ce manque en évaluant l'influence de l'âge d'acquisition des mots (AdA) sur les performances de reconnaissance de noms concrets et de verbes d'action dans une tâche de décision lexicale visuelle chez des sujets sains (Boulenger et al., 2006a). Il est maintenant admis que l'AdA des formes phonologique et orthographique des mots de la langue maternelle détermine durablement l'efficacité avec laquelle ces mots sont appréhendés par la suite (Bonin et al., 2001 ; Brown & Watson, 1987 ; Brysbaert et al., 2000 ; Carroll & White, 1973ab ; Gerhand & Barry, 1998 ; Morrison & Ellis, 1995, 2000 ; cf. Thèse de Decoppet, 2005). Ainsi, à l'âge adulte, les mots acquis tôt dans l'enfance sont reconnus plus rapidement et efficacement que les mots acquis tardivement : ces effets d'AdA refléteraient la manière dont les connaissances lexicales sont organisées en mémoire (Ellis & Lambon-Ralph, 2000 ; Zevin & Seidenberg, 2002). Compte tenu des études développementales ayant postulé la mise en place de processus d'apprentissage différents pour les noms et les verbes lors de l'acquisition du langage (Bassano, 2000 ; Caselli et al., 1995 ; Goldfield, 1993, 2000), nous avons émis l'hypothèse selon laquelle l'existence de réseaux neuronaux distincts pour ces deux catégories de mots devrait se traduire par des effets d'AdA différents sur leur reconnaissance. Nos résultats ont confirmé cette hypothèse en révélant une influence de l'AdA des mots, estimé subjectivement, sur les latences de réponse des

participants pour les noms concrets mais pas pour les verbes d'action. Aussi les temps de réponse étaient-ils significativement plus courts pour les noms acquis précocement comparés aux items tardifs ; en revanche, les performances pour les verbes ne variaient pas en fonction de l'AdA de ces mots. Des analyses de régressions multiples ont par ailleurs démontré une influence de l'AdA indépendante de la fréquence d'occurrence des mots. Alors que la fréquence affectait les performances des participants de la même manière pour les deux catégories de mots (i.e. temps de réponse plus courts pour des mots de haute fréquence vs. de basse fréquence), l'AdA ne prédisait les temps de réponse que pour les noms concrets.

La démonstration d'effets d'AdA distincts sur les performances d'identification des noms concrets et des verbes d'action conforte donc notre hypothèse de départ : les représentations neuronales sous-tendant le traitement de ces deux catégories de mots seraient organisées de manière différente dans le cerveau. Il faut toutefois noter que les stimuli choisis différaient à la fois sur les plans grammatical et sémantique. De fait, cette étude ne permet pas de déterminer quel(s) type(s) d'information, si tant est qu'ils soient dissociables, contribue(nt) aux résultats obtenus et participe(nt) à la mise en place de ces réseaux distincts. Les résultats de la deuxième expérience réalisée au cours de cette étude semblent fournir de premiers éléments de réponse en faveur d'un rôle primordial de l'information sémantique. Ainsi, dans un paradigme identique, nous avons démontré des effets significatifs d'AdA lors de la récupération de verbes désignant des actions effectuées uniquement par les animaux (e.g. hennir), alors que les performances pour des verbes se référant à des actions propres à l'homme (e.g. broder) n'étaient pas affectées par cette variable. Il est donc intéressant de constater que les verbes désignant des actions animales « se comportaient » comme les noms concrets, par rapport à des verbes désignant des actions humaines. Ces résultats semblent ainsi s'accorder avec les données d'imagerie cérébrale ayant démontré des patterns d'activation corticale distincts lors de l'observation d'actions et du jugement sémantique de mots se référant à des actions réalisées par des animaux et des hommes (Buccino et al., 2004a ; Mason et al., 2004). Plus précisément, le traitement des actions n'appartenant pas à notre répertoire moteur recrutait les aires temporo-occipitales visuelles, alors que celui des actions propres à ce répertoire activait additionnellement les aires motrices et prémotrices. Les verbes se référant à des actions effectuées uniquement par les animaux seraient donc reconnaissables visuellement, à l'instar des noms concrets, alors que les verbes désignant des actions corporelles seraient traités en termes moteurs. Dans notre étude, l'absence d'effet d'AdA pour ces derniers pourrait donc s'expliquer sur le plan sémantique plutôt que grammatical. En effet, *pour des mots appartenant à une même classe grammaticale, mais possédant des associations sémantiques, et particulièrement motrices, différentes, des effets distincts d'AdA ont été mis en évidence*. Nous insistons néanmoins sur le fait

que cette interprétation n'exclut en aucun cas un rôle de l'information grammaticale dans la mise en place des réseaux neuronaux caractéristiques des mots (Caramazza & Hillis, 1991 ; Rapp & Caramazza, 2000, 2002 ; Shapiro et al., 2001, 2005, 2006). Des études supplémentaires comparant de manière plus systématique les performances de sujets sains pour des noms avec ou sans association motrice et des verbes d'action ou d'état permettraient notamment de faire progresser notre compréhension de l'organisation des représentations neuronales des mots dans le cerveau.

Nous avons interprété les données obtenues dans cette étude en faveur d'une *implication spécifique des représentations motrices des actions désignées par les verbes dans la mise en place de leurs corrélats neuronaux au cours de l'apprentissage*. Plus précisément, les estimations subjectives d'AdA de la forme verbale des verbes d'action ne semblent pas suffisantes pour rendre compte de l'âge réel d'apprentissage de ces mots, leur composante motrice exerçant à cet égard une influence remarquable. Autrement dit, les verbes d'action considérés comme précoces et tardifs dans notre étude ne diffèreraient pas réellement en termes d'AdA si la composante motrice qui les caractérise avait été estimée au même titre que leur forme verbale. Des évaluations, non seulement de l'AdA de la forme verbale des verbes d'action, mais aussi de l'âge auquel les actions désignées par ces mots peuvent être effectuées, permettraient sans doute de rendre compte de manière plus précise de l'âge d'apprentissage de ces mots. Dans cette optique, leur composante motrice jouerait donc un rôle aussi crucial que les représentations purement linguistiques dans l'établissement de leurs représentations neuronales. *L'absence d'effet d'AdA pour les verbes se référant à des actions propres à l'homme pourrait en effet refléter le fait que l'âge réel auquel le sens de ces mots est compris dépende du développement des habiletés motrices nécessaires à l'exécution de ces actions*. Cette interprétation s'accorde avec le modèle de Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a, 2005a) selon lequel les verbes trouveraient leurs corrélats neuronaux à la fois dans les aires périsylviennes du langage et dans les régions corticales motrices. Ainsi, lorsqu'un enfant apprend le sens d'un verbe d'action, ses parents produisent le mot, ou l'incitent à le produire, et l'encouragent à exécuter, simultanément ou immédiatement après, l'action associée à ce verbe. Les parents peuvent également prononcer le mot tout en effectuant l'action correspondante, l'enfant étant alors placé dans une condition d'observation. De fait, des assemblées de cellules incluant les aires de compréhension et/ou de production linguistiques et les aires d'exécution/observation des actions se mettraient en place, de sorte que chaque fois que le verbe d'action en question serait traité, l'assemblée de cellules correspondante serait activée. A cet égard, nous pouvons notamment proposer un rôle particulier du système miroir dans l'établissement de ces représentations neuronales.

XI.2. Dynamique des liens fonctionnels unissant traitement des verbes d'action et contrôle moteur

Thématique en plein essor depuis quelques années, l'étude du traitement des mots se référant à des actions s'est révélée particulièrement prometteuse dans la compréhension des liens unissant le langage et la motricité. Pourtant, si des activations corticales motrices et prémotrices ont été mises en évidence lors de la perception de ces mots (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Hauk et al., 2004b ; Tettamanti et al., 2005), la signification fonctionnelle des activations observées restait un point non élucidé. La deuxième partie de ce travail de thèse s'est donc attachée à approfondir l'étude de ces liens étroits entre le traitement des mots d'action et l'action elle-même, en tentant de déterminer si le traitement des verbes d'action recrutait les aires prémotrices et motrices participant également au contrôle moteur. En outre, le rôle des ces régions dans le *traitement* des mots d'action a été examiné dans le cas d'une pathologie motrice : la maladie de Parkinson.

XI.2.1 Partage de substrats neuronaux entre traitement des verbes d'action et performance motrice

Dans un paradigme comportemental tout à fait original combinant une tâche de décision lexicale à l'exécution d'un mouvement de préhension, des analyses fines de la cinématique du mouvement nous ont permis de révéler des patterns d'interaction complémentaires entre traitement des verbes d'action et performance motrice en fonction de la séquence temporelle des tâches (Etude 2, Boulenger et al., 2006b). Plus précisément, la réalisation simultanée des tâches verbale et motrice a conduit à un effet d'interférence de l'identification des verbes, comparés à des noms concrets, sur l'exécution du mouvement. A l'inverse, un effet de facilitation a été mis en évidence lorsque la tâche de décision lexicale portant sur les verbes d'action était réalisée avant le mouvement de préhension. *Pour la première fois, l'hypothèse de l'existence de substrats neuronaux communs à l'identification des verbes d'action et au contrôle moteur a donc été corroborée au niveau comportemental : la perception de mots désignant des actions corporelles recrute les aires prémotrices et motrices participant également à l'exécution des mouvements*. Une compétition entre des ressources corticales communes, situées dans les cortex prémoteur et moteur, pourrait donner lieu à l'interférence obtenue entre les tâches verbale et motrice effectuées simultanément. La précocité de cet effet, apparu dans une fenêtre temporelle dans laquelle des effets de fréquence ou de catégorie de mots ont été mis en évidence (Preissl et al., 1995 ; Pulvermüller et al., 1999bc, 2001bc ; Sereno & Rayner, 2003), suggère également que ces régions corticales motrices soient

impliquées dans le *traitement proprement dit* des verbes d'action (Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Pulvermüller et al., 2001b, 2005b ; Shtyrov et al., 2004). L'effet de facilitation pourrait quant à lui découler d'un amorçage du système moteur lors du traitement des mots d'action, facilitant la performance motrice ultérieure.

Dans une étude couplant pour la première fois des enregistrements EEG et cinématiques, et visant à approfondir les résultats précédemment obtenus, nous avons ensuite démontré une interférence précoce de la perception subliminale de verbes d'action sur les corrélats neurophysiologiques de la préparation motrice et sur la cinématique de l'exécution motrice subséquente (Etude 3). Ainsi, le potentiel de préparation motrice (PPM) avait une amplitude réduite (i.e. moins négatif) lorsque des sujets sains traitaient simultanément et inconsciemment des verbes d'action par rapport à des noms concrets. Confortant la notion de liens étroits entre préparation et exécution motrices (Requin et al., 1991 ; Riehle, 2005), cet effet d'interférence sur la préparation se reflétait ensuite sur l'exécution du mouvement de préhension (i.e. réduction d'amplitude du pic d'accélération du poignet). Ces données confortent donc celles de l'étude précédente, à savoir que *le traitement des verbes d'action recrute les aires corticales impliquées dans le contrôle moteur, et notamment celles participant à la préparation motrice, particulièrement dans sa phase tardive (cortex moteur primaire)*. Mais le résultat singulier de cette étude est que l'effet d'interférence entre perception des verbes d'action et préparation/exécution du mouvement est apparu alors même que les mots étaient présentés trop brièvement pour accéder à la conscience (ils étaient en outre masqués). Conformément aux études d'amorçage subliminal masqué (Dehaene et al., 2001 ; Ferrand et al., 1994 ; Forster & Davis, 1984 ; Marcel, 1983), nous avons alors suggéré que *l'activation lexico-sémantique automatique relative aux verbes d'action engage les aires de préparation motrice de manière automatique et précoce*.

L'ensemble des résultats recueillis dans ces deux études s'accorde donc avec les trois premières prédictions du modèle de Pulvermüller (1996a, 1999a, 2001a, 2005a ; section IV.2. p.87). Premièrement, nous avons démontré un recrutement des aires corticales participant au contrôle moteur lors du traitement de verbes se référant à des actions corporelles. En outre, une « somatotopie » des effets a été mise en évidence (Boulenger et al., 2006b), les effets d'interférence et de facilitation étant plus prononcés lorsque les mots désignaient des actions exécutées avec la main ou le bras, effecteurs utilisés pour réaliser le mouvement. Deuxièmement, conformément à l'idée d'une propagation d'activation rapide au sein des assemblées de cellules représentant les mots, les effets étaient observés de manière précoce, soit dans les 200 premières millisecondes suivant le début de présentation de ces mots. Troisièmement, l'interférence du traitement des verbes d'action sur l'activité électrique relative aux aires de préparation motrice dans l'Etude 3 est apparue

de manière automatique, inconsciente et indépendante de l'attention des participants. *Le traitement des verbes d'action reposerait par conséquent sur l'activation précoce et automatique des aires prémotrices et motrices impliquées dans l'exécution des actions auxquelles ces mots se réfèrent*. Autrement dit, ces données apportent des arguments robustes en faveur d'une *implication spécifique des régions corticales de contrôle moteur dans l'organisation des représentations neuronales des verbes d'action*. En accord avec les résultats de notre première étude portant sur les effets d'AdA (Boulenger et al., 2006a), ces aires feraient partie intégrante des corrélats neuronaux des mots d'action : les réseaux de traitement des verbes d'action se mettraient en place chaque fois que la production/compréhension des mots serait combinée à l'exécution des actions correspondantes.

Si nous avons interprété nos résultats dans le cadre du modèle de l'apprentissage « hebbien », les données s'accordent également avec le modèle du système miroir (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Gallese & Lakoff, 2005 ; Rizzolatti & Arbib, 1998 ; Tettamanti et al., 2005). Pour rappel, ce modèle prédit une activation somatotopique des aires motrices lors de la perception d'actions exprimées verbalement. En d'autres termes, la compréhension de mots ou de phrases désignant des actions reposerait sur la simulation de ces actions au sein de notre répertoire moteur. Ce modèle n'émet toutefois aucune hypothèse quant à la dynamique d'activation du système miroir lors du traitement des mots d'action, ne permettant pas de comparaison directe avec l'ensemble de nos résultats.

Les études menées au cours de ce travail de thèse ne permettent pas de distinguer les deux modèles avancés pour rendre compte des liens unissant le langage et l'action. Bien que proposés à des niveaux d'évolution différents (phylogénétique pour le modèle du système miroir et ontogénétique pour le modèle de l'apprentissage « hebbien »), ces modèles ne semblent toutefois pas totalement incompatibles. En effet, comme nous l'avons déjà suggéré, *le système miroir pourrait jouer un rôle dans la mise en place, via l'apprentissage « hebbien », des réseaux neuronaux de traitement des mots d'action*. Autrement dit, les cortex prémoteur et moteur recrutés lors de la perception des mots d'action pourraient inclure des neurones miroir activés lors de l'exécution et de l'observation des actions, et être en parallèle fonctionnellement connectés aux aires périsylviennes du langage. Lors de l'apprentissage du sens d'un mot d'action chez un enfant, les aires de production et de compréhension linguistiques établiraient ainsi des connexions spécifiques avec le système moteur impliqué dans l'exécution mais aussi l'observation des actions. L'enfant prononcerait ou écouterait le mot tout en effectuant ou observant l'action correspondante. Dans cette optique, le système miroir, initialement activé lors de la reconnaissance des actions d'autrui, pourrait développer des connexions avec les aires du langage selon le principe de

l'apprentissage « hebbien », chaque fois qu'un mot d'action serait produit et/ou perçu en coïncidence avec l'observation de l'action associée à ce mot. Cette mise en correspondance des deux modèles permettrait notamment de rendre compte du traitement et de la compréhension des mots désignant des actions que nous n'avons jamais appris à réaliser mais dont nous comprenons le sens général uniquement en les observant (e.g. tricoter, skier etc. ; voir Buccino et al., 2004b). *Les corrélats neuronaux sous-tendant le traitement des mots d'action ne reposeraient donc pas simplement sur les habiletés motrices nécessaires à l'exécution des actions désignées par ces mots, mais aussi sur les capacités de reconnaissance de ces actions via un mécanisme de simulation motrice, si tant est qu'elles appartiennent potentiellement à notre répertoire moteur.*

Si les deux modèles semblent pouvoir s'accorder, le fait qu'ils soient basés sur des principes différents pourrait néanmoins permettre de les dissocier sur le plan expérimental. L'on peut ainsi supposer qu'une activation des régions prémotrices et motrices lors du traitement de mots d'action chez des personnes non voyantes congénitales, c'est-à-dire n'ayant jamais eu la possibilité d'observer les actions effectuées par autrui, supporterait le modèle de l'apprentissage « hebbien », basé sur la corrélation d'activité entre les aires du langage et les aires d'exécution motrice. Le même pattern de résultats obtenu chez des personnes handicapées motrices de naissance, n'ayant jamais appris à exécuter certaines actions mais comprenant leur sens via l'observation du comportement d'autrui, apporterait en revanche des arguments en faveur du modèle du système miroir. Par ailleurs, une dysfonction du système miroir ayant été rapportée chez les autistes (i.e. absence d'activation des « aires miroir » ou de suppression du rythme μ lors de l'observation et de l'imitation des actions d'autrui ; Dapretto et al., 2006 ; Fecteau et al., 2006 ; Gallese, 2006 ; Oberman et al., 2005 ; Williams et al., 2001, 2006), nous pouvons supposer que, si les neurones miroir jouent effectivement un rôle dans la récupération des mots d'action, les activations cérébrales liées à la perception de ces mots puissent être compromises chez les personnes autistes. Prises dans leur ensemble, de telles données permettraient de supporter l'un et/ou l'autre modèle de reconnaissance des mots d'action, et d'améliorer notre compréhension de la manière dont les aires corticales prémotrices et motrices participent au traitement de ces mots.

En résumé, nos travaux ont permis de révéler, aux niveaux comportemental et cortical, l'existence de substrats neuronaux communs au traitement, conscient ou non (i.e. automatique), des verbes d'action et à la performance motrice. Toutefois, si une implication des aires prémotrices et motrices a été suggérée dans le traitement de ces mots, leur rôle reste à élucider. Ces régions sont-elles cruciales à la reconnaissance des verbes d'action ou leur activation ne constitue-t-elle qu'un processus non spécifique secondaire à l'activation des aires du langage ?

XI.2.2. Rôle des régions et circuits moteurs dans le traitement des verbes d'action

Notre dernière étude a été réalisée dans le but d'apporter de premiers éléments de réponse à la question de l'importance des aires de contrôle moteur dans le traitement des mots d'action. Dans une tâche de décision lexicale avec amorçage répété masqué, nous avons comparé les performances de reconnaissance de verbes d'action et de noms concrets chez des patients parkinsoniens et des sujets sains témoins (article en préparation). Nos résultats ont révélé une absence d'effet d'amorçage pour les verbes d'action chez les patients privés de traitement dopaminergique (OFF), alors que les performances devenaient comparables à celles des sujets sains après la prise médicamenteuse (L-Dopa ; ON). Les effets d'amorçage obtenus pour les noms concrets étaient en revanche identiques à ceux des sujets témoins même en l'absence de traitement. Il faut ici souligner que ces données n'indiquent pas un déficit général de traitement des verbes d'action dans la maladie de Parkinson. Aussi les patients étaient-ils capables de distinguer ces mots de pseudo-mots dans la tâche de décision lexicale, leurs latences globales de réponse, quelle que soit la nature des amorces, étant comparables à celles obtenues dans le cas des noms concrets. Les patients sont également tout à fait aptes, dans la vie quotidienne, à lire et à produire correctement des mots se référant à des actions. La mise en place d'un paradigme subtil d'évaluation de la reconnaissance des mots semble donc constituer un critère de choix dans l'émergence des troubles de traitement des mots d'action chez les patients parkinsoniens.

La tâche d'amorçage répété masqué évaluant l'activation lexico-sémantique automatique des mots au sein du réseau sémantique (Forster & Davis, 1984 ; Marcel, 1983), nous avons interprété nos résultats en faveur d'un *rôle de la boucle frontale motrice, dysfonctionnelle dans la maladie de Parkinson, ainsi que des aires prémotrices et motrices qui en sont à l'origine et sur lesquelles elle se projette, dans les processus de récupération automatique des verbes d'action*. Plus précisément, nous pouvons formuler l'hypothèse selon laquelle l'hypoactivation de ces régions corticales (AMS, PM, M1) suite à la déplétion dopaminergique chez les patients en OFF conduirait à une *inefficacité* du traitement automatique des amorces « verbes d'action », l'identification des cibles de même nature n'étant alors pas facilitée. Autrement dit, seule une partie du traitement automatique de ces amorces aurait été prise en charge par les aires périsylviennes du langage, le traitement n'ayant pu aboutir en raison du déficit d'activation des cortex prémoteur et moteur via les ganglions de la base. Selon cette hypothèse, et conformément à nos précédents travaux (Boulenger et al., 2006b ; Etude 3), *les corrélats neuronaux sous-tendant le traitement des mots*

d'action incluraient donc les régions de contrôle moteur, celles-ci jouant un rôle crucial dans l'activation automatique de l'information relative à ces mots. En particulier, nous pouvons supposer que, lors de l'apprentissage d'un verbe d'action, la production/perception de ce mot combinée à l'exécution et/ou l'observation de l'action décrite évoquent non seulement une corrélation d'activité dans les aires langagières et les aires prémotrices et motrices, mais recrute également la boucle frontale motrice. *Le traitement d'un verbe d'action pourrait alors dépendre de l'activation de son assemblée de cellules, mais aussi de la réactivation des cortex prémoteur et moteur, inclus dans cette assemblée, via la boucle motrice*. Lors de la perception des amorces « verbes d'action » chez les sujets sains, les aires périsylviennes et les aires motrices et prémotrices seraient activées simultanément et automatiquement, les unes renforçant l'activité des autres. Parallèlement, les aires prémotrices et motrices verraient leur activité se renforcer via la boucle motrice. Dans la maladie de Parkinson, le dysfonctionnement de cette boucle en OFF, et particulièrement du processus de rétroaction positive sur les régions prémotrices et motrices (Figure 10.3 p.225), pourrait donc contribuer à l'inefficacité du traitement automatique des amorces « verbes d'action », rendant compte des résultats obtenus dans la présente étude. Ainsi, la destruction des neurones dopaminergiques pourrait résulter en une dégradation de la propagation d'activation au sein des assemblées de cellules « verbes d'action » et de fait, en un traitement incomplet des amorces. Cette hypothèse, encore spéculative, doit toutefois être testée de manière plus directe. L'examen des performances de reconnaissance de verbes d'action, dans un paradigme identique à celui utilisé dans la présente étude, chez des patients atteints de la chorée de Huntington permettrait par exemple de corroborer ou de nuancer cette hypothèse. La maladie de Huntington est une pathologie caractérisée par la destruction profonde et progressive des ganglions de la base (Bartenstein et al., 1997 ; Berardelli et al., 1999), entraînant un dysfonctionnement de la voie indirecte (Figure 10.2 p.223) et par conséquent une hyperactivation des aires prémotrices et motrices. Au niveau comportemental, ces « dérèglements » anatomiques se traduisent par des hyperkinésies (i.e. mouvements involontaires amples, désordonnés et brusques) et des tics qui se greffent sur l'exécution des mouvements volontaires (i.e. perturbation). Alors, si la boucle motrice, et plus précisément, si la réactivation des aires prémotrices et motrices via la boucle motrice contribue au traitement automatique des verbes d'action, les effets d'amorçage répété chez des patients atteints de la chorée de Huntington ne devraient-ils pas être modulés dans le sens inverse de ceux chez les patients parkinsoniens (i.e. effets d'amorçage anormalement prononcés pour les verbes d'action)?

Nos résultats, combinés à ceux obtenus dans notre étude EEG, soulèvent enfin la question, encore relativement inexplorée jusque là, du rôle de l'AMS dans le traitement des mots d'action. Cette aire contribue en effet fortement à la préparation motrice (notamment dans sa phase précoce),

dont nous avons démontré qu'elle peut interférer avec la perception subliminale de verbes d'action, et constitue la cible majeure de la boucle frontale motrice, laquelle participerait aux processus automatiques d'activation lexico-sémantique de ces mots. Ne peut-on alors se demander si cette aire prémotrice médiane est également impliquée, tout comme le cortex prémoteur latéral et le cortex moteur primaire, dans le traitement des mots se référant à des actions ? Comme nous l'avons précédemment mentionné, l'activité de l'AMS dans les études d'imagerie cérébrale portant sur les mots d'action n'a pas été véritablement considérée. Hauk et collègues (2004b) ont ainsi principalement rapporté une activation des gyri frontaux inférieur et médian, du gyrus précentral et du gyrus frontal supérieur lors de la lecture passive de mots se référant à des actions effectuées par différentes parties du corps. Tettamanti et al. (2005) ont décrit un pattern d'activation corticale similaire durant l'écoute passive de phrases désignant des actions de la main, de la bouche ou du pied (voir aussi Aziz-Zadeh et al., 2006b). Bien qu'une activation du gyrus frontal supérieur ait été mise en évidence, aucune mention de l'AMS, localisée dans la partie interne de cette première circonvolution frontale, n'est donc faite clairement par les auteurs. Si les différences de méthodologie entre ces études et nos travaux (i.e. perception consciente de mots présentés suffisamment longtemps vs. perception inconsciente de mots présentés de manière subliminale) sont susceptibles de rendre compte des résultats, ce travail de thèse incite néanmoins à explorer plus précisément le rôle de l'AMS dans le traitement des mots d'action.

En résumé, les données recueillies chez les patients parkinsoniens, complétées des résultats de nos précédents travaux (Etudes 2 et 3), fournissent des éléments en faveur d'un rôle déterminant des régions et circuits de contrôle moteur dans le traitement automatique des verbes d'action. Conformément au modèle de l'apprentissage « hebbien », les représentations neuronales des verbes d'action incluraient en partie les aires prémotrices et motrices, de sorte que celles-ci soient activées rapidement et indépendamment de l'attention des sujets dans la tâche. Notre interprétation s'accorde avec les données neuropsychologiques ayant décrit des déficits de traitement des concepts d'actions et des mots d'action chez des patients atteints de pathologies motrices ou de lésions frontales (Bak & Hodges, 2004 ; Bak et al., 2001, 2006 ; Daniele et al., 1994 ; Hillis et al., 2003 ; Neininger & Pulvermüller, 2001, 2003). Elle est également congruente avec l'étude en TMS de Pulvermüller et al. (2005c ; Figure 4.8 p.106) ayant rapporté une influence de la stimulation magnétique du cortex moteur sur le traitement de mots se référant à des actions de la main et du pied. Toutefois, *il paraît encore prématuré d'affirmer que l'intégrité du système moteur soit nécessaire au traitement des mots d'action* (voir Discussion du Chapitre VIII p.181, et Mahon & Caramazza, 2005 pour une discussion). Ainsi, les patients parkinsoniens testés dans notre dernière

étude étaient capables d'identifier les verbes d'action présentés en tant que cibles dans la tâche d'amorçage. D'autres études neuropsychologiques ont également rapporté un traitement intact du sens des mots d'action suite à des lésions corticales motrices (De Renzi & di Pellegrino, 1995 ; Saygin et al., 2004). *S'il semble que les réseaux neuronaux participant au traitement des mots d'action incluent les aires prémotrices et motrices, ces régions pourraient fortement contribuer à la récupération de ces mots sans pour autant y être indispensables.* Plus précisément, une atteinte des régions de contrôle moteur ne conduirait pas obligatoirement à un déficit général de traitement des mots d'action, mais pourrait affecter des processus subtils de récupération de ces mots tels que l'activation lexico-sémantique automatique en mémoire. Comme démontré dans notre dernière étude, un processus de ce type pourrait reposer sur l'intégrité de la boucle frontale motrice participant à la préparation et au déclenchement des mouvements.

Les résultats de ce travail de thèse ont permis de franchir un premier pas concernant la question du rôle des aires motrices dans le traitement automatique des verbes d'action. Des études supplémentaires sont toutefois encore nécessaires afin de mieux appréhender la contribution de ces régions aux processus de récupération de ces mots. L'examen des performances de reconnaissance de verbes d'action, ainsi que des patterns d'interaction entre traitement de ces mots et performance motrice, chez des enfants dyspraxiques, souffrant de troubles du développement de la coordination motrice, nous aiderait sans nul doute à améliorer notre compréhension des liens étroits unissant traitement des mots d'action et contrôle moteur.

XI.3. Perspectives

Plusieurs perspectives, dont certaines feront l'objet de mon travail de recherche de post-doctorat dans le laboratoire du Pr Pulvermüller à Cambridge, sont offertes par les résultats recueillis au cours de cette thèse.

Dans notre première étude, nous avons décrit des effets d'AdA des mots distincts sur les performances de reconnaissance de noms concrets et de verbes d'action chez des sujets adultes sains, suggérant l'existence de représentations neuronales différentes pour ces deux catégories de mots. Ces résultats pourraient ainsi ouvrir la voie à l'exploration systématique de la mise en place de ces réseaux neuronaux au cours de l'apprentissage du vocabulaire. Il serait en effet intéressant d'étudier plus précisément la dynamique d'organisation de ces réseaux chez des enfants jeunes en cours d'apprentissage de la langue et des enfants scolarisés plus âgés. Les facteurs grammaticaux et sémantiques sous-jacents à cette divergence des représentations neuronales entre noms concrets et

verbes d'action pourraient alors être mieux compris. L'analyse des corrélations entre les habiletés motrices des enfants pour réaliser les actions désignées par les verbes et leurs performances de reconnaissance de ces mots permettraient en outre de corroborer ou de nuancer l'hypothèse d'un rôle crucial des représentations d'actions dans l'établissement des corrélats neuronaux des mots d'action.

L'ensemble de nos résultats démontre une implication évidente du système moteur dans l'organisation des représentations des mots d'action. Cependant, comme nous l'avons déjà souligné à plusieurs reprises, le choix des stimuli s'est délibérément porté sur des mots différant à la fois en termes de classe grammaticale et d'associations sémantiques. Les études décrites dans ce travail ne permettent donc pas d'évaluer le rôle de la classe grammaticale des mots dans les processus de reconnaissance de ces mots. Il serait par conséquent utile de répliquer ces travaux en utilisant des noms possédant des associations motrices spécifiques (e.g. construction) ou non (e.g. arbre), et des verbes décrivant des actions corporelles (e.g. écrire) ou des états mentaux et cognitifs (e.g. suggérer). Une contribution majeure de l'information sémantique à l'établissement de liens étroits entre langage et motricité devrait se traduire par une influence du traitement des noms d'action sur le contrôle moteur (en accord avec Pulvermüller et al., 1999c et Vigliocco et al., 2006). A l'inverse, la performance motrice ne devrait pas être affectée par la présentation de verbes d'état. Un rôle complémentaire de l'information grammaticale, et plus particulièrement du cortex frontal dans le traitement des verbes (Shapiro et al., 2001, 2005, 2006), devrait néanmoins conduire à des modulations de ces patterns d'interaction. Ainsi, les effets potentiels d'interférence et de facilitation du traitement des noms d'action devraient s'exprimer dans une moindre mesure que ceux obtenus pour les verbes d'action. De la même manière, une influence, si minime soit-elle, du traitement des verbes d'état pourrait être observée sur la préparation et l'exécution des mouvements comparés à des noms concrets sans association motrice.

