



HAL
open science

Cerveau et sens des mots : de l'émergence à la flexibilité des représentations sémantiques dans le cerveau

Raphaël Fargier

► **To cite this version:**

Raphaël Fargier. Cerveau et sens des mots : de l'émergence à la flexibilité des représentations sémantiques dans le cerveau. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Claude Bernard - Lyon I, 2013. Français. NNT : 2013LYO10050 . tel-01466934

HAL Id: tel-01466934

<https://theses.hal.science/tel-01466934>

Submitted on 13 Feb 2017

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.

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON1

ECOLE DOCTORALE 476 – NEUROSCIENCES ET COGNITION

Discipline : Neurosciences

N° d'ordre : 50-2013

Année 2013

THESE

pour le

DIPLÔME DE DOCTORAT

Soutenue publiquement le 25 mars 2013

Par

Raphaël FARGIER

Cerveau et Sens des mots

**De l'émergence à la flexibilité des
représentations sémantiques dans le cerveau**

Jury :

Pr. Pierre FOURNERET
Pr. Victor FRAK
Pr. Jean-François DEMONET
Pr. Yann COELLO
Dr. Yves PAULIGNAN
Dr. Tatjana NAZIR

Président
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Co-directeur de thèse
Directrice de thèse

A ma grand-mère Marie,

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, ma directrice Tatjana Nazir. Un regard qui compte, c'est un regard qui change. Celui que tu as porté sur moi lors de notre première rencontre, il y a cinq ans, m'a conduit à présenter cette thèse aujourd'hui. Merci ! Je tiens également à remercier mon co-directeur Yves Paulignan pour sa confiance et ses nombreux conseils qui m'ont toujours beaucoup apporté.

Je remercie Victor Frak et Jean-François Démonet de m'avoir fait l'honneur de lire mon manuscrit ainsi que Yann Coello et Pierre Fournernet pour avoir accepté de participer à mon jury.

Je suis très reconnaissant envers Véronique Boulenger, pour tous ses précieux conseils, ses encouragements constants et son temps passé à lire et commenter mon travail.

Je remercie l'ensemble des membres du laboratoire L2C2 qui ont suivi l'évolution de ma thèse : Ira, Alice, Christiane, Fanny, Michel, Viviane et Jean-Baptiste. Merci à Anne Reboul, Anne Cheylus et Sabine pour m'avoir aidé dans la réalisation de ce travail.

C'est au moment de mettre un point final à cette thèse que les liens tissés au cours des années apparaissent évidents. Je tiens donc à remercier tous les étudiants du laboratoire, croisés au détour d'un couloir, d'un bureau ou d'un moment plus personnel : Nadège, Mariia, Rawan, Damien, Tiffany, Marie & Marjorie, Anne-Lyse et Eric. Merci à Pia de m'avoir pardonné l'oubli à l'aéroport et avec Nicola d'avoir partagé nos escapades, parfois tumultueuses mais toujours passionnantes, à Washington et San Sebastian ! Un grand merci aussi à Marie-Christine pour tous ses conseils et son aide, tant professionnelle que personnelle.

Je tiens à remercier Armelle, pour toutes ces discussions et découvertes qui ont enrichi le sens, bien au-delà des mots. Audrey, parce que de Lyon à Barcelone (Aller et Retour) j'ai trouvé un alter à mon égo. Je remercie Mathilde pour avoir partagé, dans notre bureau 222, les éclats de rire (les doutes bien sûr !) et les petits bonheurs au quotidien ces 3 dernières années. Un immense merci à Amandine. Tu m'as offert une écoute incomparable et une amitié de valeur.

Merci à celles et ceux rencontrés au début du chemin : Sonia, Laurine, Aurore, Laura et Yolaine ou en cours de route : Stéphane et Christophe. Je remercie également Marine, Marie, Alice et Bérengère pour m'avoir encouragé dans ce projet que l'on partageait hier sur les bancs de l'Université...

Tout au long de ces années, j'ai bien sûr pu compter sur des amis précieux : Merci à Nathan et Matthieu pour tous les moments d'amitié que nous partageons. Un immense merci à Noémie, pour son amitié fidèle qui fait sens à chaque moment de ma vie.

Je tiens évidemment à remercier toute ma famille de s'être montrée si soucieuse et bienveillante à mon égard, en particulier ma grand-mère Andrée. Je suis enfin tellement reconnaissant envers ceux qui, depuis toujours, veillent à mon épanouissement et me « nourrissent » dans tous les sens du terme : mon frère Damien et mes parents, Robert et Evelyne. C'est avec vous que le langage prend tout son sens : des premiers mots à la voix qui résonne, ce travail vous est dédié.

Mais s'il m'est souvent apparu de trouver les mots qu'il faut, je reconnais ici la limite du langage: « Essayons d'imaginer que nous puissions dévoiler une pensée ou un sentiment en le donnant à éprouver à un autre exactement comme nous l'éprouvons nous... » (Denis Marquet).
Merci.

Résumé :

Dans ce travail de thèse, nous nous sommes intéressés à la contribution des régions sensori-motrices dans la représentation de nouveaux mots.

Dans un premier temps et au travers d'une analyse des oscillations cérébrales, nous avons observé que l'écoute seule de mots d'action (mais pas de mots de « vision ») récemment acquis, conduisait après apprentissage à une activation des régions motrices. Si l'écoute des mots d'action déclenchait une activité motrice similaire à l'observation d'actions, elle était néanmoins associée à une activité supplémentaire semblant refléter le recrutement d'une « zone de convergence » entre les structures motrices et celles du langage, permettant la récupération d'informations motrices plus abstraites. Par la suite, nous avons pu montrer que les divergences entre nouveaux mots d'action et de vision émergeaient rapidement puisqu'associés à des activités spécifiques sur les électrodes fronto-centrales et occipito-pariétales respectivement. Une autre étude EEG nous a permis d'observer que les items lexicaux (pseudo-mots) semblaient fournir un substrat unique pour associer les attributs sensori-moteurs liés au référent. Enfin, au travers d'une analyse fine des paramètres cinématiques d'un mouvement de préhension, nous avons observé que la verbalisation d'un mot d'action (i.e. « attraper ») entraînait une facilitation de l'exécution de l'action.