Une autre perspective offerte par l'ensemble de nos résultats, combinés aux données de neuro-imagerie fonctionnelle (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Hauk & Pulvermüller, 2004a ; Hauk et al., 2004b ; Oliveri et al., 2004 ; Pulvermüller et al., 2005bc ; Tettamanti et al., 2005), est de déterminer à quel point les régions et circuits moteurs sont impliqués dans la récupération des mots d'action : sont-ils également recrutés lorsque ces mots sont placés dans un contexte idiomatique/métaphorique en regard d'un contexte littéral (e.g. *prendre* la mouche vs. *prendre* la tasse) ? Si les aires prémotrices et motrices constituent une partie intégrante des représentations neuronales des mots d'action (Pulvermüller, 2001a, 2005a), et si le traitement d'un mot d'action repose sur la simulation de cette action dans le système moteur (Aziz-Zadeh et al., 2006b ; Buccino et al., 2005 ; Gallese & Lakoff, 2005 ; Tettamanti et al., 2005), l'on peut alors

supposer que la perception d'une phrase idiomatique telle que « Pierre prend la mouche » devrait recruter ces régions corticales de manière précoce, rapide et automatique, de la même manière que la perception d'une phrase de type « Pierre prend la tasse ». Toutefois, le sens du verbe d'action contenu dans la phrase idiomatique étant « détourné » de son sens propre, la réverbération d'activation au sein des assemblées de cellules devrait être rapidement avortée au profit d'une autre activation plus adaptée à l'analyse du contexte. Autrement dit, cette activité devrait diminuer, voire disparaître, une fois l'accès au sens idiomatique du verbe d'action établi (i.e. sens littéral du verbe écarté). De tels résultats corroboreraient l'hypothèse des modèles de l'apprentissage « hebbien » et du système miroir quant à une contribution majeure des régions de traitement moteur dans la compréhension du sens des mots désignant des actions.

Si de premiers résultats dans ce sens ont été fournis par notre étude menée chez les patients parkinsoniens, à savoir que les régions corticales et sous-corticales de contrôle moteur pourraient jouer un rôle notable dans les processus automatiques d'activation lexico-sémantique des verbes d'action en mémoire, les études menées chez les sujets sains restent néanmoins nécessaires afin de préciser le rôle de ces régions dans le traitement des mots. Les études neuropsychologiques fournissent en effet des éléments permettant d'inférer des hypothèses sur les mécanismes de fonctionnement du cerveau sain. Toutefois, sans remettre en cause la validité et l'utilité de ces travaux, les réorganisations corticales suite à des lésions cérébrales sont nombreuses et encore mal connues, suggérant que les mécanismes fonctionnels empruntés par le cerveau lésé puissent être différents de ceux sous-tendant le fonctionnement du cerveau sain. L'hypothèse de liens étroits unissant le traitement des mots d'action et l'action chez les sujets sains, jusqu'à présent principalement testée en termes d'influence de la perception de ces mots sur le système moteur, nécessite donc d'évaluer le pattern inverse, à savoir l'influence de la motricité sur le traitement des mots d'action. De telles données seraient en effet cruciales pour démontrer clairement une implication des régions motrices dans le traitement du sens des mots d'action. Selon le modèle de l'apprentissage « hebbien » (Pulvermüller, 1996a, 1999a, 2001a), les assemblées de cellules représentant les mots seraient composées de connexions réciproques entre les aires corticales, de sorte que l'activité de ces aires se renforce mutuellement. Le modèle du système miroir (Buccino et al., 2005 ; Gallese & Lakoff, 2005 ; Tettamanti et al., 2005) postule également un recrutement systématique des régions prémotrices et motrices lors du traitement de mots se référant à des actions, via un mécanisme de simulation de ces actions permettant d'accéder à leur sens. Un rôle essentiel des aires prémotrices et motrices dans la compréhension des mots d'action devrait alors se traduire par une modulation spécifique des performances de reconnaissance de ces mots lors du recrutement simultané du système moteur. Autrement dit, l'identification des mots d'action au

niveau comportemental, ou encore la dynamique des corrélats neurophysiologiques sous-tendant leur reconnaissance, pourraient être affectés par l'exécution et/ou l'observation simultanée d'un mouvement.

Outre leur aspect fondamental, les données recueillies au cours de ce travail de thèse pourraient enfin être à-même d'ouvrir de nouvelles perspectives quant à la mise en place de méthodes de rééducation de patients cérébro-lésés ou d'enfants présentant des retards d'acquisition du langage ou des habiletés motrices. Ainsi, suite à une exploration minutieuse de leurs déficits spécifiques à une catégorie de mots (noms vs. verbes ou objets vs. actions), les patients souffrant de troubles de traitement des verbes d'action, et des mots d'action en général, pourraient bénéficier d'une rééducation spécifiquement basée sur les performances motrices, dans laquelle la production et l'écoute de ces mots serait systématiquement corrélée à l'exécution et/ou à l'observation des actions correspondantes. Des techniques de rééducation du même type pourraient également être envisagées chez les enfants dysphasiques souffrant d'un retard d'acquisition du langage. Les liens fonctionnels unissant langage et motricité pourraient par ailleurs être mis à profit chez des patients apraxiques et des enfants dyspraxiques : des méthodes rééducationnelles reposant sur les processus de récupération des mots d'action en mémoire (i.e. production spontanée de mots d'action, identification des mots etc.) pourraient potentiellement améliorer les troubles moteurs de ces patients.

XI.4. Conclusion générale

L'étude des liens unissant le traitement du langage, et plus particulièrement celui des mots d'action, et l'action elle-même connaît un essor sans précédent depuis quelques années. Le présent travail de thèse, dont l'objectif était d'examiner de manière plus approfondie la dynamique de ces liens fonctionnels aux niveaux comportemental et cortical, a permis de révéler que les régions de contrôle moteur semblent effectivement participer au traitement des verbes d'action et jouer un rôle majeur dans les processus automatiques de récupération du sens de ces mots. Nos données corroborent l'hypothèse de l'existence de substrats neuronaux communs au traitement des mots d'action et à l'action, formulée principalement par deux modèles : celui de l'apprentissage « hebbien » et celui du système miroir. En outre, la démonstration d'une interaction spécifique entre la récupération des mots d'action et la motricité fournit, bien qu'indirectement, des arguments supplémentaires en faveur d'une origine motrice du langage humain. L'étude des liens entre langage et action pourrait ouvrir la voie à de nombreuses pistes de recherche, tant sur le plan de la

compréhension du rôle des aires motrices dans la compréhension des mots d'action que de la rééducation des patients cérébro-lésés, et constituer un modèle prometteur dans la recherche en neurosciences cognitives.

Bibliographie

Abrams, R.L., Klinger, M.R. & Greenwald, A.G. (2002). Subliminal words activate semantic categories (not automated motor responses). *Psychonomic Bulletin and Review, 9(1)*, 100-106.

Acredolo, L.P. (1988). Symbolic Gesturing in Normal Infants. *Child Development, 59*, 450-466.

Alexander, G.E., DeLong, M.R. & Strick, P.L. (1986). Parallel organization of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex. *Annual Review of Neuroscience, 9*,357-381.

Alexander, G.E. & Crutcher, M.D. (1990). Functional architecture of basal ganglia circuits: Neural substrates of parallel processing. *Trends in Neurosciences, 12*, 366-375.

Alho, K. (1995). Cerebral generators of mismatch negativity (MMN) and its magnetic counterpart (MMNm) elicited by sound changes. *Ear Hearing, 16*, 38-51.

Alibali, M.W., Flevares, L. & Goldin-Meadow, S. (1997). Assessing knowledge conveyed in gesture: Do teachers have the upper hand? *Journal of Educational Psychology, 89*, 183-193.

Alibali, M.W. & DiRusso, A.A. (1999). The function of gesture in learning to count: more than keeping track. *Cognitive Development, 14*, 37-56.

Alkhadhi, H., Brugger, P., Boendermaker, S.H., Crelier, G., Curt, A., Hepp-Reymond, M.C. & Kollias, S.S. (2005). What disconnection tells about motor imagery: evidence from paraplegic patients. *Cerebral Cortex, 15(2)*, 131-140.

Altschuler, E.L., Vankov, A., Wang, V., Ramachandran, V.S. & Pineda, J.A. (1997). Person see, person do: human cortical electrophysiological correlates of monkey see monkey do cell. *Society of Neuroscience Abstracts, 719*, 17.

Altschuler, E.L., Vankov, A., Hubbard, E.M., Roberts, E., Ramachandran, V.S. & Pineda, J.A. (2000). Mu wave blocking by observation of movement and its possible use as a tool to study theory of other minds. *Society of Neuroscience Abstracts, 68*, 1.

Angwin, A.J. Chenery, H.J. Copland, D.A., Arnott, W.L., Murdoch, B.E. & Silburn, P.A. (2004). Dopamine and semantic activation: an investigation of masked direct and indirect priming, *Journal of International Neuropsychology Society, 10*, 15-25.

Angwin, A.J., Chenery, H.J., Copland, D.A., Murdoch, B.E. & Silburn, P. A. (2005). Summation of semantic priming and complex sentence comprehension in Parkinson's disease. *Brain Research and Cognitive Brain Research, 25(1),* 78-89.

Arbib, M.A. (1981). Perceptual Structures and Distributed Motor Control, in Handbook of Physiology, Section 2: The Nervous System, Vol.II, Motor Control, Part 1 (Brooks, V.B., Ed.), American Physiological Society, pp.1449-1480.

Arbib, M.A., Billard, A., Iacoboni, M. & Oztop, E. (2000). Synthetic brain imaging: grasping, mirror neurons and imitation. *Neural Networks, 13(8-9)*, 975-997.

Arbib, M.A. (2002). The Mirror System, Imitation, and the Evolution of Language. In Dautenhahn, K. & Nehaniv, C. (Eds), Imitation in Animals and Artifacts, MIT Press.

Arbib, M.A. (2005). From Monkey-like Action Recognition to Human Language: An Evolutionary Framework for Neurolinguistics, *Behavioral and Brain Sciences, 28*, 105-167.

Armstrong, D.F., Stokoe, W.C. & Wilcox, S.E. (1995). Gesture and the nature of language. Cambridge: Cambridge University Press.

Armstrong, D.F. (1999). Original signs: Gesture, sign, and the source of language. Washington, DC: Gallaudet University Press. Foley, R. (1987). Another unique species: patterns in human evolutionary ecology. Harlow: Longman Scientific and Technical.

Arnott, W.L. & Chenery, H.J. (1999). Lexical decision in Parkinson's disease: a reply to Brown, McDonald, and Spicer (1999). *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 23(2),* 250-251.

Arnott, W.L., Chenery, H.J., Murdoch, B.E. & Silburn, P.A. (2001). Semantic priming in Parkinson's disease: evidence for delayed spreading activation. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 23(4),* 502-519.

Arroyo, S., Lesser, R.P., Gordon, B., Uematsu, S., Jackson, D. & Webber, R. (1993). Functional significance of the mu rhythm of human cortex: an electrophysiologic study with subdural electrodes. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 87*, 76-87.

Avikainen, S., Forrs, N. & Hari, R. (2002). Modulated activation of the human SI and SII cortices during observation of hand actions. *Neuroimage, 15(3)*, 640-646.

Aziz-Zadeh, L., Maeda, F., Zaidel, E., Mazziotta, J. & Iacoboni, M. (2002). Lateralization in motor facilitation during action observation: a TMS study. *Experimental Brain Research, 144(1),* 127-131.

Aziz-Zadeh, L., Iacoboni, M., Zaidel, E., Wilson, S. & Mazziotta, J. (2004). Left hemisphere motor facilitation in response to manual action sounds. *European Journal of Neuroscience, 19(9)*, 2609-2612.

Aziz-Zadeh, L., Koski, L., Zaidel, E., Mazziotta, J. & Iacoboni, M. (2006a). Lateralization of the human mirror neuron system. *Journal of Neuroscience, 26(11),* 2964-2970.

Aziz-Zadeh, L., Wilson, S.M., Rizzolatti, G. & Iacoboni, M. (2006b). Congruent embodied representations for visually presented actions and linguistic phrases describing actions. *Current Biology, 16*, 1818-1823.

Bak, T.H. & Hodges, J.R. (1997). Noun-verb dissociation in three patients with motor neuron disease. *Brain and Language*, *60*, 38-40.

Bak, T.H., O'Donovan, D.G., Xuereb, J.H., Boniface, S. & Hodges, J.R. (2001). Selective impairment of verb processing associated with pathological changes in Brodmann areas 44 and 45 in the motor neurone disease-dementia-aphasia syndrome. *Brain*, *124,* 103-120.

Bak, T.H. & Hodges, J.R. (2003). "Kissing and Dancing" - a test to distinguish the lexical and conceptual contributions to noun/verb and action/object dissociation. Preliminary results in patients with frontotemporal dementia. *Journal of Neurolinguistics, 16*, 169-181.

Bak, T.H. & Hodges, J.R. (2004). The effects of motor neurone disease on language: further evidence. *Brain and Language, 89(2)*, 354-361.

Bak, T.H., Yancopoulo, D., Nestor, P.J., Xuereb, J.H., Spillantini, M.G., Pulvermüller, F. & Hodges, J.R. (2006). Clinical, imaging and pathological correlates of a hereditary deficit in verb and action processing. *Brain, 129(2)*, 321-332.

Baldissera, F., Cavallari, P., Craighero, L. & Fadiga, L. (2001). Modulation of spinal excitability during observation of hand actions in humans. *European Journal of Neuroscience, 13(1),* 190-194.

Ball, B. (1882). De l'insanité dans la paralysie agitante. *L'encéphale, 2*, 22-32.

Ball, T., Schreiber, A., Feige, B., Wagner, M., Lucking, C.H. & Kristeva-Feige, R. (1999). The role of higher-order motor areas in voluntary movement as revealed by high-resolution EEG and fMRI. *Neuroimage, 10(6)*, 682-694.

Barry, C., Morrison, C.M. & Ellis, A.W. (1997). Naming the Snodgrass and Vanderwart pictures: Effects of age-of-acquisition, frequency and name agreement. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology: Human Experimental Psychology, 50A,* 560-585.

Bartenstein, P., Weindl, A., Spiegel, S., Boecker, H., Wenzel, R., Ceballos-Baumann, A.O., Minoshima, S. & Conrad, B. (1997). Central motor processing in Huntington's disease. A PET study. *Brain, 120(9),* 1553-1567.

Bartolo, A., Cubelli, R., Della Sala, S., Drei, S. & Marchetti, C. (2001). Double dissociation between meaningful and meaningless gesture reproduction in apraxia. *Cortex, 37(5)*, 696-699.

Bassano, D. (2000). Early development of nouns and verbs in French: exploring the interface between lexicon and grammar. *Journal of Child Language, 27(3),* 521-559.

Bassili, J.N., Smith, M.C. & MacLeod, C.M. (1989). Auditory and visual word stem completion: Separating data driven and conceptually driven processes. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *41*A, 439-453.

Bastiaansen, M.C., van Berkum, J.J. & Hagoort, P. (2002). Syntactic processing modulates the theta rhythm of the human EEG, *Neuroimage, 17*, 1479-1492.

Bates, E. (1976). Language and context. New York: Academic Press.

Bates, E. (1979). In the beginning, before the word: Review of Harnad, S., Steklis, H. & Lancaster, T., "Origins of language and speech". *Contemporary Psychology*, *24(3)*, 169-171.

Bates, E. & Snyder, L.S. (1987). The cognitive hypothesis in language development. In E. Ina C. Uzgiris, E. J. McVicker Hunt, et al. (Eds.), Infant performance and experience: New findings with the ordinal scales. (pp.168-204): Urbana, IL, USA.

Bates, E. & Dick, F. (2002). Language, gesture, and the developing brain. *Developmental Psychobiology, 40(3)*, 293-310.

Bauer, P.J., Hertsgaard, L.A., Dropik, P. & Daly, B.P. (1998). When even arbitrary order becomes important: Developments in reliable temporal sequencing of arbitrarily ordered events. *Memory, 6(2),* 165-198.

Bauer, P.J., Wenner, J.A., Dropik, P.L. & Wewerka, S.S. (2000). Parameters of remembering and forgetting in the transition from infany to early childhood. *Monographs of the Society for Research in ChildDevelopment, 65(4)*.

Bayles, K.A., Trosset, M.W., Tomoeda, C.K., Montgomery, E.B. Jr & Wilson, J. (1993). Generative naming in Parkinson disease patients. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology,15(4),* 547-562.

Beatty, W.W. & Monson, N. (1989). Lexical processing in Parkinson's disease and multiple sclerosis. *Journal of Geriatry, Psychiatry and Neurology, 2(3),* 145-152.

Beattie, G. & Coughlan, J. (1999). An experimental investigation of the role of iconic gestures in lexical access using the tip-of-the-tongue phenomenon. *British Journal of Psychology*, *90*, 35-56.

Beattie, G.W. & Shovelton, H.K. (2000). Iconic hand gestures and the predictability of words in context in spontaneous speech. British Journal of Psychology, 91, 473-492.

Beck, A.T., Ward, C.H., Mendelson, M., Mock, J. & Erbaugh, J. (1961). An inventory for measuring depression. *Archives of General Psychiatry, 4*, 561-571.

Beck, A.T. (1979). Cognitive therapy and emotional disorders, New York, American library.

Beck, A.T., Steer, R.A. & Garbin, M.G. (1988). Psychometric properties of the Beck Depression Inventory: Twenty-five years of evaluation. *Clinical Psychology Review, 8 (1),* 77-100.

Bell, B.D. (1994). Pantomime recognition impairment in aphasia: An analysis of error types. *Brain and Language, 47*, 269-278.

Bellugi, U. (1991). The link between hand and brain: Implications from a visual language. In Martin, D. S. (Ed.), Advances in cognition, education, and deafness. Washington, DC: Gallaudet Univ. Press, pp.11-35.

Belton, E., Salmond, C.H., Watkins, K.E., Vargah-Khadem, F. & Gadian, DG. (2003). Bilateral brain abnormalities associated with dominantly inherited verbal and orofacial dyspraxia. *Human Brain Mapping, 18(3)*, 194-200.

Berardelli, A., Noth, J., Thompson, P.D., Bollen, E.L., Curra, A., Deuschl, G., van Dijk, J.G., Topper, R., Schwarz, M. & Roos, R.A. (1999). Pathophysiology of chorea and bradykinesia in Huntington's disease. *Movement Disorders, 14(3),* 398-403.

Bernardis, P. & Gentilucci, M. (2006). Speech and gesture share the same communication system. *Neuropsychologia, 44(2),* 178-190.

Berndt, R. & Haendiges, A. (2000). Grammatical class in word and sentence production: Evidence from an aphasic patient. *Journal of Memory and Language*, *43*, 249-273.

Berndt, R., Haendiges, A., Burton, M. & Mitchum, C. (2002). Grammatical class and imageability in aphasic word production: Their effects are independent. *Journal of Neurolinguistics*, *15*, 353-371.

Bertella, L., Albani, G., Greco, E., Priano, L., Mauro, A., Marchi, S., Bulla, D. & Semenza, C. (2002). Noun verb dissociation in Parkinson's disease. *Brain and Cognition, 48(2-3),* 277-280.

Berthier, N.E., Clifton, R.K., Gullapalli, V., McCall, D.D. & Robin, D.J. (1996). Visual information and object size in the control of reaching. *Journal of Motor Behaviour, 28*, 187-197.

Bickerton, D. (1990). Language and Species. University of Chicago Press.

Bickerton, D. (1995). Language and human behavior. London : UCL Press, ed. 1996.

Binkofski, F., Buccino, G., Posse, S., Seitz, R.J., Rizzolatti, G. & Freund, H.J. (1999a). A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI-study. *European Journal of Neuroscience, 11(9)*, 3276-3286.

Binkofski, F., Buccino, G., Stephan, K.M., Rizzolatti, G., Seitz, R.J. & Freund, H.J. (1999b). A parieto-premotor network for object manipulation: evidence from neuroimaging. *Experimental Brain Research, 128(1-2),* 210-213.

Bird, H., Howard, D. & Franklin, S. (2000). Why is a verb like an inanimate object? Grammatical category and semantic category deficits. *Brain and Language, 72*, 246-309.

Bird, H., Howard, D. & Franklin, S. (2001). Noun-verb differences? a question of semantics: a response to Shapiro and Caramazza. *Brain and Language, 76(2),* 213-222.

Black, M. & Chiat, S. (2003). Noun-verb dissociations: a multi-faceted phenomenon. *Journal of Neurolinguistics, 16*, 231-250.

Blake, J., O'Rourke, P. & Borzellino, G. (1994). Form and function in the development of pointing and reaching gestures. *Infant Behavior and Development, 17*, 195-203.

Bloxham, C.A., Dick, D.J. & Moore, M. (1987). Reaction times and attention in Parkinson's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry, 50(9),* 1178-1183.

Boecker, H., Kleinschmidt, A., Requardt, M., Hanicke, W., Merboldt, K.D. & Frahm, J. (1994). Functional cooperativity of human cortical motor areas during self-paced simple finger movements. A high-resolution MRI study. *Brain, 117(6)*, 1231-1239.

Bogka, N., Masterson, J., Druks, J., Fragkioudaki, M., Chatziprokopiou, E.S. & Economou, K. (2003). Object and action picture naming in English and Greek. *The European Journal of Cognitive Psychology, 15*, 371-403.

Bonin P., Fayol, M. & Chalard, M. (2001). Age of acquisition and word frequency in written picture naming. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology, 54A(2)*, 469-489.

Bonin, P., Boyer, B., Méot, A., Fayol, M. & Droit, S. (2004). Psycholinguistic norms for action photographs in French and their relationships with spoken and written latencies. *Behavior Brain Methods, Instruments and Computers, 36(1)*, 127-139.

Bookheimer, S. (2002). Functional MRI of language: new approaches to understanding the cortical organization of semantic processing. *Annual Review of Neuroscience, 25*,151-188.

Bosboom, J.L.W., Stoffers, D. & Wolters, E.C. (2004). Cognitive dysfunction and dementia in Parkinson's disease. *Journal of Neural Transmission, 111*, 1303-1315.

Boulenger, V., Decoppet, N., Roy, A.C., Paulignan, Y. & Nazir, T.A. (2006a). Differential effects of Age-of-Acquisition for concrete nouns and action verbs: Evidence for partly distinct representations? *Cognition.*

Boulenger, V., Roy, A.C., Paulignan, Y., Déprez, V., Jeannerod, M. & Nazir, T.A. (2006b). Cross-talk between language processes and overt motor behavior in the first 200 ms of processing. *Journal of Cognitive Neuroscience, 18:10,* 1607-1615.

Boussaoud, D. & Wise, S.P. (1993). Primate frontal cortex: effects of stimulus and movement. *Experimental Brain Research, 95(1)*, 28-40.

Bradshaw, J.L., Phillips, J.G., Dennis, C., Mattingley, J.B., Andrewes, D., Chiu, E., Pierson, J.M. & Bradshaw, J.A. (1992). Initiation and execution of movement sequences in those suffering from and at-risk of developing Huntington's disease. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 14(2),* 179-192.

Braitenberg, V. & Schüz, A. (1991). Anatomy of the Cortex. Springer-Verlag Berlin.

Brass, M., Bekkering, H., Wohlschläger, A. & Prinz, W. (2000). Compatibility between observed and executed finger movements: Comparing symbolic, spatial and imitative cues. *Brain and Cognition, 44*, 124-143.

Brass, M., Bekkering, H., & Prinz, W. (2001). Movement observation affects movement execution in a simple response task. *Acta Psychologica, 106*, 3-22.

Brighina, F., La Bua, V., Oliveri, M., Piazza, A. Fierro, B. (2000). Magnetic stimulation study during observation of motor tasks. *Journal of Neurological Sciences, 174(2),* 122-126.

Brinkman, J. & Kuypers, H.G. (1973). Cerebral control of contralateral and ipsilateral arm, hand and finger movements in the split-brain rhesus monkey. *Brain, 96(4)*, 653-694.

Broca, P. (1861). Remarques sur le siège de la faculté du langage articulé, suivies d'une observation d'aphtmie (perte de la parole). *Bull Sot Anat, 36*, 330-357.

Brodmann, K. (1909). Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues, Barth, Leipzig, In: Some Papers on the Cerebral Cortex, translated as: On the Comparative Localization of the Cortex, 201-230, Thomas, Springfield, IL, 1960.

Brown, D.A. & Watson, F.L. (1987). First in, first out: Word learning age and spoken word frequency as predictors of word familiarity and word naming latency. *Memory and Cognition, 15(3),* 208-216.

Brown, C.G., McDonald, C. & Spicer, K. (1999). Lexical priming on Neely's (1977) paradigm in Parkinson's disease: where do we stand? *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 21(3),* 301-311.

Brown, C.G., Brown, S.J., Christenson, G., Williams, R.E., Kindermann, S.S., Loftis, C., Olsen, R., Siple, P., Shults, C. & Gorell, J.M. (2002). Effects of task structure on category priming in patients with Parkinson's disease and in healthy individuals. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 24(3)*, 356-369.

Bruce, V. & Valentine, T. (1986). Semantic priming in face recognition. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *38A*, 125-150.

Brunia, C.H. & van Boxtel, G.J. (2001). Wait and see. *International Journal of Psychophysiology, 43(1)*, 59-75.

Brysbaert, M., Van Wijnendaele, I. & De Deyne, S. (2000). Age-of-acquisition effects in semantic processing tasks. *Acta Psychologica, 104(2),* 215-226.

Buccino, G., Binkofski, G., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitza, R.J., Zilles, G., Rizzolatti, G. & Freund, H.J. (2001). Action observation activates the premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience, 13*, 400-404.

Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, L., Lagravinese, G., Benuzzi, F., Porro, C.A. & Rizzolatti, G. (2004a). Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: an FMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience, 16(1)*, 124-126.

Buccino, G., Vogt, S., Ritzl, A., Fink, G.R., Zilles, K., Freund, H.J. & Rizzolatti, G. (2004b). Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study. *Neuron, 42(2)*, 323-334.

Buccino, G., Riggio, L., Melli, G., Binkofski, F., Gallese, V. & Rizzolatti, G. (2005). Listening to action-related sentences modulates the activity of the motor system: a combined TMS and behavioral study. *Cognitive Brain Research, 24(3),* 355-363.

Burt, D.M. & Perrett, D.I. (1997). Perceptual asymmetries in judgements of facial attractiveness, age, gender, speech and expression. *Neuropsychologia, 35(5),* 685-693.

Butterworth, B. & Beattie, G. (1978). Gesture and silence as indicators of planning in speech. In Campbell, R. & Smith, P. (Eds.), Recent advances in psychology of language: Formal and experimental approaches (pp.347-360). New York: Plenum.

Buxbaum, L.J., Veramonti, T. & Schwartz, M.F. (2000). Function and manipulation tool knowledge in apraxia: Knowing "what for" but not "how". *Neurocase, 6*, 83-97.

Buxbaum, L.J., & Saffran, E.M. (2002). Knowledge of object manipulation and object function: Dissociations in apraxic and non-apraxic subjects. *Brain and Language, 82*, 179-199.

Buxbaum, L.J., Sirigu, A., Schwartz, M.F. & Klatzky, R. (2003). Cognitive representations of hand posture in ideomotor apraxia. *Neuropsychologia, 41*, 1091-1113.

Calvert, G.A. & Campbell, R. (2003). Reading speech from still and moving faces: the neural substrates of seen speech. *Journal of Cognitive Neuroscience, 15*, 57-70.

Calvo-Merino, B., Glaser, D.E., Grèzes, J., Passingham, R.E. & Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex, 15(8),* 1243-1249.

Camaioni, L. & Longobardi, E. (2001). Noun versus verb emphasis in Italian mother-to-child speech. *Journal of Child Language, 28(3),* 773-785.

Campbell, A.W. (1905). Histological studies on the localization of cerebral function. New York: Cambridge University Press.

Campbell, R. (1987). The cerebral lateralization of lip-reading. In: Dodd, B. & Campbell, R. (Eds). Hearing by eye: the psychology of lip-reading. London: Lawrence Erlbaum Associates, 215-226.

Campbell, R., MacSweeney, M., Sugurladze, S., Calvert, G., McGuire, P., Suckling, J., Brammer, M.J. & David, A.S. (2001). The specificity of activation for seen speech and for meaningless lower-face acts (gurning) *Cognitive Brain Research*, *12*, 233.

Cantalupo, C. & Hopkins, W.D. (2001). Asymmetric Broca's area in great apes. *Nature, 414*, 505.

Cappa, S.F., Papagno, C. Wallar, G. (1990). Language and verbal memory after right hemispheric stroke: a clinical-CT scan study. *Neuropsychologia, 28(5)*, 503-509.

Cappa, S.F., Binetti, G., Pezzini, A., Padovani, A., Rozzini, L. & Trabucchi, M. (1998). Object and action naming in Alzheimer's disease and frontotemporal dementia. *Neurology, 50(2),* 351-355.

Cappa, S.F., Sandrini, M., Rossini, P.M., Sosta, K. & Miniussi, C. (2002). The role of the left frontal lobe in action naming: rTMS evidence. *Neurology, 59(5),* 720-723.

Caramazza, A. (1977). How many levels of processing are there in lexical access? *Cognitive Neuropsychology, 14*, 177-208.

Caramazza, A. & Hillis, A.E. (1991). Lexical organization of nouns and verbs in the brain. *Nature, 349*, 788-790.

Caramazza, A. & Miozzo, M. (1997). The relation between syntactic and phonological knowledge in lexical access: evidence from the "tip of the tongue" phenomenon. *Cognition, 26*, 59-85.

Caramazza, A. & Shapiro, K. (2004). The representation of grammatical knowledge in the brain. In Jenkins, L. (Ed.), Variation and Universals in Biolinguistics. Amsterdam: Elsevier.

Cardebat, D., Démonet, J.F., Celsis, P. & Puel, M. (1996). Living/non-living dissociation in a case of semantic dementia: a SPECT activation study. *Neuropsychologia, 34(12)*, 1175-1179.

Carnahan, H., Goodale, M.A. & Marteniuk, R.G. (1993). Grasping versus pointing and the differential use of visual feedback. Human Movement Sciences, 12, 219-234.

Carnahan, H. (1998). Manual asymmetries in response to rapid target movement. *Brain and Cognition, 37*, 237-253.

Carroll, J.B. & White, M.N. (1973a). Age of acquisition norms for 220 picturable nouns. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior, 12,* 563-576.

Carroll, J.B. & White, M.N. (1973b). Word frequency and age-of-acquisition as determiners of picture-naming latency. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology, 25,* 85-95.

Carstairs-McCarthy, A. (1998). Synonymy avoidance, phonology and the origin of syntax. In Hurford, J.R., Studdert-Kennedy, M. & Knight C. (Eds.), *Approaches to the Evolution of Language* (Cambridge University Press, New York).

Caselli, M.C., Bates, E., Casadio, P., Fenson, L., Sanderl, L. & Weir, J. (1995). A crosslinguistic study of early lexical development. *Cognitive Development*, *10*, 159-199.

Castiello, U., Bennett, K.M.B. & Paulignan, Y. (1992). Does the type of prehension influence the kinematics of reaching. *Behavorial Brain Research, 50*, 7-15.

Castiello, U., Bennett K.M.B. & Stelmach, G.E. (1993). Reach to grasp: the natural response to perturbation of object size. *Experimental Brain Research, 94*, 163-178.

Castiello, U., Lusher, D., Mari, M., Edwards, M.G., & Humphreys, G.W. (2002). Observing a human or a robotic hand grasping an object: Differential motor priming effects. In Prinz & B. Hommel (Eds), *Attention and performance XIX*, Cambridge, MA: MIT Press, 314-334.

Castro, A., Diaz, F. & van Boxtel, G.J. (2005). What happens to the readiness potential when the movement is not executed? *Neuroreport, 16(5)*, 1609-1613.

Catalan, M.J., Honda, M., Weeks, R.A., Cohen, L.G. & Hallett, M. (1998). The functional neuroanatomy of simple and complex sequential finger movements: a PET study. *Brain, 121(2)*, 253-264.

Catalan, M.J., Ishii, K., Honda, M., Samii, A. & Hallett, M. (1999). A PET study of sequential finger movements of varying length in patients with Parkinson's disease. *Brain, 122(3)*, 483-495.

Cavada, C. (2001). The visual parietal areas in the macaque monkey: current structural knowledge and ignorance. *Neuroimage, 14*, 21-28.

Cepeda, C. & Levine M.S. (1998). Dopamine and N-methyl-d-aspartate receptor interactions in th neostriatum. *Developmental Neurosciences. 20*, 1-18.

Chaminade , T., Meltzoff, A.N. & Decéty, J. (2002). Does the end justify the means? A PET exploration of the mechanisms involved in human imitation. *Neuroimage, 15(2),* 318-328.

Chao, L.L. & Martin, A. (2000). Representation of manipulable man-made objects in the dorsal stream. *Neuroimage, 12(4),* 478-484.

Chen, R., Cohen, L.G & Hallett, M. (1997). Role of the ipsilateral motor cortex in voluntary movement. *Canadian Journal of Neurological Sciences, 24*, 284-291.

Chen, R., Corwell, B. & Hallett, M. (1999). Modulation of motor cortex excitability by median nerve and digit stimulation. *Experimental Brain Research, 129(1)*, 77-86.

Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1988). Assessment of meaning and the detection of unreliable signals by vervet monkeys. *Animal Behaviour, 36*, 477-486.

Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1990). How monkeys see the world. University of Chicago Press, London.

Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1992). Précis of *How monkeys see the world* . *Behavioural Brain Sciences,* 15, 135-182.

Chertkow, H., Bergman, H., Grauer, H., D'Antono, B. & Whitehead, V. (1992). Slowing of responses does not increase semantic priming on a lexical decision task in non-demented individuals. Paper presented at the meeting of the Canadian Psychological Association, Quebec, Canada.

Chiarello, C., Shears, C. & Lund, K. (1999). Imageability and distributional typicality measures of nouns and verbs in contemporary English. *Behav Res Methods Instrum Comput, 31(4)*, 603-637.

Chieffi, S., Fogassi, L., Gallese, V. & Gentilucci, M. (1992). Prehension movements directed to approaching objects: influence of stimulus velocity on the transport and the grasp components. *Neuropsychologia, 30(10),* 877-897.

Chieffi, S. & Gentilucci, M. (1993). Coordination between the transport and the grasp component during prehension movements. *Experimental Brain Research, 94*, 471-477.

Choi, S. & Gopnik, A. (1995). Early acquisition of verbs in Korean: A cross-linguistic study. *Journal of Child Language, 22(3)*, 497-529.

Chomsky, N. (1966). Topics in the Theory of Generative Grammar." In Current Trends in Linguistics 3: Theoretical Foundations, edited by T. Sebeok, 1-60. The Hague: Mouton.

Chomsky, N. (1972). Studies on Semantics in Generative Grammar. The Hague: Mouton.

Chomsky, N. (1986). Knowledge of Language: Its Nature, Origin, and Use. New York: Praeger Publishers.

Christenfeld, N., Schachter, S. & Bilous, F. (1991). Filled pauses and gestures: It's not coincidence. *Journal of Psycholinguistic Research, 20*, 1-10.

Churchland, M.M., Yu, B.M., Ryu, S.I., Santhanam, G. & Shenoy, K.V. (2006). Neural variability in premotor cortex provides a signature of motor preparation. *Journal of Neuroscience, 26(14)*, 3697-3712.

Clark, S., Tremblay, F. & Ste Marie, D. (2004). Differential modulation of corticospinal excitability during observation, mental imagery and imitation of hand actions. *Neuropsychologia, 42(1),* 105-112.

Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S. & Martineau, J. (1999). Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalograpy. *European Journal of Neuroscience, 11*, 1839-1842.

Cohen-Seat, G., Gastaut, H., Faure, J. & Heuyer, G. (1954). Etudes expérimentales de l'activité nerveuse pendant la projection cinématographique. *Revue Internationale de Filmologie, 5*, 7-64.

Collins, A.M. & Loftus, E.F. (1975). A spreading activation theory of semantic processing. *Psychological Review, 82,*407-428.

Colombo, L. & Burani, C. (2002). The influence of age of acquisition, root frequency and context availability in processing nouns and verbs. *Brain and Language, 81*, 398-411.

Conway, B., Halliday, D., Farmer, S., Shahani, U., Maas, P., Weir, A. & Rosenberg, J. (1995). Synchronization between motor cortex and spinal motoneuronal pool during the performance of a maintained motor task in man. *Journal of Physiology (London), 489*, 917-924.

Cooper, J.A., Sagar, H.J., Jordan, N., Harvey, N.S. & Sullivan, E.V. (1991). Cognitive impairment in early, untreated Parkinson's disease and its relationship to motor disability. *Brain ,114(5)*, 2095-2122.

Cooper, J.A., Sagar, H.J. & Sullivan, E.V. (1993). Short-term memory and temporal ordering in early Parkinson's disease: effects of disease chronicity and medication. *Neuropsychologia, 31(9)*, 933-949.

Cooper, J.A., Sagar, H.J., Tidswell, P. & Jordan, N. (1994). Slowed central processing in simple and go/no-go reaction time tasks in Parkinson's disease. *Brain, 117(3),* 517-529.

Copland, D.A., Chenery, H.J. & Murdoch, B.E. (2000). Understanding ambiguous words in biased sentences: evidence of transient contextual effects in individuals with nonthalamic subcortical lesions and Parkinson's disease. *Cortex, 36(5),* 601-622.

Corballis, M.C. (1992). On the evolution of language and generativity. *Cognition, 44*, 197-226.

Corballis, M.C. (1999). The gestural origins of language. *American Scientist, 87* (March-April), 138-145.

Corballis, M.C. (2002). From Hand to Mouth: The Origins of Language. Princeton University Press.

Corballis, M.C. (2003). From mouth to hand: Gesture, speech, and the evolution of right-handedness. *Behavioral and Brain Sciences, 26*, 198-208.

Corballis, M.C. (2005). Did language evolve before speech? International Symposium on Language and Communication: The Evolution of Language.

Corina, D., Poizner, H., Bellugi, U., Feinberg, T., Dowd, D. & O'Grady-Batch, L. (1992). Dissociation between linguistic and nonlinguistic gestural systems: A case for compositionality. *Brain and Language, 43*, 414-447.

Craighero, L., Bello, A., Fadiga, L. & Rizzolatti, G. (2002). Hand action preparation influences the responses to hand pictures. *Neuropsychologia, 40(5),* 492-502.

Cramer, S.C., Finklestein, S.P., Schaechter, J., Bush, G. & Rosen, B.R. (1999). Activation of distinct motor cortex regions during ipsilateral and contralateral finger movements. *Journal of Neurophysiology, 8*1, 383-387.

Crammond, D.J. & Kalaska, J.F. (2000). Prior information in motor and premotor cortex: activity during the delay period and effect on pre-movement activity. *Journal of Neurophysiology, 84(2)*, 986-1005.

Crelin, E.S. (1987). The Human Vocal Tract. Vantage, New York.

Crepaldi, D., Aggujaro, S., Arduino, L.S., Zonca, G., Ghirardi, G., Inzaghi, M.G., Colombo, M., Chierchia, G. & Luzzati, G. (2006). Noun-verb dissociation in aphasia: the role of imageability and functional locus of the lesion. *Neuropsychologia, 44(1)*, 73-89.

Crow, T.J. (2002). Sexual selection, timing, and an X-Y homologous gene: Did *Homo sapiens* speciate on the Y chromosome? In Crow, T. J. (Ed.), The speciation of modern *Homo sapiens* (pp. 197-216), Oxford, UK: Oxford University Press.

Cubelli, R., Marchetti, C., Boscolo, G. & Della-Sala, S. (2000). Cognition in action: Testing a model of limb apraxia. *Brain and Cognition, 44*, 144–165.

Cui, R.Q. & Deecke, L. (1999a). High resolution DC-EEG analysis of the Bereitschaftspotential and post movement onset potentials accompanying uni- or bilateral voluntary finger movements. *Brain Topography, 11(3)*, 233-249.

Cui, R.Q., Huter, D. Lang, W. & Deecke, L. (1999b). Neuroimage of voluntary movement: topography of the Bereitschaftspotential, a 64-channel DC current source density study. *Neuroimage, 9(1)*, 124-134.

Cui, R.Q., Egkher, A., Huter, D., Lang, W., Lindinger, G. & Deecke, L. (2000). High resolution spatiotemporal analysis of the contingent negative variation in simple or complex motor tasks and a non-motor task. *Clinical Neurophysiology, 111(10)*, 1847-1859.

Cunnington, R., Iansek, R., Bradshaw, J.L. & Phillips, J.G. (1996). Movement-related potentials associated with movement preparation and motor imagery. *Experimental Brain Research, 111(3)*, 429-436.

Cunnington, R., Windischberger, C., Deecke, L. & Moser, E. (2002). The preparation and execution of self-initiated and externally-triggered movement: a study of event-related fMRI. *Neuroimage, 15(2)*, 373-385.

Cunnington, R., Windischberger, C., Deecke, L. & Moser, E. (2003). The preparation and readiness for voluntary movement: a high-field event-related fMRI study of the Bereitschafts-BOLD response. *Neuroimage, 20(1)*, 404-412.

Dall'Oglio, A.M., Bates, E., Volterra, V. & Di Capua, M. (1994). Early cognition, communication and language in children with focal brain injury. *Developmental Medicine and Child Neurology, 36(12),* 1076 1098.

Damasio, A. (1984). The neural basis of language. *Annual Review of Neuroscience, 7*, 127-147.

Damasio, A.R., & Tranel, D. (1993). Nouns and verbs are retrieved with differently neural systems. *Proceedings of the National Academy of Science, 90*, 4957-4960.

Damasio, H., Grabowski, T.J., Tranel, D., Ponto, L.L., Hichwa, R.D. & Damasio, A.R. (2001). Neural correlates of naming actions and of naming spatial relations. *Neuroimage, 13(6)*, 1053-1064.

Damen, E.J. & Brunia, C.H. (1994). Is a stimulus conveying task-relevant information a sufficient condition to elicit a stimulus-preceding negativity? *Psychophysiology, 31(2)*, 129-139.

Daniele, A., Giustolisi, L., Silveri, M.C., Colosimo, S. & Gainotti, G. (1994). Evidence for a possible neuroanatomical basis for lexical processing of nouns and verbs. *Neuropsychologia, 32(11)*, 1325-1341.

Dapretto, M., Davies, M.S., Pfeifer, J.H., Scott, A.A., Sigman, M., Bookheimer, S.Y. & Iacoboni, M. (2006). Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nature Neuroscience, 9(1),* 28-30.

Dassonville, P., Lewis, S.M., Zhu, X.H., Ugurbil, K., Kim, S.G. & Ashe, J. (1998). Effects of movement predictability on cortical motor activation. *Neuroscience Research, 32(1)*, 65-74.

Davis, B.L. & MacNeilage, P.F. (1995). The articulatory basis of babbling. *J. Speech Hear Res, 38(6),* 1199-1211.

Deacon, T.W. (1992). Cortical connections og the inferior arcuate sulcus cortex in the macaque brain. *Brain Research, 573*, 8-26.

Deacon, D., Hewitt, S., Yang, C. & Nagata, M. (2000). Event-related potential indices of semantic priming using masked and unmasked words: evidence that the N400 does not reflect a post-lexical process. *Brain Research Cognitive Brain Research, 9(2)*, 137-146.

De Bleser, R. & Kauschke, C. (2002). Acquisition and Loss of Nouns and Verbs: Parallel or Divergent Patterns? *Journal of Neurolinguistics, 16 (2/3),* 213-229.

Decéty, J., Perani, D., Jeannerod, M., Bettinardi, V., Tadary, B., Woods, R., Mazziotta, J.C. & Fazio, F. (1994). Mapping motor representations with positron emission tomography. *Nature, 371*, 600-602.

Decéty, J., Grezes, J., Costes, N., Perani, D., Jeannerod, M., Procyk, E., Grassi, F. & Fazio, F. (1997). Brain activity during observation of actions. Influence of action content and subject's strategy. *Brain, 120*, 1763-1777.

Decéty, J., Chaminade, T., Grezes, J. & Meltzoff, A.N. (2002). A PET exploration of the neural mechanisms involved in reciprocal imitation. *Neuroimage, 15(1)*, 265-272.

Decoppet, N. (2005, Thèse, Université Lyon 2). Les effets d'Age d'Acquisition de la forme orthographique des mots : illusion ou réalité ? http://demeter.univ-lyon2.fr:8080/sdx/theses/lyon2/2005/decoppet_n

Deecke, L., Scheid, P. & Kornhuber, H. H. (1969). Distribution of readiness potential, pre-motion positivity, and motor potential of the human cerebral cortex preceding voluntary finger movements. *Experimental Brain Research, 7*, 158-168.

Deecke, L. & Kornhuber, H.H. (1978). An electrical sign of participation of the mesial "supplementary" motor cortex in human voluntary finger movement. *Brain and Research, 159*, 473-476.

Deecke, L., Niesser, A. & Ziller, B. (1980). Modality (visual and tactile) and stimulus predictability influence contingent negative variation and reaction time. *Progress in Brain Research, 54*, 301-308.

Deecke, L., Lang, W., Heller, H.J., Hufnagl, M. & Kornhuber, H.H. (1987). Bereitschaftspotential in patients with unilateral lesions of the supplementary motor area. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry, 50*, 1430-1434.

De Groot, A.M. B. (1984). Primed lexical decision: Combined effects of the proportion of related prime target pairs and the stimulus-onset asynchrony of prime and target. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *36A*, 253- 280.

Dehaene, S. (1995). Electrophysiological evidence for category-specific word processing in the normal human brain. *Neuroreport, 6(16),* 2153-2157.

Dehaene, S., Naccache, L., Le Clec'H, G., Koechlin, E., Mueller, M., Dehaene-Lambertz, G., van de Moortele, P.F. & Le Bihan, D. (1998). Imaging unconscious semantic priming. *Nature, 395(6702)*, 597-600.

Dehaene, S., Naccache, L., Cohen, L., Le Bihan, D., Mangin, J.F., Poline, J.B. & Rivière, D. (2001). Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming. *Nature Neuroscience, 4(7)*, 752-758.

Deiber, M.P., Ibanez, V., Sadato, N. & Hallett, M. (1996). Cerebral structures participating in motor preparation in humans: a positron emission tomography study. *Journal of Neurophysiology, 75(1)*, 233-247.

Deiber, M.P., Honda, M., Ibanez, V., Sadato, N. & Hallett, M. (1999). Mesial motor areas in self-initiated versus externally triggered movements examined with fMRI: effect of movement type and rate. *Journal of Neurophysiology, 81(6),* 3065-3077.

de Lafuente, V. & Romo, R. (2004). Language abilities of motor cortex. *Neuron, 41(2)*, 178-180.

DeLong, M.R. (1990). Primate models of movement disorders of basal ganglia origin. *Trends in Neurosciences, 13(7)*, 281-285.

De Renzi, E., Motti, F. & Nichelli, P. (1980). Imitating gestures. A quantitative approach to ideomotor apraxia. *Archives of Neurology, 37(1),* 6-10.

De Renzi, E. & di Pellegrino, G. (1995). Sparing of verbs and preserved, but ineffectual reading in a patient with impaired word production. *Cortex, 31(4)*, 619-636.

Devlin, J.T., Gonnerman, L.M., Andersen, R.S. & Seidenberg, M.S. (1998). Category-specific semantic deficits in focal and widespread brain damage: a computational account. *Journal of Cognitive Neuroscience, 10(1)*, 77-94.

Devlin, J.T., Moore, C.J., Mummery, C.J., Gorno-Tempini, M.L., Phillips, J.A., Noppeney, U., Frackowiak, R. S., Friston, K.J. & Price, C.J. (2002). Anatomic constraints on cognitive theories of category specificity. *Neuroimage, 15*, 675-685.

Dick, J.P., Cantello, R., Buruma, O., Gioux, M., Benecke, R., Day, B.L., Rothwell, J.C., Thompson, P.D. & Marsden, C.D. (1987). The Bereitschaftspotential, L-DOPA and Parkinson's disease. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 66(3)*, 263-274.

Dick, J.P., Rothwell, J.C., Day, B.L., Cantello, R., Buruma, O., Gioux, M., Benecke, R., Berardelli, A., Thompson, P.D. & Marsden, C.D. (1989). The Bereitschaftspotential is abnormal in Parkinson's disease. *Brain, 122(1)*, 233-244.

Diederich, N.J., Raman, R., Leurgans, S. & Goetz, C.G. (2002). Progressive worsening of spatial and chromatic processing deficits in Parkinson disease. *Archives of Neurology, 59(8)*, 1249-1252.

di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V. & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research, 91(1)*, 176-180.

Dittmann, A.T. & Llewelyn, L.G. (1969). Body movement and speech rhythm in social conversation. *Journal of Personality and Social Psychology, 23*, 283-92.

Donald, M. (1991). Origins of the modern mind: Three stages in the evolution of culture and cognition. Harvard University Press.

Draine, S.C. & Greenwald, A.G. (1998). Replicable unconscious semantic priming. *Journal of Experimental Psychology-General, 127(3)*, 286-303.

Driskell, J.E. & Radtke, P.H. (2003). The effect of gesture on speech production and comprehension. *Human Factors, 45(3),* 445-454.

Druks, J. (2002). Verbs and nouns - a review of the literature. *Journal of Neurolinguistics, 15,* 289-316.

Dubois, B. & Pillon, B. (1997). Cognitive deficits in Parkinson's disease. *Journal of Neurology, 244(1)*, 2-8.

Dubois, B., Slachevsky, A., Litvan, I. & Pillon, B. (2000). The FAB a frontal assesment battery at bedside. *Neurology, 55*, 1621-1626.

Dujardin, K., Blairy, S., Defebvre, L., Duhem, S., Noel, Y., Hess, U. & Destee, A. (2004). Deficits in decoding emotional facial expressions in Parkinson's disease. *Neuropsychologia, 42(2)*, 239-250.

Dunbar, R. (2003). The Origin and Subsequent Evolution of Language. In Christiansen, M.H. & Kirby, S. (Eds), Language Evolution: The States of the Art, Oxford University Press.

Ebersberger, I., Schwarz, C., Metzler, D. & Pääbo S. (2002). Genome wide DNA sequence comparison between humans and chimpanzees. *American Journal of Human Genetics, 70*, 1490-1497.

Ebmeier, K.P., Calder, S.A., Crawford, J.R., Stewart, L., Besson, J.A. & Mutch, W.J. (1990). Clinical features predicting dementia in idiopathic Parkinson's disease: a follow up study. *Neurology, 40(8)*, 1222-1224.

Edwards, M.G., Humphreys, G.W. & Castiello, U. (2003). Motor facilitation following action observation: A behavioural study in prehensile action. *Brain and Cognition, 53*, 495-502.

Ehrsson, H.H., Fagergren, A., Jonsson, T., Westling, G., Johansson, R.S. & Forssberg, H. (2000). Cortical activity in precision- versus power-grip tasks: an fMRI study. *Journal of Neurophysiology, 83*, 528-536.

Eimer, M. & Schlaghecken, F. (1998). Effects of masked stimuli on motor activation: behavioral and electrophysiological evidence. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 24(6)*, 1737-1747.

Elbert, T., Rockstroh, B., Hampson, S., Pantev, C. & Hoke, M. (1994). The magnetic counterpart of the contingent negative variation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 92(3)*, 262-272.

Ellis, A.W. & Morrison, C.M. (1998). Real age of acquisition effects in lexical retrieval. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 24*, 515-523.

Ellis, A.W. & Lambon-Ralph, M.A. (2000). Age of acquisition effects in adult lexical processing reflect loss of plasticity in maturing systems: Insights from connectionist networks. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 26(5)*, 1103-1123.

Emmorey, K. (2002). Language, cognition, and brain: Insights from sign language research. Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Enard, W., Przeworski, M., Fisher, S. E., Lai, C. S., Wiebe, V., Kitano, T., Monaco, A.P. & Pääbo, S. (2002). Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature, 418*, 869-872.

Facchini, S., Muellbacher, W., Battaglia, F. Boroojerdi, B. & Hallett, M. (2002). Focal enhancement of motor cortex excitability during motor imagery: a transcranial magnetic stimulation study. *Acta Neurol Scand, 105(3)*, 146-151.

Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G. & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology, 73*, 2608-2611.

Fadiga, L., Buccino, G., Craighero, L., Fogassi, L., Gallese, V. & Pavesi, G. (1999). Corticospinal excitability is specifically modulated by motor imagery: a magnetic stimulation study. *Neuropsychologia, 37(2)*, 147-158.

Fadiga, L., Craighero, L., Buccino, G. & Rizzolatti, G. (2002). Speech listening specifically modulates the excitability of tongue muscles: a TMS study. *European Journal of Neuroscience, 15(2)*, 399-402.

Fadiga, L. & Craighero, L. (2003). New insights on sensorimotor integration: from hand action to speech perception. *Brain and Cognition, 53(3)*, 514-524.

Fadiga, L., Craighero, L. & Olivier, E. (2005). Human motor cortex excitability during the perception of others' action. *Current Opinion in Neurobiology, 15(2)*, 213-218.

Fagg, A.H. & Arbib, M.A. (1998). Modeling Parietal-Premotor Interactions in Primate Control of Grasping *Neural Networks, 11*, 1277-1303.

Fahn, S. & Elton, R.L., and the members of the UPDRS Development Committee. Unified Parkinson's disease rating scale. (1987). In: Fahn, S., Marsden, C.D., Goldstein, M. & Calne, D.B (Eds). Recent developments in Parkinson's disease. Vol.II. Florham Park, NJ: Macmillan, 153-163.

Fairhall, S.L., Hamm, J.P. & Kirk, I.J. (2006). Temporal dynamics of masked word reading. *Consciousness and Cognition*.

Farah, M.J. & McClelland, J.L. (1991). A computational model of semantic memory impairment: modality specificity and emergent category specificity. *Journal of Experimental Psychology General, 120(4)*, 339-357.

Fecteau, S., Carmant, L., Tremblay, C., Robert, M., Bouthillier, A. & Théoret, H. (2004). A motor resonance mechanism in children? Evidence from subdural electrodes in a 36-month-old child. *Neuroreport, 15(7),* 2625-2627.

Fecteau, S., Lepage, J.F. & Théoret, H. (2006). Autism spectrum disorder: seeing is not understanding. *Current Biology, 16(4),* 131-133.

Federmeier, K.D., Segal, J.B., Lombrozo, T. & Kutas, M. (2000). Brain responses to nouns, verbs and class-ambiguous words in context. *Brain, 123(12)*, 2552-2566.

Feldman, J. & Narayanan, S. (2004). Embodied meaning in a neural theory of language. *Brain and Language, 89(2)*, 385-392.

Ferrand, L., Grainger, J. & Segui, J. (1994). A study of masked form priming in picture and word naming. *Memory and Cognition, 22(4)*, 431-441.

Ferrand, L. (1996). The masked repetition priming effect dissipates when increasing the interstimulus interval: Evidence from word naming. *Acta Psychologica, 91,* 15-25.

Ferrari, P.F., Gallese, V., Rizzolatti, G. & Fogassi, L. (2003). Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European Journal of Neuroscience, 17*, 1703-1714.

Ferrari, P.F., Rozzi, S. & Fogassi, L. (2005). Mirror neurons responding to observation of actions made with tools in monkey ventral premotor cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience, 17(2)*, 212-226.

Ferrari, P.F., Visalberghi, E., Paukner, A., Fogassi, L., Ruggiero, A. & Suomi, R.J. (2006). Neonatal Imitation in Rhesus Macaques. *PLoS Biol, 4(9).*

Feyereisen, P., Van de Wiele, M. & Dubois, F. (1988). The meaning of gestures: What can be understood without speech? *Cahiers de Psychologie Cognitive*, *8*, 3-25.

Feyereisen, P. & de Lannoy, J.D. (1991). Gestures and speech: psychological investigations. New York: Cambridge University Press.

Filoteo, J.V., Rilling, L.M. & Strayer, D.L. (2002). Negative priming in patients with Parkinson's disease: evidence for a role of the striatum in inhibitory attentional processes. *Neuropsychology, 16(2)*, 230-241.

Filoteo, J.V., Friedrich, F.J., Rilling, L.M., Davis, J.D., Stricker, J.L. & Prenovitz, M. (2003). Semantic and cross-case identity priming in patients with Parkinson's disease. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 25(4)*, 441-456.

Fitch, W.T. (2000). The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: Comparative cineradiographic observations of vocalizing animals. *Phonetica, 57*,205-218.

Fitch, W.T. & Reby, D. (2001). The descended larynx is not uniquely human. *Proceedings of the Royal Society, London,UK, 268*, 1669-1675.

Fitch, W.T. (2002). Comparative Vocal Production and the Evolution of Speech: Reinterpreting the Descent of the Larynx. In Wray, A. (Ed), The Transition to Language, Oxford: Oxford University Press.

Floël, A., Ellger, T., Breitenstein, C. & Knecht, S. (2003). Language perception activates the hand motor cortex: implications for motor theories of speech perception. *European Journal of Neuroscience, 18(3),* 704-708.

Fogassi, L., Ferrari, P.F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: From action organization to intention understanding. *Science, 302*, 662-667.

Forster, K.I. & Davis, C. (1984). Repetition priming and frequency attenuation in lexical access. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 10*, 680-698.

Forster, K.I. & Davis, C. (1991). The density constraint on form-priming in the naming task: Interference effects from a masked prime. *Journal of Memory and Language, 30*, 1-25.

Forster, K.I. (1999). The microgenesis of priming effects in lexical access. *Brain & Language, Special Issue: Mental lexicon, 68(1-2),* 5-15.

Fourkas, A.D., Avenanti, A., Urgesi, C. & Aglioti, S.M. (2005). Corticospinal facilitation during first and third person imagery. *Experimental Brain Research, 168(1-2)*, 143-151.

Freedman, N. &Hoffman, S. (1967). Kinetic behavior in altered clinical states: Approach to objective analysis of motor behavior during clinical interviews. *Perceptual and Motor Skills*, *24*, 527-39.

Fridman, E.A., Immisch, I., Hanakawa, T., Bohlhalter, S., Waldvogel, D., Kansaku, K., Wheaton, L., Wu, T. & Hallett, M. (2006). The role of the dorsal stream for gesture production. *Neuroimage, 29(2)*, 417-428.

Fujiyama, A., Watanabe, H., Toyoda, A., Taylor, T.D., Itoh, T., Tsai, S.F., Park, H.S., Yaspo, M.L., Lehrach, H. et al. (2002). Construction and analysis of a human-chimpanzee comparative clone map. *Science, 295(5552)*, 131-134.

Fulton, J. (1935). A note on the definition of the "motor" and "premotor" areas. *Brain, 58*, 311-316.

Gaillard, A.W. (1978). The late CNV wave: preparation versus expectancy. *Psychophysiology, 14(6)*, 563-568.

Gainotti, G., Silveri, M.C., Daniele, A. & Giustolisi, L. (1995). Neuroanatomical correlates of category-specific semantic disorders: a critical survey. *Memory, 3(3-4)*, 247-264.

Gainotti, G. & Silveri, M. (1996). Cognitive and anatomical locus of lesion in a patient with a category-specific impairment for living beings. *Cognitive Neuropsychology, 13*, 357-389.

Gainotti, G. (2000). What the locus of a brain lesion tells us about the nature of the cognitive defect underlying category-specific disorders: A review. *Cortex, 36*, 539-559.

Galaburda, A.M. & Pandya, D.N. (1982). Role of architectonics and connections in the study of brain evolution. In Armstrong, E. & Falk, D. (Eds.), Primate brain evolution (pp. 203–216). New York: Plenum.

Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L. & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain, 119(2),* 593-609.

Gallese, V. & Goldman, A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences, 12*, 493-501.

Gallese, V. (2000). The acting subject: towards the neural basis of social cognition. In Metzinger, T. (Ed.), Neural Correlates of Consciousness. Empirical and Conceptual Questions. Cambridge, MA. MIT Press, pp. 325-333.

Gallese, V. (2001). The "Shared Manifold" Hypothesis: from mirror neurons to empathy. *Journal of Consciousness Studies, 8(5-7),* 33-50.

Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L. & Rizzolatti, G. (2002). Action representation and the inferior parietal lobule. In Prinz, W. & Hommel, B. (Eds.) Common Mechanisms in Perception and Action: Attention and Performance, Vol. XIX. Oxford: Oxford University Press, pp.247-266.