Nos résultats indiquent que la représentation du sens des mots dans le cerveau associe à la fois les régions à modalité spécifique et des « zones de convergence » notamment entre les structures motrices et langagières, permettant la récupération d'informations plus abstraites ; tandis que la spécificité vis-à-vis du stimulus verbal tend à indiquer un pré-câblage de ces réseaux neuronaux pour le langage. Si les représentations sémantiques reflètent en partie les expériences perceptuo-motrices associées à l'apprentissage, nos travaux soulignent un phénomène toujours présumé : un certain degré d'abstraction du sens des mots.

Mots-clés : Langage, Action, Sens, Cognition incarnée, Apprentissage, EEG, Cinématique.

Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition
CNRS UMR 5304
Institut des Sciences Cognitives
67, BD Pinel 69675 Bron Cedex

Tracking word-meaning in the brain

Abstract:

The aim of this work was to determine the role of these sensori-motor regions in the development of meaning representation of novel words.

In a first learning study that involved EEG recordings, analysis of brain oscillations revealed that listening to novel action words, but not novel visual words, after training led to the activation of motor regions. This activity which was similar to what was seen during action observation was however associated with an additional activity that seemed to reflect the recruitment of a convergence zone between language and motor brain regions mediating more underspecified motor information, rather than the motor events experienced during training.

Furthermore, analysis of the ERPs revealed that category-specific effects could be observed rapidly: action words and visual words were associated with specific electro-cortical activities on fronto-central electrodes and occipito-parietal electrodes respectively.

In a third EEG study, we observed that only verbal stimuli but not tones, that were associated with action execution during training, triggered activity in motor regions. Lexical items seem thus to provide a unique substrate to associate with the sensory-motor attributes of the referent.

Finally, fine-grained analyses of kinematics revealed that the verbalization of an action word semantically congruent to the action (i.e. “grasp”) led to a facilitation of an object-directed grasping movement.

The results obtained during this work indicate that word-meaning is represented in modality-specific brain regions and in convergence zones between language and motor brain regions that mediate underspecified information. The specificity for verbal stimuli tends to indicate a pre-wired neural system for the representation of word meaning. Finally, although semantic representations partly reflect perceptual and motor experiences associated with the acquisition of words, the present work points to a phenomenon that has always been assumed: a certain degree of abstraction in word-meaning representation.

Key words: Language, Action, Word-meaning, Embodied cognition, Learning, EEG, kinematics.

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE	19
PARTIE A: CONTEXTE THEORIQUE	
CHAPITRE I.....	27
Concepts et Sens des mots : Un point sur des liens réciproques.....	27
1. De la structure des concepts.....	27
2. Au signe linguistique	28
3. Conclusion.....	30
CHAPITRE II.....	33
Des maux aux sens : Ce que nous révèlent les études neuropsychologiques	33
1. Les déficits catégoriels spécifiques : Une architecture distribuée ?.....	33
1.1. Les catégories sémantiques générales.....	33
1.2. La dichotomie verbes versus. noms	35
2. Un rôle pour les structures à modalité spécifique ?	37
3. La démence sémantique : Existence d'un connecteur amodal ?	39
4. Conclusion.....	41
CHAPITRE III	43
Liens fonctionnels entre perception, action et langage	43
1. Les liens entre perception et langage.....	43
1.1. La couleur	44
1.2. La forme.....	44
1.3. L'orientation.....	45
1.4. Perception visuelle du mouvement.....	45
1.5. Conclusion.....	46
2. Liens entre action et langage.....	47
2.1. Influence réciproque de la gestuelle sur la production du langage.....	47
2.2. Les effets de compatibilité de l'action.....	48
2.3. Interférence entre comportement moteur et traitement du mot d'action.....	49
2.4. Autres indices pour une correspondance entre système moteur et langage d'action	51
3. Conclusion générale	52
CHAPITRE IV.....	55
Electrophysiologie et Neuroanatomie du sens	55
1. La confirmation d'une architecture distribuée des concepts	55
1.1. Approches électrophysiologiques	56
1.2. Apports de neuroimagerie.....	57
1.3. Conclusion.....	58
2. Un rôle pour les régions à modalité spécifique.....	59

2.1.	Les mots d'action et le cortex moteur.....	59
2.1.1.	Apports de neuroimagerie.....	59
2.1.2.	Le décours temporel	61
2.2.	Les autres modalités sensorielles.....	63
2.1.1.	Apports de neuroimagerie.....	64
2.1.2.	Apports électrophysiologiques	66
2.3.	Conclusion.....	67
3.	Un connecteur amodal ?.....	68
4.	Conclusion.....	70
CHAPITRE V		73
De divergences en zones de convergences		73
1.	L'apprentissage de corrélation – Rôle fondamental des régions à modalité spécifique	74
2.	Représentation amodale et régions à modalité spécifique associées secondairement	74
3.	Un réseau de zones de convergence.....	75
4.	Conclusion.....	78
CHAPITRE VI.....		79
Synthèse et problématique générale		79
1.	Synthèse.....	79
2.	Problématique générale.....	80
PARTIE B: APPORTS EXPERIMENTAUX		
CHAPITRE VII.....		85
Learning to associate novel words with motor actions: Language-induced motor activity following short training.....		87
1.	Introduction	88
2.	Materials and method	90
2.1.	Participants.....	90
2.2.	Stimuli.....	90
2.3.	Procedure	91
2.4.	Data acquisition.....	92
2.5.	Data analysis	92
2.6.	Statistical analysis	92
3.	Results	93
3.1.	Behavioral data.....	93
3.2.	EEG data	93
4.	Discussion.....	98
5.	Acknowledgments	101
6.	References.....	102