Gallese V. (2004). "Being like me": Self-other identity, mirror neurons and empathy. In: Perspectives on Imitation: From Cognitive Neuroscience to Social Science, Hurley, S. & Chater, N. (Eds), Boston, MA: MIT Press.

Gallese, V., Keysers, C. & Rizzolatti, G. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in Cognitive Sciences, 8,* 396-403.

Gallese, V. & Lakoff, G. (2005). The brain's concepts: The role of the sensory-motor system in conceptual knowledge. *Cognitive Neuropsychology, 22*, 455-479.

Gallese, V. (2006). Intentional attunement: a neurophysiological perspective on social cognition and its disruption in autism. *Brain Research, 1079(1),* 15-24.

Gangitano, M., Mottaghy, F.M. & Pascual-Leone, A. (2001). Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *Neuroreport, 12(7)*, 1489-1492.

Gardner, R.A. & Gardner, B.T. (1969). Teaching sign language to a chimpanzee. *Science, 165*, 664-72.

Gastaut, H.J. & Bert, J. (1954). EEG changes during cinematographic presentation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 6*, 433-44.

Gauthier, I., Tarr, M.J., Anderson, A.W., Skudlarski, P. & Gore, J.C. (1999) Activation of the middle fusiform 'face area' increases with expertise in recognizing novel objects. *Nature Neuroscience, 2*, 568-573.

Gazzaniga, M.S. (1983). Right hemisphere language following brain bisection. A 20-year perspective. *American Psychology, 38(5)*, 525-537.

Gazzola, V., Aziz-Zadeh, L. & Keysers, C. (2005). I hear what you are doing: an fMRI study of the auditory mirror system in humans. In: Cognitive Neuroscience Society abstracts. New York: Cognitive Neuroscience Society.

Gazzola, V., Aziz-Zadeh, L. & Keysers, C. (2006). Empathy and the somatotopic auditory mirror system in humans. *Current Biology, 16*, 1824-1829.

Gentilucci, M., Fogassi, L., Luppino, G., Matelli, M ., Camarda, M. & Rizzolatti, G. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. I. Somatotopy and the control of proximal movements. *Experimental Brain Research, 71(3),* 471-490.

Gentilucci, M., Castiello, U., Corradini, M. L., Scarpa, M., Umiltà, C. & Rizzolatti, G. (1991). Influence of different types of grasping on the transport component of prehension movements. *Neuropsychologia, 29*, 361-378.

Gentilucci, M., Chieffi, S., Scarpa, M. & Castiello, U. (1992). Temporal coupling between transport and grasp components during prehension movements : effects of visual perturbation. *Behavorial Brain Research, 47*, 71-82.

Gentilucci, M., Toni, I., Chieffi, S. & Pavesi, G. (1994). The role of proprioception in the control of prehension movements: a kinematic study in a peripherally deafferented patient and in normal subjects. *Experimental Brain Research, 102*, 483-494

Gentilucci, M. & Gangitano, M. (1998). Influence of automatic word reading on motor control. *European Journal of Neuroscience, 10(2),* 752-756.

Gentilucci, M., Benuzzi, F., Bertolani, L., Daprati, E. & Gangitano, M. (2000). Language and motor control. *Experimental Brain Research, 133(4),* 468-490.

Gentilucci, M., Benuzzi, F., Gangitano, M. &Grimaldi, S. (2001). Grasp with hand and mouth: a kinematic study on healthy subjects. *Journal of Neurophysiology, 86*, 1885-1699.

Gentilucci, M. (2003a). Grasp observation influences speech production. *European Journal of Neuroscience, 17*, 179-184.

Gentilucci, M. (2003b). Object motor representation and language. *Experimental Brain Research, 153(2),* 260-265.

Gentilucci, M., Santunione, P., Roy, A.C. & Stefanini, S. (2004a). Execution and observation of bringing a fruit to the mouth affect syllable pronunciation. *European Journal of Neuroscience, 19*, 190-202.

Gentilucci, M., Stefanini, S., Roy, A.C. & Santunione, P. (2004b). Action observation and speech production: study on children and adults. *Neuropsychologia, 42*, 1554-1567.

Gentilucci, M. & Bernardis, P. (2006). Imitation during phoneme production. *Neuropsychologia.*

Gentilucci, M. & Corballis, M. C. (2006). From manual gesture to speech: A gradual transition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*.

Gentner, D. (1981). Some interesting differences between nouns and verbs. *Cognition and Brain Theory, 4,* 161-178.

Gentner, D. (1982). Why nouns are learned before verbs: Linguistic relativity versus natural partitioning. In S.A.K. II (Ed.), Language development (Vol. 2). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.

Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J.B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y. & Le Bihan, D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex, 10(11)*, 1093-1104.

Gerhand, S. & Barry, C. (1998). Word frequency effects in oral reading are not merely age-of-acquisition effects in disguise. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 24*, 267-283.

Geschwind, N. (1965). Disconnexion syndromes in animals and man. *Brain, 88*, 237-94, 585-644.

Geschwind, N. (1970). The organization of language and the brain. *Science, 170*, 940-944.

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),* 377-384.

Ghyselinck, M., De Moor, W. & Brysbaert, M. (2000). Age-of-acquisition ratings on 2816 Dutch four- and five-letter nouns. *Psychologica Belgica*, *40(2)*, 77-98.

Ghyselinck, M., Lewis, M.B. & Brysbaert, M. (2004). Age of acquisition and the cumulative frequency hypothesis: a review of the literature and a new multi-task investigation. *Acta Psychologica., 115(1)*, 43-67.

Gibb, W.R. & Lees, A.J. (1988). The relevance of the Lewy body to the pathogenesis of idiopathic Parkinson's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry, 51*, 745-752.

Gibson, J.J. (1979). The Ecological Approach to Visual Perception. Boston: Houghton Mifflin.

Gibson, K.R. & Jessee, S. (1999) Language Evolution and Expansions of Multiple Neurological Processing Areas. In King, B.J. (Ed), The Origins of Language: What nonhuman primates can tell us. School of American Research Press.

Gilhooly, K.J., & Logie, R.H. (1980). Methods and designs: Age of acquisition, imagery, concreteness, familiarity, and ambiguity measures for 1,944 words. *Behaviour Research Methods and Instrumentation, 12,* 395-427.

Giora, R., Zaidel, E., Soroker, N., Batori, G. & Kasher, A. (2000). Differential effect of right- and left-hemisphere damage on understanding sarcasm and metaphor. *Metaphor Symbol, 15*, 63-83.

Glaser, D.E., Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Passingham, R.E. & Haggard, P. (2004). Seeing and doing: effect of visual vs. motor familiarity studied with fMRI in expert dancers. Washington, DC: Society for Neuroscience. Abstract.

Glenberg, A.M. & Robertson, D.A., (2000). Grounding symbols and computing meaning: a supplement to Glenberg & Robertson. *Journal of Memory and Language, 43*, 379-401.

Glenberg, A.M. & Kaschak, M.P. (2002). Grounding language in action. Psychon Bull Review, 9(3), *558-565.*

Glencross, D.J. (1977). Control of skilled movements. *Psychological Bulletin, 84*, 14-29.

Glover, S. & Dixon, P. (2001a). The role of vision in the on-line correction of illusion effects on action. *Canadian Journal of Experimental Psychology, 55(2),* 96-103.

Glover, S. & Dixon, P. (2001b). Dynamic illusion effects in a reaching task: evidence for separate visual representations in the planning and control of reaching. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 27(3),* 560-572.

Glover, S. (2002). Visual illusions affect planning but not control. *Trends in Cognitive Sciences, 6(7),* 288-292.

Glover, S. & Dixon, P. (2002). Semantics affect the planning but not control of grasping. *Experimental Brain Research, 146(3)*, 383-387.

Glover, S., Rosenbaum, D.A., Graham, J. & Dixon, P. (2003). Grasping the meaning of words. *Experimental Brain Research, 154(1),* 103-108.

Goldenberg, G. & Hagmann, S. (1997). The meaning of meaningless gestures: A study of visuo-imitative apraxia. *Neuropsychologia, 35*, 333-41.

Goldenberg, G. (2001). Imitation and matching of hand and finger gestures. *Neuroimage, 14*, 132-136.

Goldfield, B.A. (1993). Noun bias in maternal speech to one-year-olds. *Journal of Child Language, 20(1)*, 85-99.

Goldfield, B.A. (2000). Nouns before verbs in comprehension vs. production: the view from pragmatics. *Journal of Child Language*, *27(3),* 501-520.

Goldin-Meadow, S. & Feldman, (1977). The development of language-like communication without language model. *Science, 197,* 401-403.

Goldin-Meadow, S., Wein, D. & Chang, C. (1992). Assessing knowledge through gesture: Using children's hands to read their minds. *Cognition and Instruction, 9(3),* 201-219.

Goldin-Meadow, S. & Mylander, C. (1993). Beyond the input given: The child's role in the acquisition of language. In P. Bloom (Ed.), Language acquisition: Core readings (pp.507-542). Cambridge, MA: MIT Press.

Goldin-Meadow, S. (1996). The resilience of language in humans. In Snowdon, C. & Hausberger, M. (Eds.), Social influences on vocal development. New York: Cambridge University Press.

Goldin-Meadow, S. & Mylander, C. (1998). Spontaneous sign systems created by deaf children, in two cultures. *Nature, 391*, 279-281.

Goldin-Meadow, S. (1998). The development of gesture and speech as an integrated system. *New Directions for Child Development, 396(79)*, 29-42.

Goldin-Meadow, S. (1999). The role of gesture in communication and thinking. *Trends in Cognitive Science, 3,* 419-429.

Goldin-Meadow, S., Nusbaum, H., Kelly, S. D. & Wagner, S. (2001). Explaining math: gesturing lightens the load. *Psychological Science, 12(6),* 516-522.

Goldin-Meadow, S. & Butcher, C. (2003). Pointing toward two-word speech in young children. In Kita, S. (Ed.), Pointing : Where language, culture, and cognition meet.

Goldin-Meadow, S. & Wagner, S.M. (2005). How our hands help us learn. *Trends in Cognitive Sciences, 9(5),* 234-241.

Goldman, A.I. (1989). Interpretation psychologized. *Mind and Language, 4,* 161-185.

Goldman, A. (2000). Folk Psychology and Mental Concepts. *Protosociology, 14*, 4-25.

Goldman, A.I. & Gallese, V. (2000). Reply to Schulkin. *Trends in Cognitive Sciences, 4,* 255-256.

Gomez, C.M., Delinte, A., Vaguero, E., Cardoso, M.J., Vazquez, M., Crommelinck, M. & Roucoux, A. (2001). Current source density analysis of CNV during temporal gap paradigm. *Brain Topography, 13(3)*, 149-159.

Gomez, C.M., Marco, J. & Grau, C. (2003). Preparatory visuo-motor cortical network of the contingent negative variation estimated by current density. *Neuroimage, 20(1)*, 216-224.

Goodall, J. (1986). The Chimpanzees of Gombe. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.

Goodglass, H., Klein, B., Carey, P. & Jones, K. (1966). Specific semantic word category in aphasia. *Cortex,* 2, 74-89.

Goodglass, H., Kaplan, E. & Barresi, B. (2001). Boston Diagnostic Aphasia Examination (3rd Ed). Baltimore: Lippincott Williams & Wilkins.

Gopnik, M. (1990). Feature-blind grammar and dysphasia. *Nature, 344(6268)*, 715.

Gopnik, M. & Crago, M. (1991). Familial aggregation of a developmental language disorder. *Cognition 39*, 1-50.

Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L. & Rizzolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research, 112(1)*, 103-111.

Grafton, S.T., Fadiga, L., Arbib, M.A. & Rizzolatti, G. (1997). Premotor cortex activation during observation and naming of familiar tools. *Neuroimage, 6(4),* 231-236.

Graham, T.A. (1999). The role of gesture in children's learning to count. *Journal of Experimental Child Psychology, 74(4),* 333-355.

Greenwald, A.G., Klinger, M.R. & Liu, T. (1989). Unconscious processing of dichoptically masked words. *Memory and Cognition, 17(1)*, 35-47.

Greenwald, A.G., Draine, S.C. & Abrams, R.L. (1996). Three cognitive markers of unconscious semantic activation. *Science, 273(5282)*, 1699–1702.

Grèzes, J. & Decéty, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis. *Human Brain Mapping, 12(1)*, 1-19.

Grèzes, J., Armony, J.L., Rowe, J. & Passingham, R.E. (2003). Activations related to "mirror" and "canonical" neurones in the human brain: an fMRI study. *Neuroimage, 18(4)*, 928-937.

Grossman, M., Carvell, S., Gollomp, S., Stern, M.B., Vernon, G. & Hurtig, H.I. (1991). Sentence comprehension and praxis deficits in Parkinson's disease. *Neurology, 41*, 1620-1626.

Grossman, M., Carvell, S., Stern, M.B., Gollomp, S. & Hurtig, H.I. (1992). Sentence comprehension in Parkinson's disease: The role of attention and memory. *Brain and Language, 42*, 347-384.

Grossman, M., Stern, M.B. Gollomp, S., Vernon, G. & Hurtig, H.I. (1994) Verb learning in Parkinson's disease. *Neuropsychology, 8*, 413-23.

Grossman M. (1999). Sentence processing in Parkinson's disease. *Brain and Cognition, 40*, 387-413.

Grossman, M., Zurif, E., Lee, C., Prather, P., Kalmanson, J., Stern, M.B. & Huritg, H.I. (2002). Information processing speed and sentence comprehension in Parkinson's disease. *Neuropsychology, 16(2),* 174-181.

Grossman, M., Carvell, S. & Peltzer, L. (2005). The sum and substance of it: the appreciation of mass and count quantifiers in Parkinson's disease. *Brain and Language, 44(4),* 351-384.

Grünewald, G., Grünewald-Zuberbier, E., Netz, J., Homberg, V. & Sander, G. (1979). Relationships between the late component of the contingent negative variation and the bereitschaftspotential. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 46(5),* 538-545.

Gurd, J.M. & Ward, C.D. (1989). Retrieval from semantic and letter-initial categories in patients with Parkinson's disease. *Neuropsychologia, 27(5),* 743-746.

Haaland, K.Y., Harrington, D.L. & Knight, R.T. (2000). Neural representations of skilled movement. *Brain, 123(11),* 2306-2313.

Hadar, U. & Butterworth, B. (1997). Iconic gestures, imagery and word retrieval in speech. *Semiotica*, *115*, 147-72.

Hadar, U., Wenkert-Olenik, D., Krauss, R.M. & Soroker, N. (1998). Gesture and the processing of speech: Neuropsychological evidence. *Brain and Language, 62*, 107-126.

Hadjikhani, N., Joseph, R.N., Snyder, J. & Tager-Flusberg, H. (2005). Anatomical differences in the mirror neuron system and social cognition network in autism. *Cerebral Cortex, 16(9)*, 1276-1282.

Halsband, U., Schmitt, J., Weyers, M., Binkofski, F., Grützner, G. & Freund, H.J. (2001). Recognition and imitation of pantomimed motor acts after unilateral parietal and premotor lesions: A perspective on apraxia. *Neuropsychologia, 39*, 200-216.

Hamano, T., Luders, H.O., Ikeda, A., Collura, T.F., Comair, Y.G. & Shibasaki, H. (1997). The cortical generators of the contingent negative variation in humans: a study with subdural electrodes. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 104(3)*, 257-268.

Hamzei, F., Rijntjes, M., Dettmers, C., Glauche, V., Weiller, C. & Buchel, C. (2003). The human action recognition system and its relationship to Broca's area: an fMRI study. *Neuroimage, 19(3)*, 637-644.

Hanakawa, T., Parikh, S., Bruno, M.K. & Hallett, M. (2005). Finger and face representations in the ipsilateral precentral motor areas in humans. *Journal of Neurophysiology, 93*, 2950-2958.

Hanlon, R., Brown, J. & Gerstman, L. (1990). Enhancement of naming in nonfluent aphasia through gesture. *Brain and Language, 38,* 298-314.

Happé, F. & Frith, U. (1996). The neuropsychology of autism. *Brain, 119(4),* 1377-1400.

Hari, R. & Salmelin, R. (1997). Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull. *Trends in Neurosciences, 20*, 44-49.

Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., alenius, S. & Rizzolatti, G. (1998). Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 95*, 15061-15065.

Harrington, D.L., Haaland, K.Y. & Hermanowicz, N. (1998). Temporal processing in the basal ganglia. *Neuropsychology, 12*, 3-12.

Hauk, O. & Pulvermüller, F. (2004a). Neurophysiological distinction of action words in the fronto-central cortex. *Human Brain Mapping, 21*, 191-201.

Hauk, O., Johnsrude, I. & Pulvermüller, F. (2004b). Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron, 41*, 301-307.

Hauk, O., Shtyrov, Y. & Pulvermüller, F. (2006). The sound of actions as reflected by mismatch negativity: rapid activation of cortical sensory-motor networks by sounds associated with finger and tongue movements. *European Journal of Neuroscience, 23(3)*, 811-821.

Hauser, M.D., Evans, C.S. & Marler, P. (1993). The role of articulation in the production of rhesus monkey (*Macaca mulatta*) vocalizations. *Animal Behaviour, 45*, 423-433.

Hauser, M.D. & Andersson, K. (1994). Left hemisphere dominance for processing vocalizations in adult, but not infant rhesus monkeys: field experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.*, *91*, 3946-3948.

Hauser, M.D. (1996). The evolution of communication (MIT Press, Cambridge, MA).

Hauser, M.D. (1998). Functional referents and acoustic similarity: field playback experiments with rhesus monkeys. *Animal Behaviour, 55*, 1647-1658.

Hauser, M.D., Chomsky, N. & Fitch, W.T. (2002). The faculty of language: what is it, who has it and how did it evolve? *Science, 298*, 1569-1579.

Hayes, C. (1952). The ape in our house. Gollancz.

Hayes, K.J. & Nissen, C.H. (1971). « Higher mental functions of a home-raised chimpanzee », in Schrier, A. M. & Stollnitz, F. (Eds), *Behaviour of Non-human Primates*, Academic Press, New York, pp. 59-115.

Hebb, D.O. (1949). The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory. John Wiley & Sons *Rev.* 20, 557-566.

Heffner, H.E. & Heffner, R.S. (1984). Temporal lobe lesions and perception of species-specific vocalizations by macaques. *Science, 226*, 75-76.

Heilbroner, P.L. & Holloway, R.L. (1988). Anatomical brain asymmetries in New World and Old World monkeys: stages of temporal lobe development in primate evolution *American Journal of Physiology and Anthropology, 16*, 38-48.

Heiser, M., Iacoboni, M., Maeda, F., Marcus, J. & Mazziotta, J.C. (2003). The essential role of Broca's area in imitation. *European Journal of Neuroscience, 17(5)*, 1123-1128.

Henik, A., Singh, J., Beckley, D.J., & Rafal, R.D. (1993). Disinhibition of automatic word reading in Parkinson's disease. *Cortex*, *29*, 589-599.

Hepp-Reymond, M.C., Husler, E.G., Maier, M.A. & Qi, H.X. (1994). Force-related neuronal activity in two regions of the primate ventral premotor cortex. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology, 72(5)*, 571-579.

Herholz, K., Thiel, A., Wienhard, K., Pietrzyk, U., von Sotckhausen, H.N., Karbe, H., Kessler, J., Bruckbauer, T., Halber, M. & Heiss, W.D. (1996). Individual functional anatomy of verb generation. *Neuroimage 3*, 185- 194.

Hewes, G.W. (1973). Primate communication and the gestural origins of language. *Current Anthropology, 14*, 5-24.

Hickok, G., Say, K.A., Bellugi, U. & Klima, E. S. (1996). The basis of hemispheric asymmetries for language and spatial cognition: Clues from focal brain damage in two deaf native signers. *Aphasiology*, *10*, 577-591.

Hickok, G., Bellugi, U. & Klima, E.S. (1998). The neural organization of language: Evidence from sign language aphasia. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*, 129-136.

Hillis, A.E. & Caramazza, A. (1995). The compositionality of lexical semantic representations: clues from semantic errors in object naming. *Memory*, *3(3/4),* 333-358.

Hillis, A.E., Tuffiash, E. & Caramazza, A. (2002). Modality-specific deterioration in naming verbs in nonfluent primary progressive aphasia. *Journal of Cognitive Neuroscience, 14*, 1099-1108

Hillis, A.E., Wityk, R.J., Barker, P.B. & Caramazza, A. (2003). Neural regions essential for writing verbs. *Nature Neuroscience, 6*, 19-20.

Hillis, A.E., Oh, S. & Ken, L. (2004). Deterioration of naming nouns versus verbs in primary progressive aphasia. *Annals of Neurology, 55(2)*, 258-275.

Hines, T.M. & Volpe, B.T. (1985). Semantic activation in patients with Parkinson's disease. *Experimental Aging Research, 11(2),* 105-107.

Holcomb, P.J. (1988). Automatic and attentional processing - an event-related brain potential analysis of semantic priming. *Brain and Language, 35*, 66-85.

Holcomb, P.J., Reder, L., Misra, M. & Grainger, J. (2005). The effects of prime visibility on ERP measures of masked priming. *Brain Research Cognitive Brain Research, 24(1)*, 155-172.

Holloway, R.L. (1983). Human Paleontological Evidence Relevant to Language Behavior. *Human Neurobiology, 2*, 105–14.

Honda, K. & Tiede, M.K. (1998). An MRI study on the relationship between oral cavity shape and larynx position. *5th International Conference on Spoken Language Processing, 2*, 437-440.

Hopkins, W.D. & de Waal, E.B.M. (1995). Behavioral laterality in captive bonobos *(Pan paniscus):* Replication and extension. *International Journal of Primatology, 16,* 261-276.

Hopkins, W.D. & Leavens, D.A. (1998). Hand use and gestural communication in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology, 112,* 95-99.

Hopkins, W.D. & Cantero, M. (2003). From hand to mouth in the evolution of language: the influence of vocal behaviour on lateralized hand use in manual gestures by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Developmental Science, 6*, 55-61.

Hopkins, W.D. & Cantalupo, C. (2005). Individual and setting differences in the hand preferences of chimpanzees (*Pan troglodytes*): a critical analysis and some alternative explanations. *Laterality, 10(1),* 65-80.

Hughes, T.A., Ross, H.F., Musa, S., Bhattacherjee, S., Nathan, R.S., Mindham, R.H. & Spokes, E.G. (2000). A 10-year study of the incidence of and factors predicting dementia in Parkinson's disease. *Neurology, 54(8)*, 1596-1602.

Hultin, L., Rossini, P., Romani, G.L., Hogstedt, P., Tecchio, F. & Pizzella, V. (1996). Neuromagnetic localization of the late component of the contingent negative variation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 98(6),* 435-448.

Humphreys, G.W. & Forde, E. M. (2001). Hierarchies, similarity, and interactivity in object recognition: "category-specific" neuropsychological deficits. *Behavioral and Brain Sciences, 24(3)*, 453-476.

Iacoboni, M. & Zaidel, E. (1996). Hemispheric independence in word recognition: evidence from unilateral and bilateral presentations. *Brain and Language, 53,* 121-140.

Iacoboni, M., Woods, R.P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J.C. & Rizzolatti, G. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science, 286*, 2526-2528.

Iacoboni, M., Koski, L.M., Brass, M., Bekkering, H., Woods, R.P., Dubeau, M.C., Mazziotta, J.C. & Rizzolatti, G. (2001). Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 98(24)*, 13995-13999.

Iacoboni, M. (2005). Understanding others: imitation, language, and empathy. In: Hurley, S. & Chater, N. (Eds.), Perspectives on Imitation: From Cognitive Neuroscience to Social Science vol. 1. MIT Press, Cambridge, pp.77–-99.

Ikeda, A. & Shibasaki, H. (1992). Invasive recording of movement-related cortical potentials in humans. *Journal of Clinical Neurophysiology, 9(4)*, 509-520.

Ikeda, A., Shibasaki, H., Nagamine, T., Terada, K., Kaji, R., Fukuyama, H. & Kimura, J. (1994). Dissociation between contingent negative variation and Bereitschaftspotential in a patient with cerebellar efferent lesion. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 90*, 359-364.

Ikeda, A., Luders, H.O., Shibasaki, H., Collura, T.F., Burgess, R.C., Morris, H.H. & Hamano, T. (1995). Movement-related potentials associated with bilateral simultaneous and unilateral movements recorded

from human supplementary motor area. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 95(5)*, 323-334.

Ikeda, A. & Shibasaki, H. (1995). Noninvasive study of cortical neuronal mechanism in voluntary movements: role of basal ganglia and cerebellum. *Rinsho Shinkeigaku, 35(12)*, 1522-1524.

Ikeda, A., Shibasaki, H., Kaji, R., Terada, K., Nagamine, T., Honda, M. & Kimura, J. (1997). Dissociation between contingent negative variation (CNV) and Bereitschaftspotential (BP) in patients with parkinsonism. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 102(2),* 142-151.

Ingman, M., Kaessmann, H., Pääbo, S. & Gyllensten, U., (2000). Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature, 408*, 708-713.

Iverson, J. M., Capirici, O. & Caselli, M. C. (1994). From communication to language in two modalities. *Cognitive Development, 9(1)*, 23-43.

Iverson, J.M. & Goldin-Meadow, S. (1998). Why people gesture when they speak. *Nature, 396*, 228.

Iverson, J.M. & Thelen, E. (1999). Hand, mouth, and brain: The dynamic emergence of speech and gesture. *Journal of Consciousness Studies, 6*, 19-40.

Iverson, J.M. & Goldin-Meadow, S. (2005). Gesture paves the way for language development. *Psychological Science, 16(5),* 367-371.

Izumi, S., Findley, T.W., Ikai, T., Andrews, J., Daum, M. & Chino, N. (1995). Facilitatory effect of thinking about movement on motor-evoked potentials to transcranial magnetic stimulation of the brain. *Am J Phys Med Rehabil, 74(3)*, 207-213.

Jackendoff, R. (2002). Foundations of language: brain, meaning, grammar, evolution. Oxford, UK: Oxford University Press.

Jacobs, A.M. & Grainger, J. (1994). Models of visual word recognition – Sampling the state of the art. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 20*, 1311-1334.

Jacobs, A.M., Grainger, J. & Ferrand, L. (1995). The incremental priming technique: a method for determining within-condition priming effects. *Perception and Psychophysics, 57(8),* 1101-1110.

Jahanshahi, M., Jenkins, I.H., Brown, R.G., Marsden, C.D., Passingham, R.E. & Brooks, D.J. (1995). Self-initiated versus externally triggered movements. I. An investigation using measurement of regional cerebral blood flow with PET and movement-related potentials in normal and Parkinson's disease subjects. *Brain, 119(3)*, 1045-1048.

Jakobson, L.S. & Goodale, M.A. (1991). Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Experimental Brain Research, 86*, 199-208.

Jankelowitz, S.K. & Colebatch, J.G. (2002). Movement-related potentials associated with self-paced, cued and imagined arm movements. *Experimental Brain Research, 147(1)*, 98-107.

Järveläinen, J., Schurmann, M. & Hari, R. (2004). Activation of the human primary motor cortex during observation of tool use. *Neuroimage, 23(1)*, 187-192.

Jeannerod, M. (1981). Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. In: Long, J. & Baddeley A. (Eds). Attention and Performance IX. Lawrence Erlbaum Associates Publishers, Hillsdale (NJ), 153-168.

Jeannerod, M. & Biguer, B. (1982). Visuomotor mechanisms in reaching within extrapersonal space. In: Ingle D, Goodale, M. A. & Mansfield, R. (eds). Advances in the analysis of visual behavior. MIT Press, Boston, 387-409.

Jeannerod, M. (1984). The timing of natural prehension movements. *Journal of Motor Behaviour, 16*, 235-254.

Jeannerod, M. (1986). Mechanisms of visuomotor coordination: a study in normal and brain-damaged subjects. *Neuropsychologia, 24(1),* 41-78.

Jeannerod, M. (1988). The neural and behavioural organization of goal-directed movements. Oxford University Press, Oxford.

Jeannerod, M. (1994). The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences, 17(2)*, 187-524.

Jeannerod, M., Arbib, M.A., Rizzolatti, G. & Sakata, H. (1995) Grasping objects - the cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends in Neurosciences, 18*, 314-320.

Jeannerod, M., Arbib, M.A., Rizzolatti, G. & Sakata, H. (1995). Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends in Neurosciences,* 1*8*, 314-320.

Jeannerod, M. & Frak, V. (1999). Mental imaging of motor activity in humans. *Current Opinion in Neurobiology, 9(6)*, 735-739.

Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage, 14(1),* 103-109.

Jellema, T., Baker, C.I., Oram, M.W. & Perrett, D.I. (2002). Cell populations in the banks of the superior temporal sulcus of the macaque and imitation. In: Meltzoff, A. & Prinz, W. (Eds), The imitative mind: Development, evolution, and brain bases, pp267-290. New York, NY, US: Cambridge University Press.

Jenkins, I.H., Fernandez, W., Playford, E.D., Lees, A.J., Frackowiak, R.S., Passingham, R.E. & Brooks, D.J. (1992). Impaired activation of the supplementary motor area in Parkinson's disease is reversed when akinesia is treated with apomorphine. *Annals of Neurology, 32(6)*, 749-757.

Jenkins, I.H., Jahanshahi, M., Jueptner, M., Passingham, R.E. & Brooks, D.J. (2000). Self-initiated versus externally triggered movements. II. The effect of movement predictability on regional cerebral blood flow. *Brain ,123(6)*, 1216-1228.

Johnson, P.B., Ferraina, S., Bianchi, L. & Caminiti, R. (1996). Cortical networks for visual reaching: physiological and anatomical organization of frontal and parietal lobe arm regions. *Cerebral Cortex, 6*, 102-119.

Johnson, K.A., Cunnington, R., Iansek, R., Bradshaw, J.L., Georgiou, N. & Chiu, E. (2001). Movement-related potentials in Huntington's disease: movement preparation and execution. *Experimental Brain Research, 138(4),* 492-499.

Johnson-Frey, S.H. (2004). The neural basis of complex tool use in humans. *Trends in Cognitive Sciences, 8*, 71–78.

Jones, G.L., Phillips, J.G., Bradshaw, J.L., Iansek, R. & Bradshaw, J.A. (1992). Programming of single movements in Parkinson's disease: comparison with Huntington's disease. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 14(5),* 762-772.

Kaschak, M.P. & Glenberg, A.M. (2000). Constructing meaning: The role of affordances and grammatical constructions in sentence comprehension. *Journal of Memory and Language, 43*, 508-529.

Keele, S.W. (1968). Movement control in skilled motor performance. *Psychological Bulletin, 70*, 387-403.