CHAPITRE VIII	107
Differentiating semantic categories in ERPs during acquisition of novel words	109
1. Introduction.....	110
2. Materials and method.....	112
2.1. Participants.....	112
2.2. Stimuli.....	112
2.3. Procedure	113
2.4. Data acquisition.....	113
2.5. Data analysis	113
3. Results	115
3.1. Correspondence Analysis	115
3.2. Electrophysiological data.....	117
4. Discussion.....	119
5. Acknowledgments:	121
6. References.....	122
CHAPITRE IX.....	129
Linking language to motor structures through words: The privileged status of verbal stimuli.....	131
1. Introduction.....	132
2. Materials and method.....	134
2.1. Participants.....	134
2.2. Stimuli.....	134
2.3. Procedure	134
2.4. Data acquisition.....	136
2.5. Data analysis	136
2.6. Statistical analysis	136
3. Results	137
3.1. Behavioral data.....	137
3.2. EEG data.....	140
4. Discussion.....	145
5. References.....	146
CHAPITRE X.....	153
Grasp it Loudly! Supporting Actions with Semantically Congruent Spoken Action Words.....	155
1. Introduction.....	156
2. Materials and Methods.....	157
2.1. Experiment I	157
2.1.1. Participants	157
2.1.2. Procedure	158

2.2. Experiment II	159
2.2.1. Participants	159
2.2.2 Procedure	159
2.3. Kinematic acquisition and analysis	160
2.4. Word-production acquisition and analysis	161
3. Results	161
3.1. Experiment I	161
3.1.1. 1 st part of the movement: “Reach-to-Grasp the object”	161
3.1.2. 2 nd part of the movement: “Lift-to-Displace the object”	163
3.2. Experiment II	166
3.2.1. 1 st part of the movement: “Reach-to-Grasp the object”	166
3.2.2. 2 nd part of the movement: “Lift-to-Displace the object”	167
4. Discussion	170
4.1. An in-depth interpretation of the kinematic effects	170
4.2. General speech-associated effects on corticospinal excitability	171
4.3. A well-documented cross-talk between motor action and language processes	172
4.4. At which stage does language intervene in the motor act?	172
5. Conclusion	173
6. Acknowledgments	173
7. References	174

PARTIE C: DISCUSSION GENERALE

CHAPITRE XI	181
Discussion générale	181
1. Résumé des principaux résultats	183
2. Implications pour les modèles de représentation du sens des mots dans le cerveau	186
2.1. Engagement des régions à modalité spécifique dans le traitement du sens des mots	186
2.2. Développement de zones de convergence associées à l’acquisition de nouveaux mots	190
2.3. Le rôle du langage dans le développement des représentations sémantiques	193
2.4. Flexibilité de l’engagement des régions à modalité spécifique dans les représentations sémantiques	197
2.5. Vers un nouveau modèle de la représentation du sens des mots dans le cerveau	200
3. Perspectives	202
4. Conclusion générale	205
BIBLIOGRAPHIE	207

PARTIE D: ANNEXES

Table des figures

1.1. Illustration de l'opposition entre une approche amodale et « incarnée » du sens.	30
2.1. Illustration de la dichotomie des déficits pour des noms et des verbes.	36
2.2. Reconstruction des lésions cérébrales associées aux déficits des noms et des verbes.	37
2.3. Performance moyenne des patients Parkinson et sujets contrôles appariés pour la tâche en amorçage masqué durant les périodes ON et OFF traitement dopaminergique.	38
2.4. Modèle de la représentation des mots d'action et des mots de « vision ».	39
2.5. Performance des patients atteints de démence sémantique lors de la tâche de correspondance mot-image.	40
3.1. Profils moyens d'accélération et de décélération du poignet lors du traitement des noms concrets et des verbes d'action.	51
4.1. Patrons d'activations hémodynamiques lors de la perception de mots d'action et l'exécution des actions correspondantes.	60
4.2. Les différents indices de l'automaticité et de la précocité des activations motrices somatotopiques pour les mots d'actions.	61
4.3. Activations corticales significatives dans les régions à modalité spécifique impliquées dans la récupération de la connaissance perceptuelle.	65
4.4. Illustration des circuits neuronaux sous-tendant la représentation du sens des mots.	68
4.5. Illustrations des deux modèles de la représentation de la connaissance conceptuelle dans le cerveau.	70
5.1. Modélisation de l'organisation hiérarchique des zones de convergence (ZC).	76
7.1. Examples of videos used in the experiment.	90
7.2. Topography of μ oscillations (8-12 Hz range) averaged over a time window of 250-1000msec after stimulus onset while watching videos.	94
7.3. A) B) Time-frequency analysis (5-30 Hz domain) performed over two clusters during presentation of videos C) Time-course of μ oscillations during presentation of videos at both centro-parietal (top row) and fronto-central (lower row) clusters for the four test sessions.	95
7.4. A) B) Time-frequency analysis (5-30 Hz domain) performed over two clusters during presentation of verbal stimuli C) Time-course of μ oscillations during presentation of verbal stimuli at both centro-parietal (top row) and fronto-central (lower row) clusters for the four test sessions.	97
8.1. Schematic representation of the correspondence analysis.	114
8.2. Map topography of the correspondence analysis.	116
8.3. Event-related potentials data.	118
9.1. Behavioral results.	137
9.2. A) Topography of μ (8-12 Hz) (left) and β (18-25 Hz) oscillations over a time-window of 400-1000 msec post-stimulus onset during presentation of videos at pretest B) Time-frequency analysis (5-25 Hz domain) and C) time-course of β oscillations over the electrode C1.	142
9.3. Time-frequency analysis (15-25 Hz domain) (1) and time-course of β oscillations (2) during presentation of common words A) pseudo-words B) reversed stimuli and C) tones.	143
10.1. Experimental procedure.	158
10.2. Kinematic profile of the movement.	161
10.3. Experiment I: Kinematic parameters of the "Reach-to Grasp" movement.	162
10.4. Experiment I: Kinematic parameters of the "Lift-to-Displace" movement.	164
10.5. Experiment II: Kinematic parameters of "Reach-to Grasp" movement.	176
10.6. Experiment II: Kinematic parameters of the "Lift-to-Displace" movement.	178

11.1. Schéma représentant le développement de circuits sémantiques par apprentissage.....	189
11.2. Etablissement d'une zone de convergence sous-tendant la représentation plus abstraite de nouveaux mots.....	191
11.3. Mise en place d'un système de zones de convergence.....	192
11.4. Spécificité du langage et zones de convergence.....	196
11.5. Modèle de la représentation du sens des mots dans le cerveau.	201

Table des tableaux

Table 9.1: Behavioral measures obtained with the identification task (Chapitre IX).....	139
Table 9.2: Paired t-tests computed for each electrode to show the maximal suppression during watching videos (Chapitre IX).....	141
Table 9.3: Paired t-tests computed for each electrode to show the maximal suppression during listening to auditory stimuli (Chapitre IX)	144
Table 10.1: Experiment I: Averaged values for all analysed parameters for each condition (Chapitre X)	165
Table 10.2: Experiment II: Averaged values for all analysed parameters for each condition (Chapitre X)	169

INTRODUCTION GENERALE



« J'ai montré mon chef-d'œuvre aux grandes personnes et je leur ai demandé si mon dessin leur faisait peur.

Elles m'ont répondu : « Pourquoi un chapeau ferait-il peur ? »

*Mon dessin ne représentait pas un chapeau. Il représentait un serpent boa qui digérait un éléphant. J'ai alors dessiné l'intérieur du serpent boa, afin que les grandes personnes puissent comprendre. » Antoine de Saint-Exupéry, *Le petit prince*, 1943.*

Dans « Le petit prince » de Saint-Exupéry (1943), le narrateur relate une anecdote de son enfance, où personne, excepté le petit prince lui-même, ne perçoit dans son dessin la représentation d'un serpent boa digérant un éléphant. Cette simple anecdote illustre que nous n'avons pas obligatoirement tous les mêmes représentations des entités de notre environnement et pose dès lors la question du rôle de nos expériences avec ces entités dans la formation de nos représentations conceptuelles et du sens.

L'une des premières réflexions que l'on se doit de formuler à cet égard est de déterminer de quoi il est vraiment question lorsque l'on traite du sens. De manière générale, étudier le sens ou encore les concepts a été l'apanage des philosophes et des linguistes jusqu'à la seconde moitié du XXème siècle (pour des revues voir (Barsalou, 1999, 2008; Solomon et al., 1999; Markman and Dietrich, 2000; Barsalou et al., 2003; Gibbs, 2003; Dove, 2009, 2010; Kiefer and Pulvermüller, 2011). Par conséquent, étendre ces réflexions au cerveau et à la manière dont il représente et traite le sens a été inévitablement influencé par cette antériorité, tout en constituant un défi majeur des Neurosciences ces vingt dernières années. Quelle était alors l'hypothèse prédominante concernant la représentation mentale du sens et des concepts dans le cerveau ? Dans la mesure où les concepts ont un rôle primordial dans les processus cognitifs tels que la catégorisation ou la référenciation (Fodor, 1980, 1998; Solomon et al., 1999), toute théorie de la représentation mentale des concepts s'inscrit nécessairement dans une théorie de la cognition de manière générale. L'Histoire de la cognition a été marquée par une sensible révolution lorsque Turing en 1950 utilise la métaphore de l'ordinateur pour en définir les caractéristiques (Turing, 1950). Au travers de cette métaphore, Turing suggère que les processus cognitifs sont réalisés sous forme de computations, c'est-à-dire de manipulations de symboles abstraits indépendamment du ou des système(s) sur le(s)quel(s) elles sont implémentées : le cerveau et le corps humain (Pecher and Zwaan, 2005). L'approche classique du sens et des concepts découle de cette métaphore, puisque l'on postule que les concepts sont générés de façon abstraite, arbitraire, sous forme de symboles dits amodaux, c'est-à-dire indépendants des systèmes périphériques que sont les systèmes perceptuels et moteurs (Fodor, 1980, 1987 ; Pylyshyn, 1984). Pour ces auteurs, il existe un système conceptuel autonome où par « autonome », on estime qu'il n'y a pas de lien direct entre les concepts tels que décrits mentalement par l'esprit, et le corps. Fodor (1975), l'un des plus influents représentants de cette approche dite orthodoxe (Dove, 2010), défend l'idée que nos concepts soient représentés de façon propositionnelle au travers, entre autres, de listes de propriétés, d'états et de liens sémantiques. Si cette approche a prédominé tout au long de la seconde moitié du XXème siècle, elle ne répond pas à deux problèmes fondamentaux exprimés par Barsalou (1999) au travers du problème de transduction d'une part, et par Harnad (1990) et