Keele, S.W. & Posner, M.I. (1968). Processing of visual feedback in rapid movements. *Journal of Experimental Psychology, 77,* 155-158.

Kellenbach, M.L., Wijeers, A.A., Hovisu, M., Mulder, J. & Mulder, G. (2002). Neural differentiation of lexico-syntactic categories or semantic features? event-related potential evidence for both. *Journal of Cognitive Neuroscience, 14(4)*, 561-577.

Kelly, S. & Church, R.B. (1997). Can children detect conceptual information conveyed through other children's non verbal behaviours? *Cognition and Instruction, 15*, 107-134.

Kelly, S.D., Barr, D., Church, R.B. & Lynch, K. (1999). Offering a hand to pragmatic understanding: The role of speech and gesture in comprehension and memory. *Journal of Memory and Language, 40,* 577-592.

Kelly, S.D., Kravitz, C. & Hopkins, M. (2004). Neural correlates of bimodal speech and gesture comprehension. *Brain and Language, 89*, 235-260.

Kendon, A. (1980). Gesticulation and speech, two aspects of the process of utterance. In Key, M.R. (Ed.), The relationship of verbal and nonverbal communication, pp.207-227.

Kendon, A. (1994). Do gestures communicate? A review. *Research on Language and Social Interaction*, *27*, 175-200.

Keysers, C., Kohler, E., Umiltà, M.A., Nanetti, L., Fogassi, L. & Gallese, V. (2003). Audiovisual mirror neurons and action recognition. *Experimental Brain Research, 153*, 628-636.

Khader, P., Scherag, A., Streb, J. & Rösler, F. (2003). Differences between noun and verb processing in a minimal phrase context: a semantic priming study using event-related brain potentials. *Brain Research Cognitive Brain Research, 17(2)*, 293-313.

Khader, P. & Rösler, F. (2004). EEG power and coherence analysis of visually presented nouns and verbs reveals left frontal processing differences. *Neuroscience Letters, 354(2)*, 111-114.

Kiefer, M. & Spitzer, M. (2000). Time course of conscious and unconscious semantic brain activation. *Neuroreport, 11(11)*, 2401-2407.

Kiefer, M. (2002). The N400 is modulated by unconsciously perceived masked words: further evidence for an automatic spreading activation account of N400 priming effects. *Brain Research Cognitive Brain Research, 13(1),* 27-39.

Kiers, L., Fernando, B. & Tomkins, D. (1997). Facilitatory effect of thinking about movement on magnetic motor-evoked potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 105(4)*, 262-268.

Kilner, J.M., Paulignan, Y. & Blakemore, S.J. (2003). An interference effect of observed biological movement on action. *Current Biology, 13(6)*, 522-525.

Kilner, J.M., Vargas, C., Duval, S. Blakemore, S.J. & Sirigu, A. (2004). Motor activation prior to observation of a predicted movement. *Nature Neuroscience, 7(12)*, 1299-1301.

Kim, S.G., Ashe, J., Hendrich, K., Ellermann, J.M., Merkle, H., Ugurbil, K. & Georgopoulos, A.P. (1993). Functional magnetic resonance imaging of motor cortex: hemispheric asymmetry and handedness. *Science, 261,* 615-617.

Kim, M. & Thompson, C.K. (2000). Patterns of comprehension and production of nouns and verbs in agrammatism: implications for lexical organization. *Brain and Language, 74(1)*, 1-25.

Kimura, D. (1973). Manual activity during speaking. *Neuropsychologia, 11(1)*, 45-50.

King, M.C. & Wilson, A.C. (1975). Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science, 188(4184),* 107-116.

Kischka, U., Kammer, T., Maier, S., Weisbrod, M., Thimm, M. & Spitzer, M. (1996). Dopaminergic modulation of semantic network activation. *Neuropsychologia, 34*, 1107-1113.

Klinger, M.R., Burton, P.C. & Pitt, G.S. (2000). Mechanisms of unconscious priming: I. Response competition, not spreading activation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 26(2)*, 441-455.

Kluender, R. & Kutas, M. (1993). Bridging the gap: evidence from ERPs on the processing of unbounded dependencies. *Journal of Cognitive Neuroscience, 5*, 196-214.

Knösche, T., Praamstra, P., Stegeman, D. & Peters, M. (1996). Linear estimation discriminates midline sources and a motor cortex contribution to the readiness potential. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 99(2),* 183-190.

Koenig, T. & Lehmann, D. (1996). Microstates in language-related brain potential maps show noun-verb differences. *Brain and Language, 53(2)*, 169-182.

Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M.A., Fogassi, L., Gallese, V. & Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science, 297*, 846-848.

Kornhuber, H.H. & Deecke, L. (1964). Hirnpotentialänderungen beim Menschen vor und nach Willkürbewegungen, dargestellt mit Magnetbandspeicherung und Rückwärtsanalyse. *Pflügers Arch Eur J Physiol, 281*, 52.

Kornhuber, H.H. & Deecke, L. (1965). Changes in the brain potential in voluntary movements and passive movements in man: readiness potential and reafferent potential. *Pflugers Arch Gesamte Physiol Menschen Tiere, 284*, 1-17.

Kornhuber, H.H., Deecke, L., Lang, W., Lang, M. & Kornhuber, A. (1989). Will, volitional action, attention and cerebral potentials in man: Bereitschaftspotential, performance-related potentials, directed attention potential, EEG spectrum changes. Chapter 6 in Hershberger, W.A. (Ed) Volitional action, Elsevier (North Holland), Amsterdam, pp107-168.

Korpilahti, P., Krause, C.M., Holopainen, I. & Lang, A.H. (2001). Early and late mismatch negativity elicited by words and speech-like stimuli in children. *Brain and Language, 76,* 332-339.

Koski, L., Iacoboni, M., Dubeau, M.C., Woods, R.P. & Mazziotta, J.C. (2003). Modulation of cortical activity during different imitative behaviors. *Journal of Neurophysiology, 89*, 460-471.

Koski, L., Wohlschlager, A., Bekkering, H., Woods, R.P., Dubeau, M.C., Mazziotta, J.C. & Iacoboni, M. (2002). Modulation of motor and premotor activity during imitation of target directed actions. *Cerebral Cortex, 12*, 847-855.

Krams, M., Rushworth, M.F., Deiber, M.P., Frackowiak, R.S. & Passingham, R.E. (1998). The preparation, execution and suppression of copied movements in the human brain. *Experimental Brain Research, 120(3)*, 386-398.

Kraus, N., McGee, T., Carrell, T.D. & Sharma, A. (1995). Neurophysiologic bases of speech discrimination. *Ear Hearing, 16*, 19-37.

Krauss, R.M., Morrel-Samuels, P. & Colasante, C. (1991). Do conversational hand gestures communicate? *Journal of Personality and Social Psychology*, *61*, 743-754.

Krauss, R.M. (1998). Why do we gesture when we speak? *Current Directions in Psychological Science, 7(2)*, 54-60.

Krauss, R.M., Chen, Y. & Gottesman, R.F. (2000). Lexical gestures and lexical access: A process model. In McNeill, D. (Ed.), Language and gesture: Window into thought and action, (pp.261–28), Cambridge University Press.

Kurata, K. &Wise, S.P. (1988). Premotor and supplementary motor cortex in rhesus monkeys: neuronal activity during externally and internally instructed motor tasks. *Experimental Brain Research, 72*, 237-248.

Kurata, K. & Tanji, J. (1986). Premotor cortex neurons in macaques: activity before distal and proximal forelimb movements. *Journal of Neuroscience, 6(2),* 403-411.

Kurata, K. & Wise, S.P. (1988a). Premotor cortex of rhesus monkeys: set-related activity during two conditional motor tasks. *Experimental Brain Research, 69(2)*, 327-343.

Kurata, K. & Wise, S.P. (1988b). Premotor and supplementary motor cortex in rhesus monkeys: neuronal activity during externally- and internally-instructed motor tasks. *Experimental Brain Research, 72(2)*, 237-248.

Lachenal-Chevallet, K., Bediou, B., Bouvard, M., Thobois, S., Broussolle, E., Vighetto, A. & Krolak-Salmon, P. (2006). Emotional facial expression recognition impairment in Parkinson disease. *Psychol Neuropsychiatr Vieil, 4(1)*, 61-67.

Lai, C.S., Fisher, S.E., Hurst, J.A., Vargha-Khadem, F. & Monaco, A.P. (2001). A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder. *Nature, 413(6855),* 519-523.

Laiacona, M., Capitani, E. & Barbarotto, R. (1997). Semantic category dissociations: a longitudinal study of two cases. *Cortex, 33(3)*, 441-461.

Laiacona, M. & Caramazza, A. (2004). The noun/verb dissociation in language production: Varieties of causes. *Cognitive Neuropsychology, 21*, 103-123.

Laitman, J.T. (1986). L'origine du langage articulé. *La Recherche, 181*, 1164-1173.

Lamarche, M., Louvel, J., Buser, P. & Rektor, I. (1995). Intracerebral recordings of slow potentials in a contingent negative variation paradigm: an exploration in epileptic patients. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 95(4)*, 268-276.

Lang, A.E. & Lozano, A.M. (1998). Parkinson's disease first of two parts. *New England Journal of Medicine, 339(16),* 1130-1144.

Larish, D.D. & Frekany, G.A. (1985). Planning and preparing expected and unexpected movements: reexamining the relationships of arm, direction, and extent of movement. *Journal of Motor Behaviour, 17(2)*, 168-189.

Laudanna, A., Voghera, M. & Gazzellini, S. (2002). Lexical representations of written nouns and verbs in Italian. *Brain and Language, 81(1-3)*, 250-263.

Leavens, D.A. & Hopkins, W.D. (1998). Intentional communication by chimpanzees: A cross-sectional study of the use of referential gestures. *Developmental Psychology, 34*, 813-822.

Leavens, D.A., Hopkins, W.D. & Bard, K.A. (1996). Indexical and referential pointing in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology, 110*, 346-353.

Lee, K.M., Chang, K.H. & Roh, J.K. (1999). Subregions within the supplementary motor area activated at different stages of movement preparation and execution. *Neuroimage, 9(1)*, 117-123.

LeMay, M. & Geschwind, N. (1975). Hemispheric differences in the brains of great apes. *Brain Behav. Evol., 11*, 48-52.

Lemon, R.N., Johansson, R.S. & Westling, G. (1995). Corticospinal control during reach, grasp, and precision lift in man. *Journal of Neuroscience, 15*, 6145-6156.

Lepage, J.F. & Théoret, H. (2006). EEG evidence for the presence of an action observation-execution matching system in children. *European Journal of Neuroscience, 23(9)*, 2505-2510.

Lépine, D., Glencross, D. & Requin, J. (1989). Some experimental evidence for and against a parametric conception of movement programming, *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 15*, 347.

Levine, B.E. & Katzen, H.L. (2005). Early cognitive changes and nondementing behavioral abnormalities in Parkinson's disease. *Advances in Neurology, 96*, 84-94.

Levy, G., Jacobs, D.M., Tang, M.X., Cote, L.J., Louis, E.D., Alfaro, B., Mejia, H., Stern, Y. & Marder, K. (2002). Memory and executive function impairment predict dementia in Parkinson's disease. *Movement Disorders, 17(6)*, 1221-1226.

Leyton, A. & Sherrington, C. (1917). Observations on the excitable cortex of the chimpanzee, orang-utan and gorilla. *Quarterly Journal of Experimental Physiology, 11*, 123-222.

Liberman, A.M., Cooper, F.S., Shankweiler, D.P. & Studdert-Kennedy, M. (1967). Perception of the speech code. *Psychological Review, 74*, 431-461.

Liberman, A.M. & Mattingly, I.G. (1985). The Motor Theory of Speech Perception Revised. *Cognition,* 21, 1-36.

Liberman, A.M. & Mattingly, I.G. (1989). A specialization for speech perception. *Science*, *243*, 489-494.

Liberman, A.M. (1993). In speech perception, Time is not what it seems. *Ann.* New York Academy of Science*, 682*, 264-271.

Liberman, A.M. & Whalen, D.H (2000). On the relation of speech to language. *Trends in Cognitive Sciences, 4,* 187-196.

Lichtheim, L. (1885). On asphasia. *Brain, 7*, 433-484.

Lieberman, P., Klatt, D.H. & Wilson, W.H. (1969). Vocal tract limitations on the vowel repertoires of rhesus monkeys and other nonhuman primates. *Science 164*, 1185-1187.

Lieberman, P. & Crelin, E.S. (1971). On the speech of Neanderthal man. *Linguistic Enquiry*, *2*, 203-222.

Lieberman, P., Crelin, E.S. & Klatt, D.H. (1972). Phonetic ability and related anatomy of the newborn and adult human, Neanderthal man, and the chimpanzee. *American Anthropologist, 74(3),* 287-307.

Lieberman, P. (1984). The Biology and Evolution of Language. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Lieberman, P., Friedman, J. & Feldman, L.S. (1990). Syntax comprehension in Parkinson's disease. *Journal of Nervous and Mental Disease, 178*, 360-366.

Lieberman, P., Kako, E., Friedman, J., Tajchman, G., Feldman, L.S. & Jiminez, E.B. (1992). Speech production, syntax comprehension, and cognitive deficits in Parkinson's disease. *Brain and Language, 43*, 169-189.

Lieberman, P. (1994). Functional tongues and Neanderthal vocal tract reconstruction: a reply to Dr. Houghton (1993). *American Journal of Physical Anthropology*, *95*, 443-450.

Lieberman, P. (1998). Eve Spoke: Human Language and Human Evolution. University of California Press.

Lieberman, P. (2002). On the nature and evolution of the neural bases of human language. *American Journal of Physiology and Anthropology, Suppl 35*, 36-62.

Liégeois, F., Baldeweg, T., Connelly, A., Gadian, D.G., Mishkin, M. & Vargha-Khadem, F. (2003). Language fMRI abnormalities associated with FOXP2 gene mutation. *Nature Neuroscience, 6(11),* 1230-1237.

Locke, J.L., Bekken, K.E., McMinn-Larson, L. & Wein, D. (1995). Emergent control of manual and vocalmotor activity in relation to the development of speech. *Brain and Language, 51(3),* 498-508.

Loveless, N. E. & Sanford, A. J. (1974). Slow potential correlates of preparatory set. *Biological Psychology, 1(4)*, 301-314.

Lu, L.H., Crosson, B., Nadeau, S.E., Heilman, K.M., Gonzalez-Rothi, L.J., Raymer, A., Gilmore, R.L., Bauer, R.M. & Roper, S.M. (2002). Category-specific naming deficits for objects and actions: semantic attribute and grammatical role hypotheses. *Neuropsychologia, 40(9)*, 1608-1621.

Luria, A.R. & Tsvetkova, L.S. (1967). Towards the mechanisms of ''dynamic aphasia.'' *Acta Neurologica & Psychiatrica Belgica, 67,* 1045-1057.

Luzzatti, C., Raggi, R., Zonca, G., Pistarini, C., Contardi, A. & Pinna, G.D. (2002). Verb-noun double dissociation in aphasic lexical impairments: the role of word frequency and imageability. *Brain and Language, 81(1-3)*, 432-444.

Macar, F., Vidal, F. & Casini, L. (1999). The supplementary motor area in motor and sensory timing: evidence from slow brain potential changes. *Experimental Brain Research, 125(3)*, 271-280.

MacKay, W.A. & Bonnet, M. (1990). CNV, stretch reflex and reaction time correlates of preparation for movement direction and force. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 76(1)*, 47-62.

MacLeod, C.M. (1991). Half a century of research on the Stroop effect: an integrative review. *Psychological Bulletin, 109*, 163-203.

MacNeilage, P.F. (1998). The frame/content theory of evolution of speech production. *Behavioral Brain Sciences, 21(4)*, 499-511.

MacNeilage, P.F. & Davis, B.L. (2000). Deriving speech from nonspeech: a view from ontogeny. *Phonetica, 57(2-4)*, 284-296.

MacNeilage, P.F. & Davis, B.L. (2001). Motor mechanisms in speech ontogeny: phylogenetic, neurobiological and linguistic implications. *Current Opinion in Neurobiology, 11(6),* 696-700.

MacSweeney, M., Campbell, R., Woll, B., Giampietro, V., David, A.S., McGuire, P.K., Calvert, G.A. & Brammer, M.J. (2004). Dissociating linguistic and nonlinguistic gestural communication in the brain. *Neuroimage, 22*, 1605–1618.

Maeda, F., Kleiner-Fisman, G. & Pascual-Leone, A. (2002). Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation. *Journal of Neurophysiology, 87(3)*, 1329-1335.

Mahon, B.Z. & Caramazza, A. (2005). The orchestration of the sensory-motor systems: Clues from neuropsychology. *Cognitive Neuropsychology, 22(3/4)*, 480-494.

Malapani, C., Pillon, B., Dubois, B. & Agid, Y. (1994). Impaired simultaneous cognitive task performance in Parkinson's disease: a dopamine-related dysfunction. *Neurology, 44(2)*, 319-326.

Marcel, A.J. (1980). Conscious and preconscious recognition of polysemous words: Locating the selective effects of prior verbal context. In Nickerson, R.S. (Ed.), *Attention and performance* (Vol. VIII, pp. 435-457). Hillsdale, NJ: Earlbaum.

Marcel, A.J. (1983). Conscious and unconscious perception: Experiments on visual masking and recognition. *Cognitive Psychology, 15*, 197-237.

Marchman, V.A., Miller, R. & Bates, E. (1991). Babble and first words in children with focal brain injury. *Applied Psycholinguistics, 12(1),* 1-22.

Marcus, G.F. & Fisher, S.E. (2003). FOXP2 in focus: what can genes tell us about speech and language? *Trends in Cognitive Sciences, 7*, 257-762

Mari-Beffa, P., Hayes, H.E., Machado, L. & HIndle, J.V. (2005). Lack of inhibition in Parkinson's disease: evidence from a lexical decision task. *Neuropsychologia, 43(4),* 638-646.

Marshall, J. (2003). Noun-verb dissociations – evidence from acquisition and developmental and acquired impairments. *Journal of Neurolinguistics, 16*, 67-84.

Marshall, J., Pring, T., Chiat, S. & Robson, J. (1996a). Calling a salad a federation: An investigation of semantic jargon. Part 1 – Nouns. *Journal of Neurolinguistics, 9*, 237-250.

Marshall, J., Chiat, S., Robson, J. & Pring, T. (1996b). Calling a salad a federation: An investigation of semantic jargon. Part 2 – Verbs. *Journal of Neurolinguistics, 9*, 251-260.

Marslen-Wilson, W.D. & Tyler, L.K. (1980). The temporal structure of spoken language understanding, *Cognition, 8(1)*, 1-71.

Marteniuk, R.G., Leavitt, J.L., MacKenzie, C.L. & Athenes, S. (1990). Functional relationships between grasp and transport components in a prehension task. *Human Movement Sciences,* 9, 149-176.

Martin, A., Haxby, J.V., Lalonde, F.M., Wiggs, C.L. & Ungerleider, L.G. (1995). Discrete cortical regions associated with knowledge of color and knowledge of action. *Science, 270*, 102-105.

Martin, A., Wiggs, C.L., Ungerleider, L.G. & Haxby, J.V. (1996). Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature, 379*, 649-652.

Masataka, N. (2001). Why early linguistic milestones are delayed in children with Williams syndrome: Late onset of hand banging as a possible rate-limiting constraint on the emergence of canonical babbling. *Developmental Science, 4(2),* 158-164.

Mason, M.F., Banfield, J.F. & Macrae, C.N. (2004). Thinking about actions: the neural substrates of person knowledge. *Cerebral Cortex, 14*, 209-214.

Masson, M.E.J., & MacLeod, C.M. (1992). Reenacting the route to interpretation: Enhanced perceptual identification without prior perception. *Journal of Experimental Psychology: General, 121*, 145-176.

Matelli, M., Luppino, G. & Rizzolatti, G. (1985). Patterns of cytochrome oxidase activity in the frontal agranular cortex of macaque monkey. *Behavioral Brain Research, 18*, 125-136.

Matelli, M. & Luppino, G. (2001). Parietofrontal circuits for action and space perception in the macaque monkey. *NeuroImage, 14*, 27-32.

Mattis, S. (1973). Dementia Rating Scale Professional Manual. Odessa: PAR, Inc.

Mattis S. (1988). Dementia Rating Scale (DRS). Odessa, FL: Psychological Assessment Resources.

McCarthy, R. & Warrington, E.K. (1985). Category specificity in an agrammatic patient: the relative impairment of verb retrieval and comprehension. *Neuropsychologia, 23(6)*, 709-727.

McClelland, J.L. & Rumelhart, D.E. (1981). An interactive activation model of context effects in letter perception: Part 1. An account of Basic Findings. *Psychological Review, 88,* 375-407.

McDonald, C., Brown, C.G. & Gorell, J.M. (1996). Impaired set-shifting in Parkinson's disease: new evidence from a lexical decision task. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 18(6),* 793-809.

McGuire, P.K., Robertson, D., Thacker, A., David, A.S., Kitson, N., Frackowiak, R.S. & Frith, C.D. (1997). Neural correlates of thinking in sign language. *Neuroreport, 8*, 695-698.

McNeill, D. (1992). Hand and Mind. What gestures reveal about thought. Chicago: University of Chicago Press.

McNeill, D., Cassell, J. & McCollough, K.E. (1994). Communicative effects of speech-mismatched gestures. *Language and Social Interaction*, *27*, 223-237.

Meister, I.G., Boroojerdi, B., Foltys, H., Sparing, R., Huber, W. & Topper, R. (2003). Motor cortex hand area and speech: implications for the development of language. *Neuropsychologia, 41(4)*, 401-406.

Meltzoff, A.N. & Moore, M.K. (1977). Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science, 198*, 75-78.

Meyer, D.E. & Schvaneveldt, R.W. (1971). Facilitation in recognizing pairs of words: evidence of a dependence between retrieval operations. *Journal of Experimental Psychology, 90(2)*, 227-234.

Miceli, G., Silveri, M.C., Villa, G. & Caramazza, A. (1984). On the basis for the agrammatic's difficulty in producing main verbs. *Cortex, 20(2)*, 207-220.

Miceli, G., Silveri, M., Nocentini, U. & Caramazza, A. (1988). Patterns of dissociation in comprehension and production of nouns and verbs. *Aphasiology, 2,* 351-358.

Miceli, G., Turriziani, P., Caltagirone, C., Capasso, R., Tomaiuolo, F. & Caramazza, A. (2002). The neural correlates of grammatical gender: an fMRI investigation. *Journal of Cognitive Neuroscience, 14*, 618-628.

Miles, H.L. (1990). The cognitive foundations for reference in a signing orangutan. In: Language and intelligence in monkeys and apes, Parker, S. T. & Gibson, K. R. (Eds), Cambridge University Press.

Milner, A.D. & Goodale, M.A. (1995). The visual brain in action. Oxford: Oxford University Press.

Misra, M. & Holcomb, P. J. (2003). Event-related potential indices of masked repetition priming. *Psychophysiology, 40(1)*, 115-130.

Mohr, E., Fabbrini, G., Ruggieri, S., Fedio, P. & Chase, T.N. (1987). Cognitive concomitants of dopamine system stimulation in parkinsonian patients. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry, 50(9)*, 1192-1996.

Molnar-Szakacs, I., Iacoboni, M., Koski L. & Mazziotta, J.C. (2005). Functional segregation within pars opercularis of the inferior frontal gyrus: evidence from fMRI studies of imitation and action observation. *Cerebral Cortex, 15*, 986-994.

Monaghan, J. & Ellis, A.W. (2002). What exactly interacts with spelling-sound consistency in word naming? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 28*, 183-206.

Moreaud, O., Charnallet, A. & Pellat, J. (1998). Identification without manipulation: A study of the relations between object use and semantic memory. *Neuropsychologia, 36*, 1295-1301.

Morrison, C.M., Ellis, A.W. & Quinlan P.T. (1992). Age of acquisition, not word frequency, affect object naming, not object recognition. *Memory and Cognition, 20(6),* 705-714.

Morrison, C.M. & Ellis, A.W. (1995). Roles of word frequency and age of acquisition in word naming and lexical decision. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 91*, 116-133.

Morrison, C.M., Chappell, T.D., & Ellis, A.W. (1997). Age of acquisition norms for a large set of object names and their relation to adult estimates and other variables. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology: Human Experimental Psychology, 50A*, 528–559.

Morrison, C.M. & Ellis, A.W. (2000). Real age of acquisition effects in word naming and lexical decision. *British Journal of Psychology, 91(2)*, 167-180.

Morrison, C.M., Hirsh, W., & Duggan, G.B. (2003). Age of acquisition, ageing, and verb production: Normative and experimental data. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology, 56(4)*, 705-730.

Morsella, E. & Krauss, R.M. (2005). Muscular activity in the arm during lexical retrieval: Implications for gesture-speech theories. *Journal of Psycholinguistic Research, 34*, 415-427.

Murata, A., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Raos, V. & Rizzolatti, G. (1997). Object representation in the ventral premotor cortex (Area F5) of the monkey. *Journal of Neurophysiol*ogy, *78*, 2226-2230.

Muthukumaraswamy, S.D. & Johnson, B.W. (2004). Primary motor cortex activation during action observation revealed by wavelet analysis of the EEG. *Clinical Neurophysiology*, *115*, 1760-1766.

Myowa-Yamakoshi, M., Tomonaga, M., Tanaka, M. & Matsuzawa, T. (2004). Imitation in neonatal chimpanzees (Pan troglodytes). *Developmental Science, 7*, 437-442.

Näätänen, R. (1995). The mismatch negativity: a powerful tool for cognitive neuroscience. *Ear Hearing, 16*, 6-18.

Näätänen, R., Lehtokoski, A., Lennes, M., Cheour, M., Huotilainen, M., Iivonen, A., Vainio, M., Alku, P., Ilmoniemi, R. J., Luuk, A., Allik, J., Sinkkonen, J. & Alho, K. (1997). Language-specific phoneme representations revealed by electric and magnetic brain responses. *Nature, 385*, 432–434.

Näätänen, R. (2001). The perception of speech sounds by the human brain as reflected by the mismatch negativity (MMN) and its magnetic equivalent (MMNm). *Psychophysiology, 38*, 1-21.

Naccache, L. & Dehaene, S. (2001). Unconscious semantic priming extends to novel unseen stimuli. *Cognition, 80(3)*, 215-229.

Nagai, Y., Critchley, H.D., Featherstone, E., Fenwick, P.B., Trimble, M.R. & Dolan R.J. (2004). Brain activity relating to the contingent negative variation: an fMRI investigation. *Neuroimage, 21(4)*, 1232-1241.

Natsopoulos, D., Katsarou, Z., Bostantzopoulos, S., Grouios, G., Mentenopoulos, G. & Logothetis, J. (1991). Strategies in comprehension of relative clauses in Parkinsonian patients. *Cortex, 27*, 255-268.

Neely, J.H. (1976). Semantic priming and retrieval from lexical memory: Evidence for facilitory and inhibitory processes. *Memory and Cognition, 4*, *648-654.*

Neely, J.H. (1977). Semantic priming and retrieval from lexical memory: Roles of inhibitionless spreading activation and limited-capacity attention. *Journal of Experimental Psychology: General, 106*, 226-254.

Neely, J.H. (1991). Semantic priming effects in visual word recognition: A selective review of current findings and theories. In D. Besner & G. Humphreys (Eds.), *Basic processes in reading: Visual word recognition (pp. 264-336).* Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Neidle, C., Kegl, J., MacLaughlin, D., Bahan, B. & Lee, R.G. (2000). The syntax of American Sign Language. Cambridge, MA: The MIT Press.

Neininger, B. & Pulvermüller, F. (2001). The right hemisphere's role in action word processing: a double case study. *Neurocase, 7(4)*, 303-317.

Neininger, B. & Pulvermüller, F. (2003). Word-category specific deficits after lesions in the right hemisphere. *Neuropsychologia, 41(1)*, 53-70.

Neville, H., Nicol, J.L., Barss, A., Forster, K.I. & Garret, M.F. (1991). Syntactically based sentence processing classes: evidence from event-related brain potentials. *Journal of Cognitive Neuroscience, 3*, 151-165.

Neville, H.J., Bavelier, D., Corina, D., Rauschecker, J., Karni, A., Lalwani, A., Braun, A., Clark, V., Jezzard, P. & Turner, R. (1998). Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects: biological constraints and effects of experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95, 922-929.

New, B., Pallier, C., Ferrand, L. & Matos, R. (2001). Une base de données lexicales du français contemporain sur internet : LEXIQUE. *L'Année Psychologique, 101*, 417-462.

Nishitani, N. & Hari, R. (2000). Temporal dynamics of cortical representation for action. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 97*, 913-918.

Nishitani, N. & Hari, R. (2002). Viewing lip forms: cortical dynamics. *Neuron, 36(6)*, 1211-1220.

Oberman, L.M., Hubbard, E.M., McCleery, J.P., Altschuler, E.L., Ramachandran, V.S. & Pineda, J.A. (2005). EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism spectrum disorders. *Cognitive Brain Research, 24(2),* 190-198.

Oishi, M., Mochizuki, Y., Du, C. & Takasu, T. (1995). Contingent negative variation and movement-related cortical potentials in parkinsonism. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 95(5),* 346-349.

Oldfield, R.C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia, 9*, 97-113.

Oliveri, M., Finocchiaro, C., Shapiro, K., Gangitano, M., Caramazza, A. & Pascual-Leone, A. (2004). All talk and no action: a transcranial magnetic stimulation study of motor cortex activation during action word production. *Journal of Cognitive Neuroscience, 16(3)*, 374-381.

Owen, A.M., James, M., Leigh, P.N., Summers, B.A., Marsden, C.D., Quinn, N.P., Lange, K.W. & Robbins, T.W. (1992). Fronto-striatal cognitive deficits at different stages of Parkinson's disease. *Brain, 115*, 1727-1751.

Owen, A.M., Iddon, J.L., Hodges, J.R., Summers, B.A. & Robbins, T.W. (1997) Spatial and non-spatial working memory at different stages of Parkinson's disease. *Neuropsychologia, 35*, 519-532.

Parent, A. (1990). Extrinsic connections of the basal ganglia. *Trends in Neurosciences, 13*, 254-258.

Pascual-Leone, A., Bartres-Faz, D. & Keenan, J.P. (1999). Transcranial magnetic stimulation: studying the brain-behaviour relationship by induction of 'virtual lesions'. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci, 354*, 1229-1238.

Passingham, R.E., Perry, V.H. & Wilkinson, F. (1978). Failure to develop a precision grip in monkeys with unilateral neocortical lesions made in infancy. *Brain and Research, 145(2)*, 410-414.