son « symbol grounding problem » (i.e. le problème de l'enracinement des symboles) d'autre part. Le problème de transduction pose la question de comment toutes nos expériences perceptuelles et motrices sont traduites en symboles arbitraires (tels que proposés par Fodor notamment) que l'on utiliserait pour représenter les concepts. De façon similaire, Harnad (1990) s'interroge : « Comment de tels symboles sont-ils reliés au monde environnant ? ». Ces deux problèmes soulignent donc conjointement qu'il reste à déterminer comment des symboles sont reliés aux référents que l'on trouve dans le monde environnant ainsi qu'aux expériences que nous en faisons (« *symbol grounding problem* » voir Harnad, 1990 ; Searle, 1980 ; Johnson, 1987). Et, si la seconde moitié du XX^{ème} siècle a vu prospérer une approche dite « abstraite » du langage, du sens, de la pensée, et finalement de la cognition humaine en général, les symboles qui sont à la base de nos capacités cognitives ne peuvent être complètement désincarnés (Gibbs, 2003). Or, dans la mesure où la cognition correspond à tout ce qui s'opère lorsque le corps est engagé dans le monde extérieur, physique et culturel, les processus cognitifs doivent intégrer les conséquences des interactions dynamiques entre l'homme et son environnement et ce, jusque dans le traitement et la représentation du langage (Gibbs, 2003). Désignées sous le terme d'« embodied cognition » c'est-à-dire « cognition incarnée » (ou inscrite dans le corps), plusieurs approches ont émergé (Glenberg, 1997; Barsalou, 1999, 2008; Pulvermüller, 1999, 2005; Gallese et al., 2004; Keysers and Perrett, 2004; Pecher and Zwaan, 2005; Gallese and Lakoff, 2005; Clark, 2006, 2009; Fischer and Zwaan, 2008; Kiefer and Pulvermüller, 2011; Gallese and Sinigaglia, 2011) afin de pallier les problèmes mentionnés plus haut (« symbol grounding problem » et « transduction problem ») et rétablir le lien initial entre cette faculté caractéristique de l'Homme qu'est la cognition et le cerveau qui contrôle notre corps et la façon dont il agit sur le monde extérieur (Clark, 2009). Parmi les différents défenseurs de cette approche, Lawrence Barsalou fait figure de référence. Selon sa théorie des systèmes de symboles perceptuels (Barsalou, 1999), il existe une relation très forte entre les expériences perceptuelles, autrement dit sensori-motrices, d'un individu et la représentation conceptuelle qu'il fait de ces expériences (voir aussi (Barsalou, 2008). Poussée à son paroxysme, cette théorie prédit qu'une fois les représentations d'une expérience encodées dans le cerveau, celles-ci forment une simulation conceptuelle de l'expérience. De cette façon, lorsqu'un individu récupère les informations relatives à un concept, les expériences (ce que Barsalou présente en tant que symboles perceptuels) associées à ce concept particulier sont simulées. On postule alors que les informations conceptuelles soient ancrées dans les expériences perceptuelles ou sensori-motrices qui, par la suite, sont « rejouées » lors des interactions avec les stimuli en lien avec ces concepts.

Si jusqu'ici j'ai insisté sur deux approches fondamentalement opposées des concepts et de la cognition, en suggérant la pertinence de l'approche dite « incarnée » de la cognition, c'est que ce débat alimente encore aujourd'hui les questions autour de la manière dont le cerveau représente le langage, qui constitue le cœur de ce travail de thèse. J'attire l'attention du lecteur sur le fait que discuter des théories relatives aux concepts n'est pas une démarche anodine. En effet, cette démarche reflète typiquement l'état de l'art qui, loin de confondre « concept » et « sens du mot », rend compte des liens qui unissent ces deux notions. Dans le chapitre I intitulé « Concepts et Sens des mots : Un point sur les liens réciproques », je présenterai brièvement dans un premier temps les définitions admises pour ces deux notions. Je chercherai ensuite à déterminer quels sont les liens unissant ces notions et s'il est judicieux de dresser un pont entre elles. Je défendrai enfin l'idée qu'au-delà des différences pointées par la littérature jusqu'à maintenant, les concepts

et le sens des mots peuvent prétendre à être représentés de façon similaire dans le cerveau, dans la mesure où les connaissances humaines sont presque toujours codifiées avec des phrases orales ou écrites (Ninio, 1989). Ainsi, au cours de cette thèse, j'ai décidé d'adopter une approche similaire à celle trouvée dans la littérature où, bien que l'objet d'étude soit la représentation du sens des mots dans le cerveau, les données empiriques et théories associées aux concepts et au sens des mots sont revues conjointement. L'impact des résultats des expériences menées sera ainsi discuté dans le cadre d'une littérature commune à la représentation cérébrale de la connaissance conceptuelle et du langage.

Rappelons que les concepts sont fondamentalement « publics » dans le sens où ils permettent à chacun de communiquer des pensées abstraites ou des idées à propos du monde extérieur (Fodor, 1985). À cet égard, le lien entre le langage d'une part - et par extension les mots - et les concepts d'autre part, apparaît évident¹. En effet, notre langage, qui implique l'association de symboles avec des concepts, nous permet de décrire l'environnement que nous percevons, d'échanger autour de nos expériences (Price, 2000; voir également Vigliocco & Vinson, 2007 ; Vigliocco et al., 2009; Bedny & Caramazza, 2011; Gallese and Sinigaglia, 2011). Le langage est donc à ce titre une caractéristique cruciale de la cognition humaine (Gallese & Sinigaglia, 2011). En revanche, on retrouve à nouveau le problème qui consiste à déterminer comment les mots et leur sens sont reliés aux objets auxquels ils réfèrent et ce qui, par essence, entre dans la composition de leur sens (Feldman & Narayanan, 2004). S'opposent ici encore une fois les approches traditionnelles qui plaident pour une représentation « abstraite » du langage où le sens des mots est représenté indépendamment des systèmes dévolus à la perception et à l'action (Pylyshyn, 1984 ; Fodor, 1985) et les approches dites « incarnées » (Barsalou, 1999, 2008; Gallese et al., 2004; Pecher and Zwaan, 2005; Pulvermüller, 2005; Fischer and Zwaan, 2008; Dove, 2010; Kiefer and Pulvermüller, 2011). Quand pour Fodor et apparentés, le mot « chien » est associé à la caractéristique propositionnelle amodale « aboie », d'autres insistent sur l'idée que le sens du mot « chien » comprend notamment la sensation auditive et donc modale de l'aboiement. Feldman et Narayanan (2004) dans leur théorie neuronale du langage soulignent qu'il est bien admis que le sens d'un mot tel qu' « attraper » implique d'une certaine manière l'action motrice d'attraper (Feldman & Narayanan, 2004). Ainsi, loin d'être réduit uniquement à une construction purement hypothétique ou uniquement guidée par association abstraite entre mots (Gibbs, 2003), la richesse du mot se nourrit-elle plutôt des expériences que l'on a avec les objets, les actions ou les événements auxquels il réfère ? C'est selon cette ligne théorique que s'est construit ce travail de thèse, au cours duquel nous avons cherché à mettre en évidence notamment l'impact des expériences sensori-motrices dans l'acquisition du sens référentiel de nouveaux mots.

Partant de l'idée que la richesse d'un mot s'inscrit par son sens dans les expériences perceptuelles et sensori-motrices, lorsque j'écris le mot « piano » je dois évoquer tout à la fois les représentations visuelle et auditive que tout un chacun possède de l'instrument de musique. Cependant, toutes ces représentations associées créent-elles tout ou partie du sens du mot ? L'une des façons de répondre à ce type de question est de s'intéresser en premier lieu à des patients qui souffrent de lésions cérébrales spécifiques et d'étudier les déficits comportementaux

¹ Bien qu'il paraisse imprudent de tirer une ligne directe entre le sens des mots et les concepts qu'ils dénotent (Murphy, 2002), les liens entre ces deux notions et ce qu'elles représentent sont flagrants (Vigliocco & Vinson, 2007). Nous discuterons de ce lien dans le chapitre I, tout en estimant que pour le propos de cette thèse les études consacrées au sens des mots et celles dédiées aux concepts seront traitées de façon équivalente.

potentiels qui en découlent, ici des déficits de compréhension ou d'accès aux concepts et au sens des mots. Dans le chapitre II intitulé « Des maux aux sens : Ce que nous révèle l'étude des patients cérébro-lésés », je ferai un état de l'art des études de cas de patients présentant des déficits dans le traitement des mots et des concepts; déficits que l'on a cherché à relier à des lésions cérébrales spécifiques. Depuis le travail séminal de Warrigton & McCarthy en 1983 (voir également Warrigton & Shallice, 1984), nombreux ont été les cas rapportés de patients dont la capacité à identifier certaines catégories spécifiques d'objets était altérée tandis que d'autres catégories restaient relativement épargnées (Capitani et al., 2003; Caramazza and Mahon, 2003). Ces études neuropsychologiques des déficits pour des catégories sémantiques spécifiques ont historiquement constitué un socle pour le développement de théories sur l'organisation de la connaissance conceptuelle dans le cerveau. Nous verrons que dans l'ensemble, ces études neuropsychologiques apportent des informations très séduisantes quant à une organisation distribuée de la connaissance conceptuelle dans le cerveau (Warrigton & Shallice, 1984 ; Allport, 1985 ; Mesulam, 1998 ; Martin, 2007) et permettent également d'envisager que cette organisation distribuée traduise l'engagement des systèmes perceptuels et moteurs (Pulvermüller, 2005, 2011 ; Gallese & Lakoff, 2005). Enfin, au travers du cas particulier de la démence sémantique, nous soulignerons que des régions amodales pourraient jouer un rôle dans le traitement et la représentation des concepts (Patterson et al., 2007 ; Lambon-Ralph et al., 2010). Pour autant, ces seules observations neuropsychologiques doivent être considérées avec précaution du fait de la faible reproductivité des lésions observées et de la nature même de ces lésions.

Reste alors à appréhender si ces réseaux perceptuo-moteurs participent de façon active au traitement des concepts et des mots. Prenons l'exemple de mots désignant des actions tels que le mot « écrire ». Suivant l'hypothèse des symboles perceptuels de Barsalou (1999 ; 2008), les régions impliquées dans la planification et l'exécution d'actions devraient participer au traitement du mot et du concept ECRIRE. Pour répondre à cette question, de nombreuses études ont examiné dans quelle mesure le recrutement de réseaux neuronaux particuliers lors de deux tâches concurrentes pouvait impacter l'une ou l'autre de ces tâches. Dans le chapitre III intitulé « Liens fonctionnels entre action, perception et langage », je ferai une revue des études comportementales ayant mis en évidence que le traitement de stimuli langagiers (en particulier de mots d'action) pouvait interférer avec le comportement moteur et inversement, que l'exécution d'une action pouvait affecter le traitement sémantique (Gentilucci & Gangitano, 1998; Gentilucci et al., 2000, 2009; Glenberg & Kaschak, 2002; Boulenger et al., 2006; Boulenger, Silber, et al., 2008; Glenberg, Sato, Cattaneo, et al., 2008; Nazir et al., 2008; Fischer & Zwaan, 2008; Scorolli et al., 2009; Dalla et al., 2009; Aravena et al., 2010; Chersi et al., 2010). Nous verrons également comment de tels liens s'organisent entre les processus sous-tendant la perception et le langage (Stanfield et al., 2001; Meteyard et al., 2007 ; Richter & Zwaan, 2010). Dans l'ensemble, ces études fournissent des arguments solides en faveur de l'existence de ressources cérébrales communes entre les processus moteurs ou perceptuels et ceux dédiés au traitement du sens des mots. En revanche, elles ne permettent pas de déterminer précisément à quel endroit au sein des systèmes cognitivo-perceptuo-moteurs se produit cette interaction, ni à quel moment. L'investigation de ces questions a été rendue possible par l'utilisation des techniques de neuroimagerie fonctionnelle telles que l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) permettant d'identifier les structures cérébrales sous-tendant le traitement des concepts ou du sens des mots, mais également par le biais du développement de l'Electroencéphalographie (EEG) et de la Magnétoencéphalographie (MEG) permettant de dévoiler sa dynamique temporelle.