Passingham, R.E., Perry, V.H. & Wilkinson, F. (1983). The long-term effects of removal of sensorimotor cortex in infant and adult rhesus monkeys. *Brain, 106*, 675-705.

Passingham, R. (1993). The Frontal Lobes and Voluntary Action. Oxford University Press, Oxford.

Patterson, F. (1978). Conversations with a gorilla. *National Geographic, 154*, 438-65.

Paulignan, Y., MacKenzie, C. L., Marteniuk, R.G. & Jeannerod, M. (1991a). Selective perturbation of visual input during prehension movements. 1. The effects of changing object position. *Experimental Brain Research, 83*, 502-512.

Paulignan, Y., Jeannerod, M., MacKenzie, C.L. & Marteniuk, R.G. (1991b). Selective perturbation of visual input during prehension movements. 2. Effects of changing object size. *Experimental Brain Research, 87*, 407-420.

Paulignan, Y., Frak, V.G., Toni, I. & Jeannerod, M. (1997). Influence of object position and size on human prehension movements. *Experimental Brain Research, 114*, 226-234.

Penfield, W. & Boldrey, E. (1937). Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. *Brain, 60*, 389-443.

Penfield, W. & Rasmussen, T. (1950). A clinical study of localization in function. In: The Cerebral Cortex of Man, New York, Macillan.

Penfield, W. & Rasmussen, T. (1952). The cerebral cortex in man. Macmillan: New York.

Peran, P., Rascol, O., Demonet, J.F., Celsis, P., Nespoulous, J. L., Dubois, B. & Cardebat, D. (2003). Deficit of verb generation in nondemented patients with Parkinson's disease. *Movement Disorders, 18(2),* 150-156.

Perani, D., Schnur, T., Tettamanti, M., Gorno-Tempini, M., Cappa, S.F. & Fazio, F. (1999a). Word and picture matching: a PET study of semantic category effects. *Neuropsychologia, 37(3)*, 293-306.

Perani, D., Cappa, S.F., Schnur, T., Tettamanti, M., Collina, S., Rosa, M.M. & Fazio, F. (1999b). The neural correlates of verb and noun processing. A PET study. *Brain, 122(12)*, 2337-2344.

Perani, D., Fazio, F., Borghese, N.A., Tettamanti, M., Ferrari, S., Decéty, J. & Gilardi, M.C. (2001). Different brain correlates for watching real and virtual hand actions. *Neuroimage, 14(3)*, 749-758.

Perrett, D.I., Harries, M.H., Bevan, R., Thomas, S., Benson, P.J., Mistlin, A.., Chitty, A. ., Hietanen, J.K. & Ortega, J.E. (1989). Frameworks of analysis for the neural representation of animate objects and actions. *Journal of Experimental Biology, 146*, 87-113.

Perrett, D.I. & Emery, N.J. (1994). Understanding the intentions of others from visual signals: Neuropsychological evidence. *Cahiers de Psychologie Cognitive, 13*, 683-694.

Perry, E.K., Curtis, M., Dick, D.J., Candy, J.M., Atack, J.R., Bloxham, C.A., Blessed, G., Fairbairn, A., Tomlinson, B.E. & Perry, R.H. (1985). Cholinergic correlates of cognitive impairment in Parkinson's disease: Comparisons with Alzheimer's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry, 48*, 413-421.

Perry, M., Church, R.B. & Goldin-Meadow, S. (1992). Is gesture-speech mismatch a general index of transitional knowledge? *Cognitive Development, 7(1),* 109- 122.

Petersen, M.R., Beecher, M.D., Zoloth, S.R., Green, S., Marler, P.R., Moody, D.B. & Stebbins, W.C. (1984). Neural lateralization of vocalizations by Japanese macaques: communicative significance is more important than acoustic structure. *Behavioral Neurosciences, 98(5),* 779-790.

Petitto, L.A. & Marentette, P.F. (1991). Babbling in the manual mode: Evidence for the ontogeny of language. *Science, 251*, 1483-1496.

Petitto, L.A., Holowka, S., Sergio, L.E. & Ostry, D.J. (2001). Language rhythms in baby hand movements. *Nature, 413*, 35-36.

Petitto, L.A., Holowka, S., Sergio, L.E., Levy, B. & Ostry, D.J. (2004). Baby hands that move to the rhythm of language: hearing babies acquiring sign languages babble silently on the hands. *Cognition, 93(1)*, 43-73.

Petrides, M. & Pandya, D.N. (1994). Comparative architectonic analysis of the human and the macaque frontal cortex In: Boller F, Grafman J. (Eds), Handbook of neuropsychology, Vol. 9. Amsterdam: Elsevier, pp.17–58.

Petrides, M., Cadoret, G. & MacKey, S. (2005). Orofacial somatomotor responses in the macaque monkey homologue of Broca's area. *Nature, 435*, 1235-1238.

Pfurtscheller, G. & Berghold, A. (1989). Patterns of cortical activation during planning of voluntary movement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 72*, 250-258.

Pfurtscheller, G. & Neuper, C. (1994). Event-related synchronization of mu rhythm in the EEG over the cortical hand area in man. *Neuroscience Letters, 174*, 93-96.

Piaget, J.P. (1962). Play, dreams, and imitation in childhood. Norton, New York.

Piatt, A.L., Fields, J.A., Paolo, A. M., Koller, W.C. & Troster, A.I. (1999a). Lexical, semantic, and action verbal fluency in Parkinson's disease with and without dementia. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 21(4),* 435-43.

Piatt, A.L., Fields, J.A., Paolo, A.M. & Troster, A.I. (1999b). Action (verb naming) fluency as an executive function measure: convergent and divergent evidence of validity. *Neuropsychologia, 37(13),* 1499-1503.

Picton, T.W., Alain, C., Otten, L., Ritter, W. & Achim, A. (2000). Mismatch negativity: different water in the same river. *Audiol. Neurootol., 5*, 111-139.

Pillon, B., Ertle, S., Deweer, B., Sarazin, M., Agid, Y. & Dubois, B. (1996). Memory for spatial location is affected in Parkinson's disease. *Neuropsychologia, 34(1)*, 77-85.

Pillon, B., Boller, F., Levy, R. & Dubois, B. (2001). Cognitive deficits and dementia in Parkinson's disease. In: Boller, F. & Cappa, S. (Eds), Aging and dementia, vol 6, Elsevier Science B.V., Amsterdam, 311-371.

Pinker, S. (1994). *The* Language Instinct: How the Mind Creates Language. New York: HarperCollins.

Pinker, S. (1999). L'instinct du langage. Odile Jacob.

Pinker, S. (2003) Language as an adaptation to the cognitive niche. In Christiansen, M. H. & Kirby, S. (Eds), Language Evolution: The states of the Art. Oxford University Press.

Pizzamiglio, L., Aprile, T., Spitoni, G., Pitzalis, S., Bates, E., D'Amico, S. & Di Russo, F. (2005). Separate neural systems for processing action- or non-action-related sounds. *Neuroimage, 24(3)*, 852-861.

Playford, E.D., Jenkins, I.H., Passingham, R.E., Nutt, J., Frackowiak, R.S. & Brooks, D.J. (1992). Impaired mesial frontal and putamen activation in Parkinson's disease: a positron emission tomography study. *Annals of Neurology, 32(2)*, 151-161.

Playford, E.D., Jenkins, I.H., Passingham, R.E., Frackowiak, R.S. & Brooks, D.J. (1993). Impaired activation of frontal areas during movement in Parkinson's disease: a PET study. *Advances in Neurology, 60*, 506-510.

Poizner, H., Klima, E.S. & Bellugi, U. (1987). What the hands reveal about the brain. Cambridge, MA: MIT Press.

Poldrack, R.A., Temple, E., Protopapas, A., Nagarajan, S., Tallal, P., Merzenich, M. & Gabrieli, J. D. (2001). Relations between the neural bases of dynamic auditory processing and phonological processing: evidence from fMRI, *Journal of Cognitive Neuroscience, 13*, 687-697.

Poremba, A., Malloy, M., Saunders, R.C., Carson, R. E., Herscovitch, P. & Mishkin, M. (2004). Species-specific calls evoke asymmetr asymmetric activity in the monkey's temporal poles. *Nature, 427*, 448-451.

Posner, M.I. & Snyder, C.R.R. (1975). Attention and cognitive control. In R.L. Solso (Ed.) *Information Processing and Cognition: The Loyola Symposion. Hillsdale*, NJ: Lawrence Erlbaum Associates Inc.

Posner, M.I., Petersen, S.E., Fox, P.T. & Raichle, M.E. (1988). Localization of cognitive operations in the human brain. *Science, 240*, 1627-1633.

Posner, M.I. & Petersen, S.E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience, 13*, 25-42.

Praamstra, P., Stegeman, D., Horstink, M.W. & Cools, A.R. (1996). Dipole source analysis suggests selective modulation of the supplementary motor area contribution to the readiness potential. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 98(6),* 468-477.

Preissl, H., Pulvermüller, F. Lutzenberger, W. & Birbaumer, N. (1995). Evoked potentials distinguish between nouns and verbs. *Neuroscience Letters, 197*, 81-83.

Preuss, T.M., Stepniewska, I. & Kaas, J.H. (1996). Movement representation in the dorsal and ventral premotor areas of owl monkeys: a microstimulation study. *Journal of Comparative Neurology*, *371*, 649-676.

Pulvermüller, F. (1996a). Hebb's concept of cell assemblies and the psychophysiology of word processing. *Psychophysiology, 33*, 317-333.

Pulvermüller, F., Eulitz, C., Pantev, C., Mohr, B., Feige, B., Lutzenberger, W., Elbert, T. & Birbaumer, N. (1996b). High-frequency cortical responses reflect lexical processing: a MEG study. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 98(1),* 76-85.

Pulvermüller, F. (1999a). Words in the brain's language. *Behavioral and Brain Sciences, 22*, 253-279.

Pulvermüller, F., Lutzenberger, W. & Preissl, H. (1999b). Nouns and verbs in the intact brain: Evidence from event-related potentials and high-frequency cortical responses. *Cerebral Cortex, 9*, 497-506.

Pulvermüller, F., Mohr, B. & Schleichert, H. (1999c). Semantic or lexico-syntactic factors: what determines word-class specific activity in the human brain? *Neuroscience Letters, 275(2)*, 81-84.

Pulvermüller, F. (2001a). Brain reflections of words and their meaning. *Trends in Cognitive Sciences, 5*, 517-525.

Pulvermüller, F., Harle, M. & Hummel, F. (2001b). Walking or talking? Behavioral and neurophysiological correlates of action verb processing. *Brain and Language, 78(2)*, 143-168.

Pulvermüller, F., Assadollahi, R. & Elbert, T. (2001c). Neuromagnetic evidence for early semantic access in word recognition. *European Journal of Neuroscience, 13(1)*, 201-205.

Pulvermüller, F. (2005a). Brain mechanisms linking language and action. *Nature Reviews Neuroscience, 6*, 576-582.

Pulvermüller, F., Hauk, O., Nikulin, V.V. & Ilmoniemi, R.J. (2005b). Functional links between motor and language systems. *European Journal of Neuroscience, 21(3)*, 793-797.

Pulvermüller, F., Shtyrov, Y. & Ilmoniemi, R. (2005c). Brain signatures of meaning access in action word recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience, 17(6),* 1-9.

Pulvermüller, F., Huss, M., Kherif, F., Moscodo del Prado Martin, F., Hauk, O. & Shtyrov, Y. (2006). Motor cortex maps articulatory features of speech sounds. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 103(20)*, 7865-7870.

Quillian, M.R. (1962). A revised design for an understanding machine. *Mechanical Translation, 7*, 17-29.

Rafal, R. (2001). Virtual neurology. *Nature Neuroscience, 4*, 862-864.

Ramachandran, V.S. (2000). Mirror neurons and imitation learning as the driving force behind "the great leap forward in human evolution. *http;//www.edge.org/3rd_culture/ramachandran/ramachandran_pl.html.*

Rapcsak, S.Z., Ochipa, C., Anderson, K.C. & Poizner, H. (1995). Progressive ideomotor apraxia: Evidence for a selective impairment of the action production system. *Brain and Cognition, 27*, 213-236.

Rapp, B. & Caramazza, A. (1998). A case of selective difficulty in writing verbs. *Neurocase, 4,* 127-140.

Rapp, B. & Caramazza, A. (2002). Selective difficulties with spoken nouns and written verbs: A single case study. *Journal of Neurolinguistics*, *15*, 373-402.

Rascol, O., Sabatini, U., Chollet, F., Celsis, P., Montastruc, J.L., Marc-Vergnes, J.P. & Rascol, A. (1992). Supplementary and primary sensory motor area activity in Parkinson's disease. Regional cerebral blood flow changes during finger movements and effects of apomorphine. *Archives of Neurology, 49(2)*, 144-148.

Rascol, O., Sabatini, U., Chollet, F., Fabre, N., Senard, J.M., Montastruc, J.L., Celsis, P., Marc-Vergnes, J.P. & Rascol, A. (1994). Normal activation of the supplementary motor area in patients with Parkinson's disease undergoing long-term treatment with levodopa. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry, 57(5)*, 567-571.

Rauscher, F.H., Krauss, R.M. & Chen, Y. (1996). Gesture, speech, and lexical access: The role of lexical movements in the processing of speech. *Psychological Science, 7,* 226-231.

Rektor, I., Feve, A., Buser, P., Bathien, N. & Lamarche, M. (1994). Intracerebral recording of movement related readiness potentials: an exploration in epileptic patients. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 90(4)*, 273-283.

Rektor, I., Kanovsky, P., Bares, M., Louvel, J. & Lamarche, M. (2001). Event-related potentials, CNV, readiness potential, and movement accompanying potential recorded from posterior thalamus in human subjects. A SEEG study. *Neurophysiol Clin, 31(4)*, 253-262.

Requin, J., Brener, J. & Ring, C. (1991). Preparation for action, in *Handbook of Cognitive Psychophysiology: Central and Autonomous Nervous System Approaches,* Jennings, R. R. and Coles, M. G. H., Eds., John Wiley & Sons, New York, 357.

Reynolds, A.G. & Flagg, P.W. (1976). Recognition memory for elements of sentences. *Memory and Cognition, 4(4)*, 422-432.

Richter, W., Andersen, P.M., Georgopoulos, A.P. & Kim, S.G. (1997). Sequential activity in human motor areas during a delayed cued finger movement task studied by time-resolved fMRI. *Neuroreport, 8(5)*, 1257-1261.

Riehle, A. & Requin, J. (1989). Monkey primary motor and premotor cortex: single cell activity related to prior information about direction and extent of an intended movement. *Journal of Neurophysiology, 6*, 534-549.

Riehle, A. & Requin, J. (1995). Neuronal correlates of the specification of movement direction and force in four cortical areas of the monkey. *Behavioral Brain Research, 70*, 1-13.

Riehle, A. (2005). Preparation for action: one of the key functions of the motor cortex. In Riehle, A. & Vaadia, E. (Eds), Motor Cortex in Voluntary Movements: a Distributed System for Distributed Functions, CRC-Press, Boca Raton, FL, pp. 213-240.

Rizzolatti, G., Scandolara, C., Gentilucci, M. & Camarda, R. (1981). Response properties and behavioral modulation of "mouth" neurons of the postarcuate cortex (area 6) in macaque monkeys. *Brain Research, 225(2),* 421-424.

Rizzolatti, G. & Gentilucci, M. (1988). Motor and visual-motor functions of the premotor cortex. In Neurobiology of Neocortex, Rakic, P. & Singer, W. (Eds), pp.269-284.

Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G., and Matelli, M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements. *Experimental Brain Research, 71*, 491-507.

Rizzolatti, G., Gentilucci, M., Camarda, R., Gallese, V., Luppino, G., Matelli, M. & Fogassi, L. (1990). Neurons related to reaching-grasping arm movements in the rostral part of area 6 (area 6a beta). *Experimental Brain Research, 82(2),* 337-350.

Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V. & Fogassi, L. (1996a). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Research Cognitive Brain Research, 3*, 131-141.

Rizzolatti, G., Fadiga, L., Matelli, M., Bettinardi, V., Paulesu, E., Perani, D. & Fazio, F. (1996b). Localization of grasp representations in humans by PET: 1. Observation versus execution. *Experimental Brain Research, 111(2)*, 246-252.

Rizzolatti, G. & Arbib, M.A. (1998). Language within our grasp. *Trends in Neurosciences, 21(5)*, 188-194.

Rizzolatti, G., Fogassi, L. & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience, 2(9)*, 661-670.

Rizzolatti, G. & Craighero, L. (2004). The mirror neuron system. *Annual Review of Neuroscience, 27*, 169-192.

Rizzolatti G. & Fadiga L. (2004). The mirror-neuron system and action recognition. In Higher-order motor disorders: from Neuroanatomy and Neurobiology to Clinical Neurology. Freund, H.J., Jeannerod, M. & Hallett, M. (Eds), New York: Oxford University Press.

Robinson, K.M., Grossman, M., White-Devine, T. & d'Esposito, M. (1996). Category-specific difficulty naming with verbs in Alzheimer's disease. *Neurology, 47(1)*, 178-182.

Rockstroh, B., Elbert, T., Birbaumer, N. & Lutzenberger, W. (1982). Slow brain potentials and behavior. Urban & Schwarzenberg, Baltimore-Munich, p.274.

Rohrbaugh, J.W., Syndulko, K. & Lindsley, D.B. (1976). Brain wave components of the contingent negative variation in humans. *Science, 191*, 1055-1057.

Rohrbaugh, J. & Gaillard, A.W.K. (1983). Sensory and motor aspects of the contingent negative variation. In A.W.K. Gaillard & W. Ritter (Eds.), Tutorials in ERP research: Endogenous components. Amsterdam: Elsevier.

Romani, M., Cesari, P., Urgesi, C., Facchini, S. & Aglioti, S.M. (2005). Motor facilitation of the human cortico-spinal system during observation of bio-mechanically impossible movements. *Neuroimage, 26(3)*, 755-763.

Rosahl, S.K. & Knight, R.T. (1995). Role of prefrontal cortex in generation of the contingent negative variation. *Cerebral Cortex, 5(2)*, 123-134.

Rosci, C., Valentina, C., Laiacona, M. & Capitani, E. (2003). Apraxia is not associated to a disproportionate naming impairment for manipulable objects. *Brain and Cognition*, *53*, 412-415.

Rossini, P.M., Rossi, S., Pasqualetti, P. & Tecchio, F. (1999). Corticospinal excitability modulation to hand muscles during movement imagery. *Cerebral Cortex, 9(2)*, 161-167.

Rothi, L.J., Mack, L. & Heilman, K.M. (1986). Pantomime agnosia. *Journal of Neurology Neurosurgery and Psychiatry, 49(4),* 451-454.

Roy, A.C., Paulignan, Y., Farné, A., Jouffrais, C. & Boussaoud, D. (2000). Hand kinematics during reaching and grasping in the macaque monkey. *Behavorial Brain Research, 117*, 75-82.

Rumiati, R I., Zanini, S., Vorano, L. & Shallice, T. (2001). A form of ideational apraxia as a selective deficit of contention scheduling. *Cognitive Neuropsychology, 18*, 617-642.

Sabatini, U., Boulanouar, K., Fabre, N., Martin, F., Carel, C., Colonnese, C., Bozzao, L., Berry, I., Montastruc, J.L., Chollet, F. & Rascol, O. (2000). Cortical motor reorganization in akinetic patients with Parkinson's disease: a functional MRI study. Brain, 123(2), 394-403.

Sacchett, C. & Humphreys, G.W. (1992). Calling a squirrel a squirrel but a canoe a wigwam: a category-specific deficit for artefactual objects and body part. *Cognitive Neuropsychology*, *9(1)*, 73-86.

Saccuman, M.C., Cappa, S.F., Bates, E.A., Arevalo, A., Della Rosa, P., Danna, M. & Perani, D. (2006). The impact of semantic reference on word class: An fMRI study of action and object naming. *Neuroimage*.

Salenius, S., Portin, K., Kajola, M., Salmelin, R. & Hari, R. (1997). Cortical control of human motoneuron firing during isometric contraction. *Journal of Neurophysiology, 77*, 3401-3405.

Salmelin, R. & Hari, R. (1994). Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement. *Neuroscience, 60(2)*, 537-550.

Sarazin, M., Deweer, B., Merkl, A., Von Poser, N., Pillon, B. & Dubois, B. (2002). Procedural learning and striatofrontal dysfunction in Parkinson's disease. *Movement Disorders, 17(2)*, 265-273.

Sauseng, P., Bergmann, J. & Wimmer, H. (2004). When does the brain register deviances from standard word spellings? An ERP study. *Brain Research Cognitive Brain Research, 20(3)*, 529-532.

Savage-Rumbaugh, E., Murphy, J., Sevcik, R.A., Brakke, K.E., Williams, S.L. & Rumbaugh, D.M. (1993). Language comprehension in ape and child. *Monographs of the Society for Research in Child Development, 58*(3-4, Serial No. 233).

Savage-Rumbaugh, S. & Lewin, R. (1994). Kanzi: the ape at the brink of the human mind. NY: Wiley.

Savage-Rumbaugh, S., Shanker, S.G. & Taylor, T.J. (1998). Apes, language, and the human mind. Oxford University Press.

Saygin, A.P., Wilson, S.M., Dronkers, N.F. & Bates, E. (2004). Action comprehension in aphasia: linguistic and non linguistic deficits and their lesion correlates. *Neuropsychologia, 42*, 1788-1804.

Schacter, D.L. & Church, B.A. (1992). Auditory priming: implicit and explicit memory for words and voices. *Journal of Experimental Psychology: Learning Memory and Cognition, 18(5)*, 915-930.

Schmidt, R.A., Zelaznik, H.N. & Frank, J.S. (1979). Sources of inaccuracy in rapid movement. In Stelmach, G.E. (Ed.), Information Processing in Motor Control and Learning. (pp.183-203). NY: Academic Press.

Schmidt, R., Freidl, W., Fazekas, F., et al. (1994). The Mattis Dementia Rating Scale: normative data from 1,001 healthy volunteers. *Neurology, 44*, 964-966.

Schnitzler, A., Salenius, S., Salmelin, R., Jousmaki, V. & Hari, R. (1997). Involvement of primary motor cortex in motor imagery: a neuromagnetic study. *Neuroimage, 6(3)*, 201-208.

Schnyer, D.M., Allen, J.J. & Forster, K I. (1997). Event-related brain potential examination of implicit memory processes: masked and unmasked repetition priming. *Neuropsychology, 11(2),* 243-260.

Schubotz, R.I., Friederici, A.D. & von Cramon, D.Y. (2000). Time perception and motor timing: a common cortical and subcortical basis revealed by fMRI. *Neuroimage 11*, 1-12.

Segui, J. & Grainger, J. (1990). Priming word recognition with orthographic neighbors: effects of relative prime-target frequency. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 16(1)*, 65-76.

Seiss, E. & Praamstra, P. (2004). The basal ganglia and inhibitory mechanisms in response selection: evidence from subliminal priming of motor responses in Parkinson's disease. *Brain, 127(2)*, 330-339.

Seiss, E. & Praamstra, P. (2006). Time-course of masked response priming and inhibition in Parkinson's disease. *Neuropsychologia, 44(6)*, 869-875.

Semaw, S., Renne, P., Harris, J.W.K., Feibel, C.S., Bernor, R.L., Fesseha, N. & Mowbray, K. (1997). 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature, 385*, 333-336.

Sereno, S.C., Rayner, K. & Posner, M. I. (1998). Establishing a time-line of word recognition: evidence from eye movements and event-related potentials. *Neuroreport, 9(10)*, 2195-2200.

Sereno, J. A. (1999). Hemispheric differences in grammatical class. *Brain and Language, 70(1)*, 13-28.

Sereno, S.C. & Rayner, K. (2003). Measuring word recognition in reading: eye movements and event-related potentials. *Trends in Cognitive Sciences, 7(11)*, 489-493.

Setola, P. & Reilly, R. G. (2005). Words in the brain's language: an experimental investigation. *Brain and Language, 94(3)*, 251-259.

Seyfarth, R.M., Cheney, D.M. & Marler, P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science, 210*, 801-803.

Shapiro, K., Shelton, J. & Caramazza, A. (2000). Grammatical class in lexical production and morphological processing: Evidence from a case of fluent aphasia. *Cognitive Neuropsychology, 17,* 665-682.

Shapiro, K.A., Pascual-Leone, A., Mottaghy, F.M., Gangitano, M. & Caramazza, A. (2001). Grammatical distinctions in the left frontal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience, 13(6)*, 713-720.

Shapiro, K.A. & Caramazza, A. (2003a). The representation of grammatical categories in the brain. *Trends in Cognitive Sciences, 7(5)*, 201-206.

Shapiro, K. & Caramazza, A. (2003b). Looming a loom: evidence for independent access to grammatical and phonological properties in verb retrieval. *Journal of Neurolinguistics, 16*, 85-112.

Shapiro, K.A., Mottaghy, F.M., Schiller, M.O., Poeppel, T.D., Fluss, M.O., Muller, H.W., Caramazza, A. & Krause, B.J. (2005). Dissociating neural correlates for nouns and verbs. Neuroimage, 24(4), *1058-1067.*

Shapiro, K.A., Moo, L.R. & Caramazza, A. (2006). Cortical signatures of noun and verb production. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 103(5), *1644-1649.*

Shibasaki, H., Shima, F. & Kuroiwa, Y. (1978). Clinical studies of the movement-related cortical potential (MP) and the relationship between the dentatorubrothalamic pathway and readiness potential (RP). *Journal of Neurology, 219(1)*, 15-25.

Shibasaki, H., Barrett, G., Halliday, E. & Halliday, A.M. (1980). Cortical potentials following voluntary and passive finger movements. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 50(3-4),* 201-213.

Shore, C., O'Connell, B. & Bates, E. (1984). First sentences in language and symbolic play. *Developmental Psychology, 20(5)*, 872-880.

Shtyrov, Y., Kujala, T., Palva, S., Ilmoniemi, R.J. & Näätänen, R. (2000). Discrimination of speech and of complex nonspeech sounds of different temporal structure in the left and right cerebral hemispheres. *Neuroimage, 12*, 657-663.

Shtyrov, Y. & Pulvermüller, F. (2002). Memory traces for inflectional affixes as shown by mismatch negativity. *European Journal of Neuroscience, 15(6)*, 1085-1091.

Shtyrov, Y., Hauk, O. & Pulvermüller, F. (2004). Distributed neuronal networks for encoding category-specific semantic information: the mismatch negativity to action words. *European Journal of Neuroscience, 19(4)*, 1083-1092.

Signorini, M. & Volpato, C. (2006). Action fluency in Parkinson's disease: a follow-up study. *Movement Disorders, 21(4),* 467-472.

Silveri, M. & di Betta, A. (1997). Noun-verb dissociations in brain-damaged patients: Further evidence. *Neurocase, 3,* 477-488.

Silveri, M.C., Salvigni, B.M., Cappa, A., della Vedova, C. & Puopolo, M. (2003). Impairment of verb processing in frontal variant-frontotemporal dementia: a dysexecutive symptom. *Dement Geriatr Cogn Disord, 16(4)*, 296-300.

Singer Harris, N., Bellugi, U., Bates, E., Jones, W. & Rossen, M. (1997). Contrasting profiles of language development in children with Williams and Down Syndromes. Special issue on Origins of Communication Disorders. *Developmental Neuropsychology, 13(3),* 345-370.

Singer, M.A. & Goldin-Meadiw, S. (2005). Children learn when their teacher's gestures and speech differ. *Psychological Science, 16(2),* 85-89.

Sochurkova, D., Rektor, I., Jurak, P. & Stancak, A. (2006). Intracerebral recording of cortical activity related to self-paced voluntary movements: a Bereitschaftspotential and event-related desynchronization/synchronization. SEEG study. *Experimental Brain Research.*

Soderfeldt, B., Ingvar, M., Ronnberg, J., Eriksson, L., Serrander, M. & Stoneelanger, S. (1997). Signed and spoken language perception studied by positron emission tomography. *Neurology*, *49*, 822-87.

Sonntag, C.F. (1921). The comparative anatomy of the koala (*Phascolarctos cinereus*) and vulpine phalanger (*Trichosurus vulpecula*). *Proc. Zool. Soc. Lond., 39*, 547-577.

Spicer, K. B., Brown, C. G. & Gorell, J. M. (1994). Lexical decision in Parkinson disease: lack of evidence for generalized bradyphrenia. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 16(3),* 457-471.

Stern, Y., Richards, M., Sano, M. & Mayeux, R. (1993). Comparison of cognitive changes in patients with Alzheimer's and Parkinson's disease. *Archives of Neurology, 50(10),* 1040-1045.

Strafella, A. P. & Paus, T. (2000). Modulation of cortical excitability during action observation: a transcranial magnetic stimulation study. *Neuroreport, 11(10)*, 2289-2292.

Stromswold, K., Caplan, D., Alpert, N. & Rausch, S. (1996). Localization of syntactic comprehension by positron emission tomography. *Brain and Language, 52(3),* 452-473.

Stroop, J.R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology, 12,* 643-662.

Studdert-Kennedy, M. (2000). Evolutionary implications of the particulate principle: Imitation and the dissociation of phonetic form from semantic function. In Knight, C., Hurford J.R. & Studdert-Kennedy, M. (Eds), The Evolutionary Emergence of Language: Social Function and the Origins of Linguistic Form, Cambridge: Cambridge University Press.

Suddendorf, T. & Corballis, M. C. (1997). Mental time travel and the evolution of the human mind. *Genetic, Social, and General Psychology Monographs, 123,* 133-167.

Suzuki, A., Hoshino, T., Shigemasu, K. & Kawamura, M. (2006). Disgust-specific impairment of facial expression recognition in Parkinson's disease. *Brain, 129(3)*, 707-717.

Taglialatela, J.P., Cantalupo, C. & Hopkins, W.D. (2006). Gesture handedness predicts asymmetry in the chimpanzee inferior frontal gyrus. *Neuroreport, 17(9),* 923-927.

Tai, Y.F., Scherfler, C., Brooks, D.J., Sawamoto, N. & Castiello, U. (2004). The human premotor cortex is 'mirror' only for biological actions. Current Biology, 14(2), *117-120.*

Taira, M., Mine, S., Georgopoulos, A.P., Murata, A. & Sakata, H. (1990). Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movements. *Experimental Brain Research*, *83*, 29-36.

Talairach, J. & Tournoux, P. (1988). Co planar stereotaxic atlas of the human brain, New York Thieme

Tamas, L.B. & Shibasaki, H. (1985). Cortical potentials associated with movement: a review. *Journal of Clinical Neurophysiology, 2(2)*, 157-171.