Dans le chapitre IV « Electrophysiologie et Neuroanatomie du sens », je présente une revue des études réalisées d'une part en EEG et MEG et d'autre part avec les techniques d'imagerie cérébrale (e.g. IRMf, TEP ou Tomographie par Émission de Positons) qui tendent à montrer que le traitement des mots d'actions impliquent les structures cérébrales dédiées à l'action (Hauk and Pulvermüller, 2004; Hauk et al., 2004; Aziz-Zadeh et al., 2006; Aziz-Zadeh and Damasio, 2008; Kemmerer et al., 2008; Boulenger et al., 2009; Hwang et al., 2009; Raposo et al., 2009), tandis que les mots de vision (i.e. associés à des attributs visuels) impliquent les régions visuelles (Martin et al., 1995, 1996; Chao and Martin, 1999; Pulvermüller and Hauk, 2006; Simmons et al., 2007; Desai et al., 2010). Des observations similaires ont été rapportées quant au recrutement de structures sensorielles pour des mots référant à d'autres types de modalités telles que l'olfaction ou le goût (Simmons et al., 2005; Goldberg et al., 2006; González et al., 2006; Cappa, 2008; Kiefer et al., 2008; Barrós-Loscertales et al., 2011). Nous verrons également que les études d'électrophysiologie, au-delà d'apporter des indices de discrimination des catégories sémantiques, ont permis grâce à leur excellente résolution temporelle de montrer que ces différences catégorielles apparaissaient dès 100 à 200 msec après le début de la perception des mots (Hauk et al., 2008).

Dans les chapitres II à IV, nous verrons combien les études centrées sur le traitement des mots et des concepts ont donné des gages aux hypothèses développées par certains auteurs et selon lesquelles la connaissance conceptuelle est organisée de façon distribuée dans le cerveau et en particulier au sein des systèmes dévolus à la perception et à l'action (Glenberg, 1997; Barsalou, 1999, 2008; Pulvermüller, 1999, 2005; Gallese et al., 2004; Keysers & Perrett, 2004; Pecher & Zwaan, 2005; Gallese & Lakoff, 2005; Clark, 2006, 2009; Fischer & Zwaan, 2008; Kiefer & Pulvermüller, 2011; Gallese & Sinigaglia, 2011). Pour autant, les vingt dernières années ont également été jalonnées de débats (Mahon and Caramazza, 2003, 2008, 2009; Toni et al., 2008; Dove, 2010; Bedny & Caramazza, 2011) à la fois théoriques et concernant les données empiriques récoltées dont le chapitre IV « De divergences en zones de convergence » propose un résumé. Ainsi, même si l'activation des structures sensori-motrices lors du traitement des concepts n'est pas niée, le débat a cristallisé sur la notion de « suffisant et nécessaire » où certains auteurs ont argué que ces activations n'étaient qu'associées secondairement aux représentations amodales. Les questions concernant la primauté de ces activations vis-à-vis du recrutement d'autres structures moins liées aux processus perceptuo-moteurs ont donc été posées. Enfin, certains auteurs ont pointé du doigt que le fait que les mêmes régions motrices soient impliquées dans l'exécution des actions et dans la compréhension du sens des mots d'action n'a pas réellement été démontré (Willems & Hagoort, 2007; Willems et al., 2010). Ces remarques ont alors donné du crédit à l'idée de zones de convergences (Damasio, 1989; Patterson et al., 2007; Meyer and Damasio, 2009; Simmons and Martin, 2009), c'est-à-dire des zones passerelles entre les structures à modalité spécifique ayant pour caractéristique de pouvoir récupérer les différentes informations perceptuelles et motrices sans pour autant les coder. Quelles places donner alors aux références sensori-motrices dans la composition du sens du mot ? Ces références sont-elles récupérées lors du traitement des mots et de ce point de vue réactivées en tant que telles, ou bien existe-t-il un système plus abstrait qui permettrait l'accès au cœur du sens sans rejouer entièrement l'expérience ? Telles sont les questions que pose la littérature actuelle, et auxquelles le présent travail de thèse a pour objectif de répondre.

Ce dernier chapitre nous conduit évidemment à l'objet de ce travail de thèse et aux problématiques que nous avons choisies d'étudier. La première d'entre elles résulte du constat que seules deux approches en regard du traitement du sens ont été étudiées : comment les concepts et le sens des mots peuvent être perdus suite à des lésions cérébrales spécifiques (McCarthy and Warrington, 1994; Capitani et al., 2003; Mahon and Caramazza, 2009) mais également comment des concepts bien appris sont traités chez le participant sain (Meteyard et al., 2010; Kiefer and Pulvermüller, 2011). La négligence de la littérature vis-à-vis de l'acquisition des concepts et du sens des mots ainsi que de la dynamique neuronale associée est ainsi criante². Au travers de l'étude de l'acquisition du sens des mots, c'est pourtant le rôle des informations sensori-motrices ainsi que le caractère stable ou bien labile de leur participation dans l'élaboration du sens qui pourraient être déterminés. La section B « Apports expérimentaux » regroupe ainsi les différentes études que nous avons menées afin de répondre aux questions présentées ci-avant et détaillées dans le chapitre 5. Au travers d'une première expérience, nous avons cherché à tester empiriquement l'hypothèse développée par Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005) selon laquelle le fait que le sens des mots d'action tels que « pianoter » soit porté par des liens fonctionnels entre les structures dédiées à l'action et au langage résulte d'un apprentissage associatif de type Hebbien (Hebb, 1949). En d'autres termes, nous avons voulu déterminer le rôle des expériences sensori-motrices dans l'acquisition du sens de nouveaux mots.