Tanner, J.E. & Byrne, R.W. (1996). Representation of action through iconic gesture in a captive lowland gorilla. *Current Anthropology, 37*, 162-73.

Tardif, T. (1996). Nouns are not always learned before verbs: Evidence from Mandarin speakers' early vocabularies. *Developmental Psychology, 32(3)*, 492-504.

Tardif, T., Gelman, S.A. & Xu, E. (1999). Putting the "noun bias" in context: A comparison of English and Mandarin. *Child Development, 70(3),* 620-635.

Tardif, T., Shatz, M. & Naigles, L. (1997). Caregiver speech and children's use of nouns versus verbs: A comparison of English, Italian, and Mandarin. *Journal of Child Language, 24,* 535-565.

Tarkka, I.M. (1994). Electrical source localization of human movement-related cortical potentials. *International Journal of Psychophysiology, 16(1)*, 81-88.

Tarr, M.J. & Gauthier, I. (2000) FFA: a flexible fusiform area for subordinatelevel visual processing automatized by expertise. *Nature Neuroscience, 3*, 764-769.

Taylor, A.E., Saint-Cyr, J. A. & Lang, A.E. (1987). Parkinson's disease. Cognitive changes in relation to treatment response. *Brain, 110(1),* 35-51.

Tecce, J.J. (1972). Contingent negative variation (CNV) and psychological processes in man. *Psychological Bulletin, 77(2)*, 73-108.

Tecce, J.J. & Cattanach, L. (1993). Contingent negative variation (CNV). In E. Neidermeyer & R. Lopes da Silva (Eds.), Electroencephalography: Basic principles, clinical applications, and related .elds (pp. 887–910). Baltimore: Williams & Wilkins.

Terrace, H.S., Petitto, L.A., Sanders, R.J. & Bever, T.G. (1979). Can an ape create a sentence? *Science, 206,* 891-902.

Tettamanti M., Buccino, G., Saccuman, M.C., Gallese, V., Danna, M., Scifo, P., Fazio, F., Rizzolatti, G., Cappa, S.F. & Perani, D. (2005). Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits. *Journal of Cognitive Neurosci*ence, *17*, 273-281.

Thal, D. & Bates, E. (1988). Language and gesture in late talkers. *Journal of Speech and Hearing Research, 31(1)*, 115-123.

Thal, D. & Tobias, S. (1994). Relationships between language and gesture in normally developing and late-talking toddlers. *Journal of Speech and Hearing Research, 37(1),* 157-170.

Théoret, H., Halligan, E., Kobayashi, M., Merabet, L. & Pascual-Leone, A. (2004). Unconscious modulation of motor cortex excitability revealed with transcranial magnetic stimulation. *Experimental Brain Research, 155(2)*, 261-264.

Thorndyke, E.L. (1898). Animal intelligence: An experimental study of the associative process in animals. *Psychological Review and Monography, 2*, 551-553.

Tokimura, H., Tokimura, Y., Oliviero, A., Asakura, T. & Rothwell, J.C. (1996). Speech-induced changes in corticospinal excitability. *Annals of Neurology, 40(4),* 628-639.

Tomasello, M., Davis-Dasilva, M., Camak, L. & Bard, K. (1987). Observational learning of tool use by young chimpanzees. *Human Evolution, 2*, 175-185.

Tomasello, M. & Kruger, A. C. (1992). Joint attention on actions: acquiring verbs in ostensive and non-ostensive contexts. *Journal of Child Language, 19(2),* 311-333.

Tomasello, M., Savage-Rumbaugh, S. & Kruger, A.C. (1993a) Imitative learning of actions on objects by children, chimpanzees, and enculturated chimpanzees. *Child Development, 34(6)*, 1688-1705.

Tomasello, M., Kruger, A.C. & Ratner, H.H. (1993b). Cultural Learning. *Behavioral and Brain Sciences*, *16*, 495-552..

Tomasello, M. & Call, J. (1997). Primate Cognition, Oxford University Press.

Tomasello, M., Call, J., Warren, J., Frost, G., Carpenter, M. & Nagell, K. (1997). The ontogeny of chimpanzee gestural signals: A comparison across groups and generations. *Evolution of Communication, 1*, 223-259.

Tooby, J. & DeVore, I. (1987). The reconstruction of hominid evolution through strategic modeling. In W. G. Kinzey (Ed.), The evolution of human behavior: Primate models. Albany, NY: SUNY Press.

Tranel, D., Adolphs, R., Damasio, H. & Damasio, A.R. (2001). A neural basis for the retrieval of action words. *Cognitive Neuropsychology* , *18*, 655-674.

Tranel, D., Martin, C., Damasio, H., Grabowski, T.J. & Hichwa, R. (2005). Effects of noun-verb homonymy on the neural correlates of naming concrete entities and actions. *Brain and Language, 92(3),* 288-299.

Troster, A.I., Stalp, L.D., Paolo, A.M., Fields, J.A. & Koller, W.C. (1995). Neuropsychological impairment in Parkinson's disease with and without depression. *Archives of Neurology, 52(12),* 1164-1169.

Tsapkini, K., Jarema, G. & Kehayia, E. (2002). Regularity revisited: evidence from lexical access of verbs and nouns in Greek. *Brain and Language, 81(1-3),* 103-119.

Turner, J.E., Valentine, T. & Ellis, A.W. (1998). Contrasting effects of age of acquisition and word frequency on auditory and visual lexical decision. *Memory & Cognition, 26*(6), 1282-1291.

Turner, R.S., Grafton, S.T., McIntosh, A.R., DeLong, M.R. & Hoffman, J.M. (2003). The functional anatomy of parkinsonian bradykinesia. *Neuroimage, 19(1)*, 163-179.

Tyler, L.K. & Moss, H.E. (2001a). Towards a distributed account of conceptual knowledge. Trends in Cognitive Sciences, 5, 244-252.

Tyler, L.K., Russell, R., Fadili, J. & Moss, H.E. (2001b). The neural representation of nouns and verbs: PET studies. Brain, 124(8), 1619-1634.

Tyler, L.K., Bright, P., Fletcher, P. & Stamatakis, E.A. (2004). Neural processing of nouns and verbs: the role of inflectional morphology. *Neuropsychologia, 42(4),* 512-523.

Uc, E.Y., Rizzo, M., Anderson, S.W., Qian, S., Rodnitzky, R.L. & Dawson, J.D. (2005). Visual dysfunction in Parkinson disease without dementia. *Neurology, 65(12)*, 1907-1913.

Umiltà, M.A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C. &Rizzolatti, G. (2001). I know what you are doing: A neurophysiologycal study. *Neuron, 32*, 91-101.

Ungerleider, L.G. & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In Ingle, D. J., Goodale, M. A. & Mansfield, R. J. (Eds.), Analysis of visual behavior (pp.549-586). Cambridge, MA: MIT Press.

Uozumi, T., Tamagawa, A., Hashimoto, T. & Tsuji, S. (2004). Motor hand representation in cortical area 44. *Neurology, 62(5)*, 757-761.

Van Oostende, S., Van Hecke, P., Sunaert, S., Nuttin, B. & Marchal, G. (1997). FMRI studies of the supplementary motor area and the premotor cortex. *Neuroimage, 6(3)*, 181-190.

Vargha-Khadem, F., Watkins, K., Alcock, K., Fletcher, P. & Passingham, R. (1995). Praxic and nonverbal cognitive deficits in a large family with a genetically transmitted speech and language disorder. *Proceedings of the National Adacemy Sciences USA, 92(3),* 930-933.

Vargha-Khadem, F., Watkins, K., Price, C. J., Ashburner, J., Alcock, K. J., Connelly, A., Frackowiak, R. S., Friston, K. J., Pembrey, M. E. et al. (1998). Neural basis of an inherited speech and language disorder. *Proceedings of the National Adacemy Sciences USA, 95(21),* 12695-12700.

Vauclair, J. (2004). Lateralization of communicative signals in nonhuman primates and the hypothesis of the gestural origin of language. *Interaction Studies. Social Behaviour and Communication in Biological and Artificial Systems*, *5*, 363-384.

Vidal, F., Bonnet, M. &Macar, F. (1991). Programming response duration in a precueing reaction time paradigm, *Journal of Motor Behaviour, 23*, 226.

Vigliocco, G., Warren, J., Siri, S., Arciuli, J., Scott, S. & Wise, R. (2006). The role of semantics and grammatical class in the neural representation of words. *Cerebral Cortex*.

Vinson, D.P. & Vigliocco, G. (2002). A semantic analysis of grammatical class impairments: semantic representations of object nouns, action nouns, and action verbs. *Journal of Neurolinguistics, 15*, 317-351.

von Bonin, G. & Bailey, P. (1947). The Neocortex of *Macaca mulatta*. University of Illinois Press, Urbana.

Vriezen, E.R., Moscovitch, M. & Bellos, S.A. (1995). Priming effects in semantic classification tasks. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition, 21,* 933-946.

Walsh, V. & Cowey, A. (2000). Transcranial magnetic stimulation and cognitive neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience, 1*, 73-79.

Walter, W.G., Cooper, R., Aldridge, V.J., McCallum, W.C. & Winter, A.L. (1964). Contingent Negative Variation: an electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. *Nature, 203*, 280-284.

Warburton, E., Wise, R.J., Price, C.J., Weiller, C., Hadar, U., Ramsay, S. & Frackowiak, R.S. (1996). Noun and verb retrieval by normal subjects. Studies with PET. *Brain, 119(1)*, 159-179.

Warrington, E.K. & McCarthy, R.A. (1983). Category specific access dysphasia. *Brain*, *106*, 859-878.

Warrington, E.K. & Shallice, T. (1984). Category specific semantic impairments. Brain*, 829-854.*

Warrington, E.K. & McCarthy, R.A. (1987). Categories of knowledge: further fractionation and an attempted integration. *Brain*, *110*, 1273-1296.

Waters, G.S. & Fouts, R.S. (2002). Sympathetic mouth movements accompanying fine motor movements in chimpanzees (Pan troglodytes) with implications toward the evolution of language. *Neurological Resort, 24*, 174-180.

Watkins, K.E., Dronkers, N.F. & Vargha-Khadem, F. (2002). Behavioural analysis of an inherited speech and language disorder: comparison with acquired aphasia. *Brain, 125(3),* 452-464.

Watkins, K.E., Strafella, A.P. & Paus, T. (2003). Seeing and hearing speech excites the motor system involved in speech production. *Neuropsychologia, 41(8),* 989-994.

Watkins, K.E. & Paus, T. (2004). Modulation of motor excitability during speech perception: the role of Broca's area. *Journal of Cognitive Neuroscience, 16(6),* 978-987.

Weerts, T.C. & Lang, P.J. (1973). The effects of eye fixation and stimulus and response location on the contingent negative variation (CNV). *Biological Psychology, 1(1)*, 1-19.

Weilke, F., Spiegel, S., Boecker, H., von Einsiedel, H.G., Conrad, B., Schwaiger, M. & Erhard, P. (2001). Time-resolved fMRI of activation patterns in M1 and SMA during complex voluntary movement. *Journal of Neurophysiology, 85(5),* 1858-1863.

Weinrich, M. & Wise, S.P. (1982). The premotor cortex of the monkey. *Journal of Neuroscience, 2(9)*, 1329-1345.

Weinrich, M., Wise, S.P. & Mauritz, K.H. (1984). A neurophysiological study of the premotor cortex in the rhesus monkey. *Brain, 107(2),* 385-414.

Weissengruber, G.E., Forstenpointner, G., Peters, G., Kübber-Heiss, A. & Fitch, W.T. (2002). Hyoid apparatus and pharynx in the lion (*Panthera leo*), jaguar (*Panthera onca*), tiger (*Panthera tigris*), cheetah (*Acinonyx jubatus*), and domestic cat (*Felis silvestris f. catus*). *J. Anat. (London) 201*, 195-209.

Wernicke, C. (1874). Der aphasische Symptomenkomplex. Breslau: Cohen and We&art.

Wessel, K., Zeffiro, T., Toro, C. & Hallett, M. (1997). Self-paced versus metronome-paced finger movements. A positron emission tomography study. *Journal of Neuroimaging, 7(3)*, 145-151.

Wheaton, L.A., Shibasaki, H. & Hallett, M. (2005a). Temporal activation pattern of parietal and premotor areas related to praxis movements. *Clinical Neurophysiology, 116(5)*, 1201-1212.

Wheaton, L.A., Nolte, G., Bohlhalter, S., Fridman, E. & Hallett, M. (2005b). Synchronization of parietal and premotor areas during preparation and execution of praxis hand movements. *Clinical Neurophysiology, 116(6)*, 1382-1390.

Wiese, H, Stude, P., Nebel, K., de Greiff, A., Forsting, M., Diener, H.C. & Keidel, M. (2004). Movement preparation in self-initiated versus externally triggered movements: an event-related fMRI-study. *Neuroscience Letters, 371(2-3),* 220-225.

Wildgruber, D., Erb, M., Klose, U. & Grodd, W. (1997). Sequential activation of supplementary motor area and primary motor cortex during self-paced finger movement in human evaluated by functional MRI. *Neuroscience Letters, 227(3)*, 161-164.

Williams, J.H., Whiten, A., Suddendorf, T. & Perrett, D.I. (2001). Imitation, mirror neurons and autism. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 25(4),* 387-295.

Williams, D., Tijssen, M., van Bruggen, G., Bosch, A., Insola, A., Di Lazzaro, V., Mazzone, P., Oliviero, A., Quartarone, A., Speelman, H. & Brown, P. (2002). Dopamine-dependent changes in the functional connectivity between basal ganglia and cerebral cortex in humans. *Brain, 125*, 1558-1569.

Williams, J.H., Waiter, G.D., Gilchrist, A., Perrett, D.I., Murray, A.D. & Whiten, A. (2006). Neural mechanisms of imitation and 'mirror neuron' functioning in autistic spectrum disorder. *Neuropsychologia, 44(4),* 610-621.

Wilson, S.M., Saygin, A.P., Sereno, M.I. & Iacoboni, M. (2004). Listening to speech activates motor areas involved in speech production. *Nature Neuroscience, 7(7),* 701-702.

Wood, B. & Collard, M. (1999). The human genus. *Science, 284*, 65-71.

Wylie, S.A. & Stout, J.C. (2002). Enhanced negative priming in Parkinson's disease. *Neuropsychology, 16(2)*, 242-250.

Yahagi, S. & Kasai, T. (1999). Facilitation of motor evoked potentials (MEPs) in first dorsal interosseous (FDI) muscle is dependent on different motor images. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 109(5)*, 409-417.

Yokoyama, S., Miyamoto, T., Riera, J., Kim, J., Akitsuki, Y., Iwata, K., Yoshimoto, K., Horie, K., Sato, S. & Kawashima, R. (2006). Cortical mechanisms involved in the processing of verbs: an fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience, 18(8),* 1304-1313.

Yoshimura, N. & Kawamura, M. (2005). Impairment of social cognition in Parkinson's disease. *No To Shinkei, 57(2)*, 107-113.

Zaidel, E. (1983). A response to Gazzaniga. Language in the right hemisphere, convergent perspectives. *American Psychology, 38(5)*, 542-546.

Zevin, J.D. & Seidenberg, M.S. (2002). Age of acquisition effects in word reading and other tasks. *Journal of Memory and Language, 47*, 1-29.

Zhang, J., Webb, D.M. & Podlaha, O. (2002). Accelerated protein evolution and origins of human-specific features: Foxp2 as an example. *Genetics, 162(4),* 1825-1835.

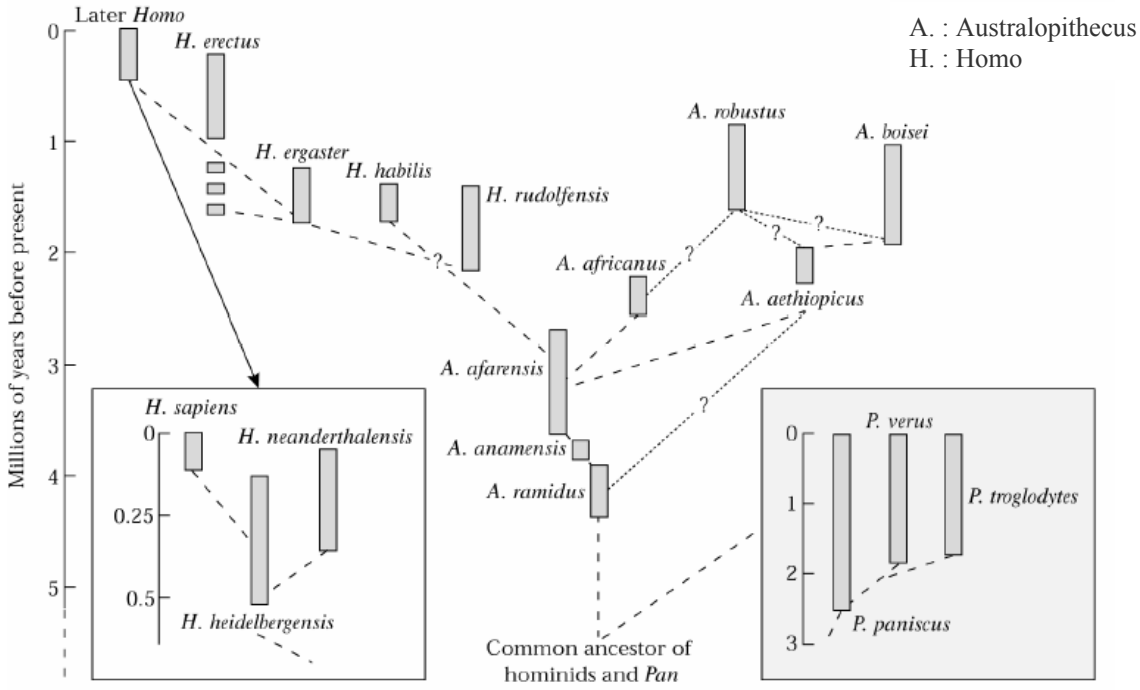
Zingeser, L. & Berndt, R. (1988). Grammatical class and context effects in a case of pure anomia: Implications for models of language production. *Cognitive Neuropsychology, 5,* 473-516.

Zingeser, L. & Berndt, R. (1990). Retrieval of nouns and verbs in agrammatism and aphasia. *Brain and Language, 39,* 14-32.

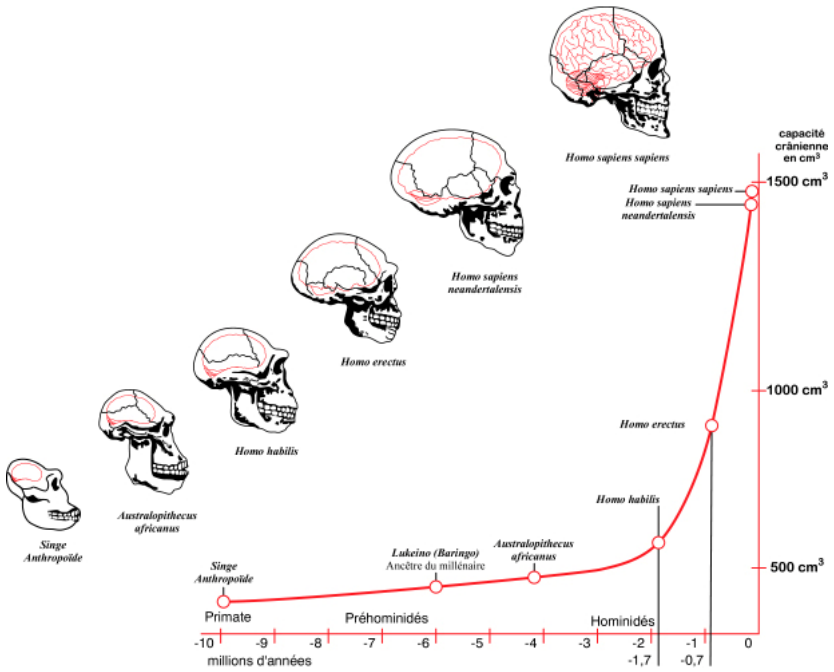
Zuberbuhler, K., Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1999). Conceptual semantics in a nonhuman primate *Journal of Comparative Psychology, 113*, 33-42.

ANNEXE 1 : Evolution de la lignée humaine

A. Schéma d'évolution des hominidés



B. Développement de la taille du cerveau chez *Homo*



ANNEXE 2 : Effets d'AdA sur la reconnaissance des noms concrets et des verbes d'action chez les sujets sains (Etude 1)

A. Estimations subjectives d'AdA et d'imageabilité

A.1. Matériel et méthodes

A.1.1. Participants

Vingt-cinq volontaires (d'âge compris entre 19 et 28 ans ; âge moyen = 23 ans) ont participé aux évaluations d'AdA et vingt-deux (d'âge compris entre 18 et 26 ans ; âge moyen = 22 ans) aux évaluations d'imageabilité. Tous les participants étaient de langue maternelle française et avaient une vision normale ou corrigée.

A.1.2. Stimuli

Trois cent six mots (153 verbes et 153 noms) ont été sélectionnés dans la base de données lexicale française « Lexique » (New, Pallier, Ferrand & Matos, 2001). Les verbes, utilisés sous leur forme infinitive, désignaient des actions effectuées par les bras (ou les mains), les jambes ou la bouche. Les noms, utilisés au singulier, se référaient à des entités concrètes mais non manipulables (cf. Annexe 2.B pour la liste complète des stimuli). Les mots pouvant être utilisés à la fois comme noms et verbes dans la langue française ont été exclus de la sélection. Les stimuli étaient appariés un à un sur plusieurs variables lexicales pertinentes, telles que la fréquence d'occurrence des mots, les nombres de lettres et la fréquence des bigrammes et des trigrammes (Tableau 2.A.1).

	NOMS	VERBES	ANOVA (par items)
FQ	9.19	9.35	[F (1,304) = .010; p = ns]
LETT	6.34	6.434	**********
BIGR	3875	4268	[F (1,304) = 2.915; p = ns]
TRIG	543	534	[F (1,304) = .024; p = ns]

Tableau 2.A.1 : Valeurs moyennes de fréquence d'occurrence (FQ), du nombre de lettres (LETT), et de fréquence des bigrammes (BIGR) et des trigrammes (TRIG) pour les 153 noms concrets et les 153 verbes d'action. Les analyses de variances (ANOVAs) par items sont reportées.

A.1.3. Procédure

En accord avec la procédure de Gilhooly et Logie (1980), les participants devaient estimer l'âge auquel ils pensaient avoir appris le sens des mots proposés sur une échelle en sept points (où 1 = [0-2 ans], 2 = [2-3 ans], etc., et 7 = [au-delà de 13 ans]). Les estimations d'imageabilité consistaient à évaluer la facilité avec laquelle chaque mot permettait d'évoquer une image mentale. Cette évaluation était également réalisée en sept points (où 0 = impossible de générer une image mentale et 6 = très facile de générer une image mentale). L'ensemble des 306 mots de la liste était présenté

en livrets de quatre pages, les stimuli étant organisés de manière randomisée et différente pour chaque participant.

A.2. Résultats

Les scores d'AdA et d'imageabilité ont été calculés pour chaque item en moyennant les données recueillies pour tous les participants. Le tableau 2.A.2 présente les résultats pour les deux catégories de mots. Les données montrent que les participants ont estimé que le sens des verbes d'action était appris plus tôt et que ces verbes étaient moins imageables que les noms concrets. Des analyses de variance (ANOVA) par items ont révélé des différences significatives entre les catégories de mots pour les deux variables évaluées.

	Noms	Verbes	ANOVA (par items)
Fréquence d'occurrence	9.19	9.35	[F (1,304) = .010 ; p = ns]
AdA	4.24	3.83	[F (1,304) = 8.403 ; p = .004]
Imageabilité	4.8	4.0	[F (1,304) = 83.88; p < .0001]

Tableau 2.A.2 : Valeurs moyennes de fréquence d'occurrence, et d'AdA et imageabilité estimés subjectivement pour l'ensemble des 306 noms concrets et verbes d'action.

Sur la base de ces estimations subjectives, nous avons ensuite sélectionné, parmi la liste initiale des 306 mots, un sous-ensemble de mots cibles composé de 60 (2*30) verbes d'action et 60 (2*30) noms concrets acquis précocement (score moyen d'AdA < 4) et tardivement (score moyen d'AdA > 4), et pour lesquels la fréquence d'occurrence et l'imageabilité étaient contrôlées (cf. Tableau 2.A.3.a). La liste initiale des 306 mots différant considérablement en termes d'AdA et d'imageabilité, ces variables n'ont pu être appariées entre les deux groupes de mots (verbes vs. noms), mais seulement à l'intérieur de chaque groupe (verbes appris précocement vs. tardivement, et noms appris précocement vs. tardivement). Ceci n'était cependant pas problématique, puisque nous cherchions à analyser les différences potentielles d'effets d'AdA (différence de temps de réponse moyens entre items précoces et tardifs) entre les deux groupes de mots.

Les mêmes groupes de mots cibles ont également été analysés en fonction de leur fréquence d'occurrence (basse vs. haute fréquence ; Tableau 2.A.3.b), afin de s'assurer que des variables de surface telles que la terminaison quasi-systématique des verbes en « -er » dans la langue française ne permettent pas de distinguer les deux groupes de mots avant tout traitement lexical proprement dit. Des effets comparables de fréquence d'occurrence sur les temps de réponse pour les verbes et les noms permettraient ainsi d'écarter cette alternative. Le sous-ensemble de mots cibles de basse et haute fréquence n'ayant toutefois pu être apparié que sur certaines variables lexicales, nous avons dû sélectionner un sous-ensemble supplémentaire de 152 mots contrôles de basse et haute fréquence appariés sur toutes les variables, exceptées la fréquence d'occurrence et la fréquence des lemmes (Tableau 2.A.3.c).

(a) 2*60 mots cibles

NOMS	**AdA**	FQ	LEM	IMAG	LETT	BIGR	TRIG	SYLL
Précoces (n=30)	**3.71**	5.07	9	4.92	6.26	3617	533	2
Tardifs (n=30)	**5.02**	5.07	8	4.62	6.06	3931	609	2
Statistiques	**[F(1,58) =107.68; p < .0001]**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
VERBES	**AdA**	FQ	LEM	IMAG	LETT	BIGR	TRIG	SYLL
Précoces (n=30)	**3.03**	5.02	34.71	4.23	6.66	3711	496	2.37
Tardifs (n=30)	**4.54**	4.7	42	4.08	6.13	4675	470	2
Statistiques	**[F(1,58) = 98.39; p < .0001]**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

(b) 2*60 mots cibles regroupés en fonction de la fréquence d'occurrence

NOMS	AdA	**FQ**	**LEM**	IMAG	**LETT**	**BIGR**	**TRIG**	SYLL
Basse (n=30)	4.39	**1.34**	**2.89**	4.85	**5.86**	**3023**	**316**	2.1
Haute (n=30)	4.34	**8.79**	**13.81**	4.68	**6.46**	**4524**	**825**	2
Statistiques	ns	**[F(1,58) = 55.94; p < .0001]**	**[F(1,58) = 39.60; p < .0001]**	ns	**[F(1,58) = 6.40; p = .0141]**	**[F(1,58) = 63.87; p = .0142]**	**[F(1,58) = 10.59; p = .0019]**	ns
VERBES	AdA	**FQ**	**LEM**	IMAG	LETT	BIGR	TRIG	SYLL
Basse (n=30)	4	**1.44**	**19.13**	4.17	6.46	4004	449	2.26
Haute (n=30)	3.56	**8.27**	**57.90**	4.14	6.33	4381	515	2.3
Statistiques	ns	**[F(1,58) = 56.63; p < .0001]**	**[F(1,58) = 11.97; p = .0011]**	ns	ns	ns	ns	ns

(c) 152 mots contrôles

NOMS	AdA	**FQ**	**LEM**	IMAG	LETT	BIGR	TRIG	SYLL
Basse (n=38)	3.6	**2.5**	**4.8**	5.2	6.3	4036	631	2
Haute (n=38)	3.6	**13.2**	**19.8**	5.2	6.7	4229	586	2
Statistiques	ns	**[F(1,74) = 125.95; p < .0001]**	**[F(1,74) = 65.52; p < .0001]**	ns	ns	ns	ns	ns
VERBES	AdA	**FQ**	LEM	IMAG	LETT	BIGR	TRIG	SYLL
Basse (n=38)	3.7	**2.5**	**24**	4.1	6.4	3877	390	2.3
Haute (n=38)	3.5	**12.6**	**72.4**	4.1	6.6	4263	507	2.2
Statistiques	ns	**[F(1,74) = 53.65; p < .0001]**	**[F(1,74) = 21.39; p < .0001]**	ns	ns	ns	ns	ns

Tableau 2.A.3: Valeurs moyennes d'AdA, de fréquence d'occurrence (FQ), de fréquence des lemmes (LEM), d'imageabilité, (IMAG), du nombre de lettres (LETT), de fréquence des bigrammes (BIGR) et des trigrammes (TRIG) et du nombre de syllabes (SYLL) pour les noms concrets et les verbes d'action (a) appris à des âges différents (précoces vs. tardifs), (b) et (c) avec des fréquences d'occurrence différentes (basse vs. haute fréquence).

B. Liste des stimuli de l'expérience 1

B.1. Liste des 306 mots et 306 pseudo-mots

L	NOMS	VERBES	PSEUDO-NOMS	PSEUDO-VERBES
5	igloo	mixer	huige	gamir
5	koala	skier	bleur	holer
5	panda	râper	frore	noper
5	poney	saler	pruie	reler
5	kayak	peler	crien	saner
5	canoë	ramer	terle	buire
5	héron	polir	herre	édire
5	bison	gober	arble	lager
5	hibou	téter	lirge	fater
5	zèbre	rayer	fampe	cruer
5	guêpe	orner	lable	jamer
5	hotte	cirer	rilet	pâler
5	algue	épier	glage	gorer
5	cèdre	vêtir	nacte	géser
5	mulet	baver	cripe	liper
5	ruche	scier	juits	matir
5	préau	trier	logne	saxer
5	totem	semer	torte	jover
5	hêtre	tâter	ditre	voger
5	arène	salir	jupin	sacer
5	bahut	viser	sarop	arter
5	hutte	raser	morie	yider
5	ravin	jurer	tarpe	urser
5	fusée	nager	navot	pider
5	évier	vomir	orige	béner
5	sapin	plier	gelou	juser
5	aigle	bâtir	goigt	doger
5	dalle	vider	lapan	tonir
5	asile	taper	dumet	senir
5	autel	fumer	norps	turer
5	wagon	prier	omier	boser
5	nuage	noter	icéan	ficer
5	avion	jeter	fadge	fuler
5	vague	poser	écrat	diter
5	forêt	tirer	piace	miler
6	tatami	saucer	marson	ataler
6	mûrier	vernir	sanard	banter
6	otarie	sucrer	oction	menter
6	baobab	hacher	frayon	mirier
6	bélier	plumer	foupée	purier
6	canyon	visser	madeau	roumer
6	podium	bêcher	hareau	invier
6	dolmen	pomper	flacin	ligrer
6	gradin	épiler	pitrie	étiter
6	frelon	trouer	dillet	lucher
6	dindon	hocher	choton	fâchir
6	guenon	gommer	valipe	abuler
6	girafe	racler	praise	fruser
6	flocon	masser	chaile	ariser

L	NOMS	VERBES	PSEUDO-NOMS	PSEUDO-VERBES
6	rosier	valser	acorce	perger
6	requin	broder	balion	goster
6	lichen	broyer	bolgie	culler
6	arcade	clouer	rasque	senhir
6	écluse	pétrir	énimal	priter
6	limace	gifler	hideau	cenner
6	vipère	rincer	rigule	banner
6	bécane	mâcher	fallon	croser
6	hublot	forger	chivre	nirrer
6	donjon	pincer	saulon	vibler
6	cagibi	palper	offine	jacher
6	volcan	ramper	basoir	cogrer
6	caveau	tordre	truipe	ponger
6	casier	copier	havoir	horter
6	pelage	tisser	culipe	réguer
6	poutre	frémir	calace	aboler
6	toison	gravir	argont	vasser
6	auvent	lécher	crucre	ibimer
6	chalet	hisser	malier	tusser
6	pilier	fendre	phique	jettre
6	hélice	cogner	foltre	sinner
6	jument	animer	toirte	pyrger
6	flaque	pendre	frecas	codrer
6	étable	bondir	aperon	filuer
6	virage	manier	barine	mendre
6	hangar	agiter	finure	morler
6	lavabo	mordre	dumier	zondre
6	gibier	verser	murbre	pécrer
6	manège	guider	restin	kartir
6	porche	percer	sulsis	pipuer
6	dragon	tracer	capion	tarcir
6	tunnel	remuer	savade	tauver
6	cochon	signer	pavate	gerder
6	foudre	saluer	huntre	burcer
6	mairie	avaler	curnet	chérer
6	mouton	briser	tanier	druper
6	buffet	imiter	pavier	moluer
6	refuge	opérer	manais	durcer
6	cirque	surgir	pulote	acumer
6	cabine	casser	podale	sablir
6	palier	livrer	perdon	mituer
6	grange	fermer	beuton	tormer
6	trésor	placer	vesnis	rainer
6	avenue	sauter	narvis	glaper
6	banque	offrir	tétone	blacer
6	vapeur	battre	garale	gafler
6	palais	ouvrir	biteau	hagner
6	désert	servir	ferger	frêler
6	jardin	manger	sollon	jauler

L	NOMS	VERBES	PSEUDO-NOMS	PSEUDO-VERBES
7	plumage	ficeler	terpent	atertir
7	arbuste	jongler	rablier	meturer
7	oranger	piloter	poissin	vicorer
7	bosquet	griffer	ampoude	laigner
7	terrier	faucher	trapeau	faibler
7	gorille	démolir	ploison	groquer
7	terrier	faucher	trapeau	faibler
7	gorille	démolir	ploison	groquer
7	corbeau	arroser	roignet	veindre
7	barreau	aspirer	plonthe	jonfler
7	chameau	balayer	chargon	meufler
7	étagère	dévorer	sournil	sombler
7	caverne	frotter	grivier	duceler
7	pommier	gratter	pelucre	ralever
7	estrade	cracher	vorchon	grander
7	pelouse	pencher	roupine	envagir
7	buisson	creuser	mentier	adoucer
7	bordure	grimper	cadaire	dariger
7	parquet	secouer	firgule	provoir
7	tombeau	planter	forsure	pruiner
7	prairie	plonger	paragis	épouler
7	auberge	réparer	guitale	empiter
7	vitrine	allumer	boucron	allatir
7	panneau	appuyer	commole	paliver
7	grenier	peindre	apinard	croiver
7	colline	remplir	richier	agnorer
7	armoire	chanter	trioche	nivoler
7	atelier	pousser	cuprice	épauter
7	rivière	pleurer	narteau	tricrer
7	hôpital	glisser	écrarpe	churmer
7	château	marcher	jaricot	alonner
8	banquise	colorier	partable	tranchir
8	penderie	bricoler	brocoure	vrancher
8	rambarde	astiquer	roidelle	ventiter
8	escargot	cuisiner	marlotte	déranner
8	alouette	labourer	riscotte	orgonner
8	cerisier	tricoter	prottoir	cabiller
8	peuplier	fouetter	ascalier	nettoler
8	roulotte	découper	jantalon	enventer
8	carriole	enterrer	toilotte	acrorder
8	corridor	déchirer	dambière	dépaster
8	éléphant	repasser	fanteuil	cisputer
8	vaisseau	balancer	tribinal	accupter
8	muraille	nettoyer	bamelier	ricoster
8	moquette	attraper	merasier	aspenter
8	grillage	caresser	plincher	docupler
8	ruisseau	trembler	nunuphar	tespirer
8	fontaine	promener	noinette	enspirer
8	véhicule	arracher	partille	cleuvoir
8	bâtiment	savonner	mouchour	vartiner
8	montagne	utiliser	aquateur	ralensir

L	NOMS	VERBES	PSEUDO-NOMS	PSEUDO-VERBES
9	moustique	sautiller	routeille	boumettre
9	chaumière	escalader	envoloppe	trépusser
9	rossignol	sursauter	gerviette	nommander
9	étincelle	suspendre	crauffage	perturger
9	baignoire	accrocher	confilure	rindonner
9	carrefour	embrasser	lasquette	pertifier

*B.2. Liste des 2*60 noms concrets et verbes d'action en fonction de l'AdA*

(a) Mots précoces

NOMS	AdA	VERBES	AdA
algue	4	accrocher	3.2
alouette	4.04	allumer	2.68
bâtiment	4.2	appuyer	2.6
bordure	4.08	aspirer	3.68
cabine	3.92	balancer	3
casier	4.08	baver	2.32
caverne	3.72	bricoler	3.56
cerisier	4.04	clouer	3.64
dindon	4.08	cogner	3.52
étable	3.92	colorier	1.84
étagère	3.92	copier	3.48
flocon	3.16	découper	2.96
grenier	3.6	fermer	1.88
hélice	4.12	frotter	3.12
hibou	2.76	gifler	3.56
hotte	3.12	gommer	2.68
igloo	3.6	gratter	2.8
koala	4.04	griffer	2.6
limace	3.08	lécher	2.48
mairie	4.2	mâcher	2.72
moquette	3.12	nager	2.44
panda	3.32	nettoyer	3.2
panneau	3.24	pincer	2.44
prairie	3.6	remuer	3.48
préau	3.16	réparer	3.52
rosier	4.08	rincer	3.4
ruche	3.92	saler	3.68
vaisseau	3.8	savonner	3.2
vipère	3.76	téter	3.68
virage	3.76	trembler	3.48

(b) Mots tardifs

NOMS	AdA	VERBES	AdA
auberge	4.8	agiter	3.76
baobab	6	saucer	4.92
barreau	4.44	bêcher	5.48
bécane	5.56	briser	4.48
bélier	4.68	démolir	3.72
buffet	4.6	enterrer	4
canoë	4.96	épiler	6.04
avenue	4.8	escalader	4.08
cèdre	6.6	faucher	5.64
chalet	4.36	fouetter	4.72
dalle	5.8	hocher	4.76
donjon	4.56	jongler	3.84
estrade	5	masser	4.72
évier	4.32	noter	4.08
gradin	4.96	opérer	3.88
hangar	5	peler	5.16
hublot	5.36	pendre	4.4
hutte	5.08	pétrir	5.68
kayak	5.48	pomper	5.04
mulet	5.28	prier	4.16
muraille	5.16	ramer	4.36
rambarde	4.72	ramper	3.72
otarie	4.56	raser	4.52
palier	5.84	repasser	3.92
peuplier	5.16	saluer	4.48
plumage	4.52	semer	4.56
podium	5.2	signer	4.84
poutre	4.32	tracer	3.88
ravin	5.08	trier	4.24
vitrine	4.32	vêtir	5.16

C. Liste des stimuli de l'expérience 2

1. Liste des 72 stimuli (verbes désignant des actions effectuées par les animaux ou par l'homme, et pseudo-mots) utilisés au cours de la tâche de décision lexicale.

ANIMAUX	HOMME	PSEUDO-MOTS 1	PSEUDO-MOTS 2
bêler	agrafer	fater	pleuter
braire	border	tartir	sagner
butiner	boutonner	tarcher	ascalader
cabrer	broder	aboler	banter
couver	ciseler	nocher	molcher
glousser	colorier	palaître	arbitrir
hennir	émincer	difler	clogner
hiberner	inciser	barloter	soirire
laper	jongler	mouer	flaguer
miauler	malaxer	prindre	averter
paitre	mendier	dituer	vrapper
parader	moudre	lustrir	sanger
piailler	peigner	fabiller	plantir
picorer	pétrir	chantir	cacrer
pondre	piloter	monger	tricrer
ronronner	récurer	perturger	loncher
rugir	saler	noler	miler
trotter	vernir	acreter	pircer

2. Liste des verbes d'action « animaux » et « homme » précoces et tardifs.

(a) Mots précoces

ANIMAUX	AdA	HOMME	AdA
butiner	3.93	agrafer	4.4
couver	4	border	3.73
hiberner	3.26	boutonner	2.93
miauler	2.06	broder	4.66
picorer	3.13	colorier	1.6
pondre	2.46	jongler	3.13
ronronner	3.06	peigner	3.06
rugir	3.86	piloter	3.66
trotter	4.4	saler	2.66

(b) Mots tardifs

ANIMAUX	AdA	HOMME	AdA
bêler	5.26	ciseler	6.53
braire	5.86	émincer	6.46
cabrer	5	inciser	6.6
glousser	5.66	malaxer	5.93
hennir	4.93	mendier	5.53
laper	6.26	moudre	5.6
paitre	6.33	pétrir	5.13
parader	6.13	récurer	6
piailler	6	vernir	4.93

ANNEXE 3 : Interaction potentielle entre traitement des verbes d'action et performance motrice (Etude 2)

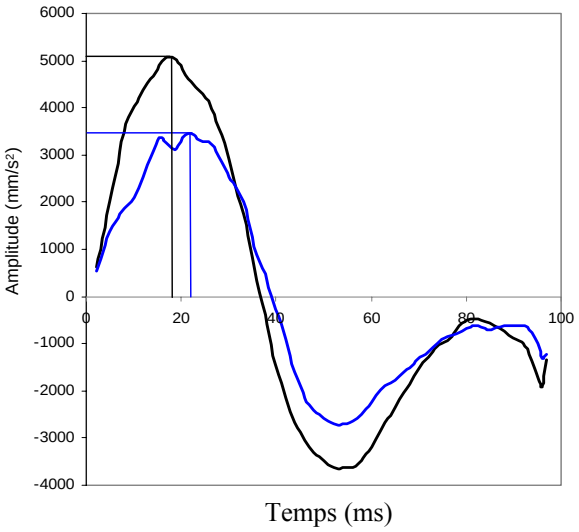
A. Liste des stimuli

L	NOMS	VERBES	PSEUDO-NOMS	PSEUDO-VERBES
5	hêtre	semer	stang	bérir
5	ravin	nager	tarpe	logir
5	sapin	plier	autal	fater
5	phare	bâtir	huige	juser
5	avion	jeter	nuade	holer
6	rosier	vernir	offine	mituer
6	roseau	clouer	frayon	risser
6	pelage	pincer	derise	ligrer
6	toison	tordre	sollon	réguer
6	poutre	copier	foupée	gouder
6	étable	bondir	rigule	sonfer
6	gibier	remuer	corque	trouir
6	mouton	saluer	flacin	filuer
6	refuge	imiter	capion	divrer
6	grotte	opérer	madeau	ponger
6	cabane	serrer	pitrie	banter
6	bétail	surgir	hareau	souver
6	flamme	sauter	dillet	caitre
6	étoile	saisir	choton	étalir
6	porche	tracer	parteau	cogrer
7	terrier	enfouir	paragis	atertir
7	oranger	mendier	richier	pilorer
7	pommier	frotter	chargon	dirigir
7	caverne	gratter	mentier	ralever
7	buisson	essuyer	perdril	laigner
7	verdure	grimper	réuniot	provoir
7	falaise	secouer	trapeau	empiter
7	bordure	planter	firgule	demplir
7	prairie	plonger	roupine	allatir
7	serrure	réparer	ploison	paliver
7	vitrine	allumer	forsure	faibrir
7	sentier	peindre	roignet	envagir
7	armoire	frapper	poissin	veindre
7	rivière	pleurer	ampoude	meturer
7	terrain	montrer	pelucre	jonfler
7	chambre	prendre	cadaire	grantir
8	roulotte	découper	noinette	orgonner
8	muraille	allonger	assiotte	talancer
8	barrière	soulever	partable	déranner
8	véhicule	arracher	tribinal	ralensir
8	boutique	conduire	brocoure	enventer
9	chaumière	escalader	lasquette	perturger

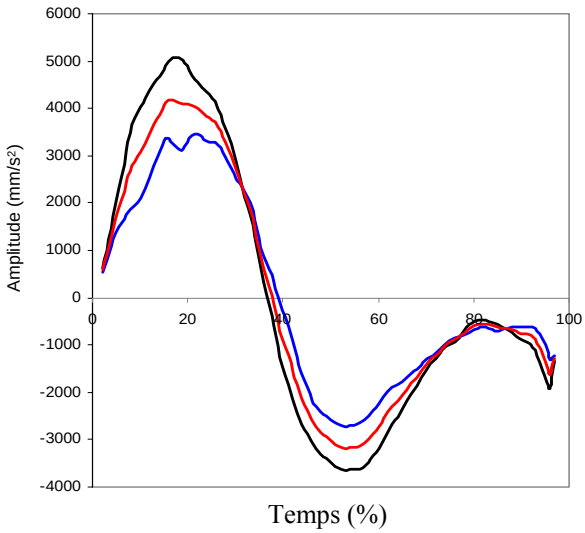
B. Détails des analyses cinématiques

Pour obtenir les données reportées dans les Tableaux 8.2 et 8.3, les latences et amplitudes des pics d'accélération et de décélération du poignet étaient définies pour chaque participant comme indiqué sur la Figure ci-dessous (panneau de gauche). Les moyennes étaient calculées sur la base de ces valeurs de pics. Le profil cinématique illustré dans la Figure 8.6 a été quant à lui obtenu en moyennant les profils normalisées (entre 0 et 100 %) d'essais individuels, de sorte que les valeurs de pics pour certains essais soient regroupées avec des valeurs ne correspondant pas aux pics pour d'autres essais (courbe rouge sur le panneau de droite de la Figure ci-dessous). Il faut noter que l'utilisation de cette dernière procédure (à visée illustrative principalement) réduit les effets observés.

Analyses sous-tendant les données des Tableau 8.2 et 8.3.



Analyses sous-tendant les données de la Figure 8.6.



ANNEXE 4 : Interaction entre traitement des verbes d'action et préparation motrice : une étude combinant EEG et Cinématique (Etude 3)

Liste des stimuli

Pour chaque participant, 70 noms concrets, 70 verbes d'action et 70 non-mots sont présentés de manière subliminale. Au total, 140 non-mots appariés aux mots en termes de similarité visuelle ont été construits et répartis en deux listes. Pour un premier groupe de sujets, 70 non-mots étaient appariés à un premier sous-ensemble de 70 mots (35 verbes et 35 noms), alors que pour un second groupe, les 70 autres non-mots étaient appariés à un deuxième sous-ensemble de 70 mots (35 verbes et 35 noms).

L	NOMS	VERBES	NON-MOTS « Noms »	NON-MOTS « Verbes »
5	aigle	bâtir	hjglz	bhtjr
5	avion	jeter	kvjqn	jhtzr
5	canoë	ramer	chnqf	rkmfr
5	hêtre	tâter	hftrz	thtfr
5	hotte	cirer	hqttf	cjrfr
5	hutte	raser	hvttf	rhsfr
5	panda	râper	phndh	rhpzr
5	poney	saler	pqnfk	sklfr
5	ruche	scier	rvchz	scjzr
5	totem	semer	tqthm	sfmfr
6	arcade	clouer	hrckdz	clqvgr
6	baobab	moudre	bhqbhb	mqvdrh
6	cagibi	palper	cbgjbl	phlpfr
6	canyon	tondre	chnvqn	tqndrf
6	dindon	border	djndqn	bqrdzr
6	donjon	pincer	dqnjcn	pjncfr
6	écluse	pétrir	fclvsh	pftrjr
6	église	écrire	fgljsz	fcrjrz
6	étoile	saisir	ftqjlz	skjslr
6	girafe	racler	gjrhfz	rhclzr
6	gradin	épiler	grhdjn	fpjlzr
6	grotte	opérer	grqttf	qpfrhr
6	guenon	gommer	gvfnqn	gqmmfr
6	hangar	agiter	hkngxr	hgjtzr
6	marais	signer	mbrkjs	sjgnfr
6	moulin	serrer	mqvljn	sfrrhr
6	mûrier	vernir	mvrjhr	vfrnjr
6	podium	bêcher	pqdjvm	bfchzr
6	ponton	masser	pqntcn	mksszr
6	requin	broder	rfqvln	brqdfr
6	toison	tordre	tcjsqn	tqrdrf
6	virage	manier	vjrbgz	mknjzr
7	arbuste	jongler	krbvstf	jqnglfr
7	auberge	réparer	hvbfrgz	rfphrzr
7	bosquet	griffer	bcsqvft	grjffzr

L	NOMS	VERBES	NON-MOTS « Noms »	NON-MOTS « Verbes »
7	cabanon	peigner	chbknqn	phjgnfr
7	calèche	arroser	cklfchz	hrrqsfr
7	caverne	frotter	ckvfrnz	frqttzr
7	chambre	prendre	chkmbrf	prfndrk
7	chameau	balayer	chkmfhv	bklhvzr
7	cumulus	ciseler	cvmxlvs	cjsflzr
7	éléphant	essuyer	flzphknt	fssvxhr
7	falaise	secouer	fklkjsf	sfcqvzr
7	goéland	agrafer	gqflhnd	bgrkfzr
7	iceberg	ficeler	jcfbzrg	fjcflzr
7	licorne	tapoter	ljcqrnf	thpqtfr
7	oranger	brosser	qrhngzr	brqssfr
7	oseraie	malaxer	qsfrhjz	mhlkxfr
7	pommier	gratter	pqmmjxr	grhttzr
7	prairie	creuser	prhjrlz	crfvszr
7	sentier	peindre	szntjfr	pfjndrz
7	tempête	frapper	tfmpztk	frkppnr
7	terrain	montrer	tzrrhjn	mqntrhr
7	terrier	enfouir	tfrrjhr	hnfqvjr
7	tornade	mendier	tqrnhdz	mfndjzr
7	tronçon	faucher	trcncqn	fhvchkr
7	verglas	récurer	vfrglhs	rzcvrhr
7	vitrine	allumer	vjtrlnf	kllvmzr
8	bananier	pianoter	bhnknjfr	pjhnqtfr
8	banquise	colorier	bhnqvjsf	cqlcrjzr
8	barrière	soulever	bhrrjzrf	sqvlfvhr
8	bâtiment	savonner	bhtjmfnt	sbvcnnfr
8	cerisier	tricoter	czrjslfr	trjcqtzr
8	chevalet	découper	chfvklft	dfcqvpzr
8	corridor	déchirer	cqrrjdcr	dkchjrzr
8	grillage	caresser	grjllhgz	ckrfsszr
8	monument	dessiner	mqnvmhnt	dzssjnfr
8	moquette	attraper	mqcqvfttz	httrxpkr
8	penderie	bricoler	pzndfrjf	brlcqlfr
8	rambarde	astiquer	rhmbxrdz	bstjqvzr

ANNEXE 5 : Le traitement des verbes d'action dans la maladie de Parkinson : effets d'amorçage répété masqué (Etude 4)

A. Echelle UPDRS (Fahn & Elton, 1987)

Examen moteur

(D : droite, G : gauche, "On" ou "Off")

18. Parole : /4

0 = Normale.
1 = Légère perte d'expression, de la diction et/ou du volume vocal.
2 = Voix monotone, bredouillée mais compréhensible, altération modérée.
3 = Altération marquée, difficile à comprendre.
4 = Incompréhensible

19. Expression faciale : /4

0 = Normale.
1 = Hypomimie légère, semble avoir un visage normalement impassible.
2 = Diminution légère mais franchement anormale de l'expression faciale.
3 = Hypomimie modérée : lèvres souvent entrouvertes.
4 = Masque facial ou faciès figé avec perte importante ou totale de l'expression faciale : lèvres entrouvertes (0,6 cm ou plus).

20. Tremblement de repos :

Menton - Lèvres		/4		
Bras	**D :**	/4	**G :**	/4
Jambes	**D :**	/4	**G :**	/4

0 = Absent.
1 = Léger et rarement présent.
2 = Tremblement de faible amplitude mais persistant, ou d'amplitude modérée, mais présent seulement de façon intermittente.
3 = Tremblement modéré en amplitude et présent la plupart du temps.
4 = Tremblement d'amplitude marquée et présent la plupart du temps.

21. Tremblement d'action ou postural des mains : **D :** /4 **G :** /4

0 = Absent.
1 = Léger : présent lors de l'action.
2 = Modéré en amplitude, présent lors de l'action.
3 = Modéré en amplitude, tant lors du maintien postural que lors de l'action.
4 = Amplitude marquée : gêne l'alimentation.

22. Rigidité :

Cou		/4		
Bras	**D :**	/4	**G :**	/4
Jambes	**D :**	/4	**G :**	/4

0 = Absente.
1 = Minime ou apparaissant lors des manœuvres de sensibilisation.
2 = Légère à modérée.
3 = Marquée, mais la plupart des mouvements peuvent être effectués aisément.
4 = Sévère, les mouvements sont effectués difficilement.

23. Tapotement des doigts (Pince pouce / index) : **D :** /4 **G :** /4

0 = Normal.
1 = Ralentissement léger et/ou réduction d'amplitude.
2 = Modérément perturbé, se fatigue nettement et rapidement, peut avoir d'occasionnels arrêts du mouvement.
3 = Sévèrement perturbé. Hésitations fréquentes au démarrage du mouvement.
4 = Peut à peine effectuer le mouvement.

24. Mouvements des mains (Ouverture / fermeture) : D : /4 G : /4

0 = Normaux.
1 = Ralentissement léger et/ou réduction d'amplitude.
2 = Modérément perturbés. Se fatigue nettement et rapidement, peut avoir d'occasionnels arrêts dans le mouvement.
3 = Sévèrement perturbés, hésitation fréquente au début du mouvement ou arrêt en cours de mouvement.
4 = Peut à peine effectuer la tâche.

25. Mouvements alternatifs rapides (Marionnettes) : D : /4 G : /4

0 = Normaux.
1 = Ralentissement léger et/ou réduction d'amplitude.
2 = Modérément perturbés. Se fatigue nettement et rapidement, peut avoir d'occasionnels arrêts dans le mouvement.
3 = Sévèrement perturbés, hésitation fréquente au début du mouvement ou arrêt en cours de mouvement.
4 = Peut à peine effectuer la tâche.

26. Agilité de la jambe : D : /4 G : /4

0 = Normale.
1 = Ralentissement léger et/ou réduction d'amplitude.
2 = Modérément perturbée. Se fatigue nettement et rapidement, peut avoir d'occasionnels arrêts dans le mouvement.
3 = Sévèrement perturbée, hésitation fréquente au début du mouvement ou arrêt en cours de mouvement.
4 = Peut à peine effectuer la tâche.

27. Se lever d'une chaise : /4

0 = Normal.
1 = Lentement ou a besoin de plus d'un essai.
2 = Pousse sur les bras du siège.
3 = Tend à tomber en arrière et doit essayer plus d'une fois mais peut se lever sans aide.
4 = Incapable de se lever sans aide.

28. Posture : /4

0 = Normalement droite.
1 = Pas tout à fait droite, posture légèrement fléchie : cette attitude peut être normale pour une personne plus âgée.
2 = Posture modérément fléchie, nettement anormale : peut être légèrement penché d'un côté.
3 = Posture sévèrement fléchie avec cyphose : peut être modérément penché d'un côté.
4 = Flexion marquée avec posture très anormale.

29. Stabilité posturale : /4

0 = Normale.
1 = Rétropulsion mais rétablit l'équilibre sans aide.
2 = Absence de réponse posturale : peut tomber s'il n'est pas retenu par l'examinateur.
3 = Très instable, tend à perdre l'équilibre spontanément.
4 = Incapable de se tenir debout sans aide.

30. Démarche : /4

0 = Normale.
1 = Marche lentement, mais traîne les pieds et fait de petits pas, mais sans festination, ni propulsion.
2 = Marche avec difficulté, mais nécessite peu ou pas d'aide : festination, petits pas ou propulsion possibles.
3 = Perturbation sévère de la marche, nécessitant une aide.
4 = Ne peut pas marcher du tout, même avec une aide.

31. Bradykinésie corporelle et hypokinésie : /4

0 = Aucune.
1 = Lenteur minime, donnant aux mouvements un caractère délibéré, pourrait être normal pour certaines personnes. Possibilité d'une réduction d'amplitude.
2 = Degré léger de lenteur et de pauvreté du mouvement qui est nettement anormal. De plus, il existe une certaine réduction d'amplitude.
3 = Lenteur modérée, pauvreté et petite amplitude du mouvement.
4 = Lenteur marquée, pauvreté et petite amplitude du mouvement.

TOTAL sur 108

B. Liste des stimuli

Les noms concrets et verbes d'action utilisés dans la tâche d'amorçage répété sont identiques à ceux de l'Etude 3 (Annexe 4). Les amorces « non-mots » pour les cibles mots étaient également les mêmes que les stimuli contrôle utilisés dans l'Etude 3. La liste des cibles « pseudo-mots » et des amorces « non-mots » correspondantes est donnée dans le tableau ci-dessous.

L	PSEUDO-NOMS	PSEUDO-VERBES	NON-MOTS « PN »	NON-MOTS « PV »
5	goigt	juser	GQJGT	JVSFR
5	nuade	holer	NVHDF	HQLZR
5	terle	lager	TFRLZ	LHGZR
5	stang	voger	STHNG	VQGZR
5	arrat	paler	KRRHT	PBLFR
5	morie	yider	MQRJE	VJDFR
5	frore	noler	FRQRZ	NQLFR
5	pruie	reler	PRVJE	RFLHR
5	juits	saner	JVLTS	SHNHR
5	dumet	bérir	DVMFT	BFRJR
6	rasque	risser	RHSQVZ	RJSSZR
6	frayon	filuer	FRHVQN	FJLVHR
6	offine	jacher	QFFJNF	JKCHFR
6	narvis	chérer	NHRVJS	CHZRHR
6	malier	sagner	MXLJFR	SHGNFR
6	saulon	ligrer	SHVLQN	LJGRZR
6	énimal	priter	FNJMXL	PRJTHR
6	capion	nirrer	CKPJCN	NJRRFR
6	choton	roumer	CHQTCN	RQVMXR
6	aperon	fruser	HPFRQN	FRVSZR
6	pitrie	étiter	PJTRLF	FTLTGR
6	madeau	ponger	MHDZXV	PQNGHR
6	valipe	abuler	VHLJPZ	KBVLFR
6	ferger	cogrer	FHRGZR	CQGRZR
6	foupée	gerder	FCVPFZ	GFRDHR
6	podale	banter	PQDKLF	BKNTZR
6	sanard	mituer	SHNXRD	MJTVFR
6	hareau	cacrer	HKRFHV	CHCRFR
6	crucre	ariser	CRVCRF	HRJSFR
6	balion	colter	BHLJQN	CQLTFR
6	sollon	réguer	SQLLCN	RZGVHR
6	barine	ataler	BKRJNZ	KTBLZR
7	rablier	meturer	RKBLJZR	MFTVRKR
7	guitale	paliver	GVJTHLF	PHLJVZR
7	ampoude	grander	HMPQVDF	GRHNDZR
7	trioche	provoir	TRJQCHF	PRQVCJR
7	firgule	dariger	FJRGVLZ	DHRJGZR
7	mentier	dirigir	MHNTJZR	DJRLGTR
7	cadaire	grantir	CHDKJRF	GRKNTJR
7	terpent	meufler	THRPFNT	MHVFLZR
7	ploison	croiver	PLQJSCN	CRQLVGR
7	fanteuil	laigner	FHNTZVTL	LKTGNFR
7	trapeau	empiter	TRHPFKV	FMPJTFR
7	vorchon	alonner	VQRCHCN	KLQNNFR
7	commole	épauter	CQMMCLH	FPBVTZR
7	cuprice	tricrer	CVPRJCG	TRJCRZR
7	richier	duceler	RJCHLHR	DVCFLZR
7	jaricot	churmer	JHRJCQT	CHVRMZR
7	chargon	ralever	CHXRGQN	RHMZVXR
7	roupine	adoucer	RCVPJNZ	XDQVCFR
7	roignet	envagir	RQJGNZT	FNVHGJR
7	boucron	veindre	BQVCRQN	VFJNDRH
7	pelucre	jonfler	PKLVCRZ	JQNFLZR
7	paragis	atertir	PKRHGJS	KTFRTJR
7	apinard	pilorer	HPJNXRD	PJLQRHR
7	écrarpe	faibler	FCRHRPZ	FHJBLZR
7	coubage	pruiner	CQVBHGZ	PRVJNGR
7	forsure	faibrir	FCRSVRH	FKBRJR
8	riscotte	acrorder	RJSCQTTF	HCRQRDZR
8	marlotte	tranchir	MKRLQTTZ	TRKNCHJR
8	partable	déranner	PHRTHBLF	DFRKNNZR
8	mouchour	vartiner	MQVCHCVR	VHRTJNXR
8	prottoir	cabiller	PRQTTCJR	CKBJLLZR
8	bamelier	orgonner	BHMFLJZR	QRGCNNFR
8	dambière	dépaster	DKMBLFRZ	DFPHSTZR
8	plincher	docupler	PLJNCHZR	DQCVPLFR
8	nunuphar	cleuvoir	NVNXPHKR	CLFWVQJR
8	merasier	aspenter	MHRKSJZR	KSPFNTHR
8	brocoure	vrancher	BRQCQVRF	VRKNCHFR
8	jantalon	ventiter	JHNTKLQN	VZNTJTXR