A l'aide d'une étude EEG en apprentissage sur 2 jours et d'une analyse des oscillations cérébrales, nous avons cherché à montrer que la simple écoute de nouveaux mots associés à l'exécution d'actions durant l'entraînement pouvait conduire à une activation des structures motrices (Chapitre VII ; Fargier et al., 2012). Au travers d'une deuxième étude focalisée sur l'analyse des PEs (potentiels évoqués), nous souhaitons montrer que des divergences catégorielles entre mots d'action et mots de vision peuvent s'observer précocement, dès l'acquisition des relations mots-référents, et qu'elles reposent très probablement sur une implication différentielle des structures sensori-motrices (Chapitre VIII ; Fargier et al., soumis).

Par la suite nous avons mené deux questions de front : D'une part, ces relations mots-référents sont-elles tributaires des caractéristiques du langage et d'autre part, les processus impliqués dans la récupération du sens de nouveaux mots sont-ils les mêmes que ceux impliqués dans le traitement de mots bien appris et/ou des objets ou actions qu'ils décrivent ? (Chapitre IX ; Fargier et al., en préparation). Enfin, stimulés par l'idée que les liens entre les réseaux moteurs et ceux du langage puissent se développer rapidement, tandis que peu d'études ont étudié l'impact de la production du langage sur le comportement moteur, nous avons développé une étude visant à déterminer si la verbalisation de mots pouvait faciliter l'exécution d'un mouvement de préhension d'objet (Chapitre X ; Fargier, Ménoret et al., 2012).

L'ensemble des résultats de ces études seront discutés et confrontés à la littérature afin de développer une hypothèse concernant le développement des relations mots-référents, l'impact des expériences sensori-motrices dans la représentation du sens et des processus d'abstraction pour élaborer un modèle de la représentation du sens des mots dans le cerveau.

² Nous faisons ici référence aux questions relatives aux processus neuronaux associés au développement de relations symboles-référents chez l'adulte. En ce qui concerne l'acquisition des mots chez l'enfant nous référons le lecteur à Bloom, 2000 ainsi qu'à Hirsh-Pasek & Michnick Golinkoff, 2006 pour l'acquisition des verbes.

PARTIE A:
CONTEXTE THEORIQUE

CHAPITRE I

Concepts et Sens des mots : Un point sur des liens réciproques

L'objectif de ce chapitre n'est pas proposer une revue exhaustive des courants de pensée focalisés sur la structure du sens ou des concepts, mais plutôt de présenter la réflexion ayant conduit à la démarche choisie qui consiste à aborder conjointement les études relatives aux concepts et celles relatives aux mots. L'une des façons de considérer comment s'articulent les liens entre concepts et sens des mots est de définir les propriétés de chaque notion ainsi que le rôle respectif qui leur est attribué. Il est alors nécessaire de déterminer dans quelle mesure ces rôles et propriétés divergent ou se complètent. Quant à une relative proximité entre concept et sens du mot, on peut d'ores et déjà observer que si le langage est le moyen d'exprimer et de transmettre nos expériences, besoins ou encore pensées, le sens des mots qui en sont les véhicules, doit s'inscrire dans les représentations mentales des objets, actions ou événements du monde (Vigliocco & Vinson, 2007). Après avoir déterminé brièvement ce qui constitue les concepts, les liens unissant concepts et sens des mots seront explicités au travers de la notion de signe linguistique.

1. De la structure des concepts

C'est au travers des concepts que les informations, recueillies et jugées pertinentes à partir d'un lot d'entités individuelles, sont conservées pour la reconnaissance ultérieure des différentes variantes de ces entités individuelles. Sans catégories ou sans la connaissance conceptuelle associée à ces catégories, il faudrait apprendre à quoi correspond une entité, un événement ou un objet particulier chaque fois que l'on rencontre ces derniers dans le monde environnant. Ainsi, en rassemblant les objets, les événements et les entités dans des catégories, la quantité d'informations à stocker en mémoire est réduite selon le principe d'économie cognitive, permettant alors de potentialiser la mise en œuvre de tout processus cognitif. Ainsi, le mot « piano » caractérise-t-il la catégorie piano incluant tous les objets qui, de par leurs caractéristiques, sont définis en tant que piano. Le concept « piano » est alors la représentation mentale de la catégorie « piano » (Goldstone & Kersten, 2003 ; Rips & Medin, 2005 ; Medin, Lynch & Solomon, 2000; Murphy, 2002). Au travers des décennies passées, comment ont été appréhendés les catégories et par conséquent les concepts ? La première théorie développée vis-à-vis de cette question est une approche dite « par définition » et prend son origine dans les réflexions de Platon ou encore dans celles d'Aristote. Selon cette approche, une catégorie est définie uniquement par les propriétés communes partagées par tous les membres de la catégorie. Il y a alors un nombre fini de propriétés *suffisantes* et *nécessaires* permettant de décider si un objet appartient à telle ou telle catégorie. En conséquence, un objet appartient à une catégorie ou non. Les limites entre les catégories sont, par définition, strictes et ne tolèrent pas qu'un même objet puisse appartenir à deux catégories différentes. Malgré un point fort résidant dans la simplicité de sa formulation et de ses prédictions, cette approche qui ne fut pas attaquée avant le XXème

siècle, a ses limites. En effet, est-il si aisé de définir un concept tel que « piano » ou « pomme » ? Putnam (1970) prévient notamment qu'une telle approche descriptive du sens par une définition ne peut pas constituer le cœur du concept. En effet, l'Histoire de la science a prouvé au fil des années qu'aucune définition n'était insensible à une révision. Wittgenstein (1953) pour sa part remarque, au travers de l'exemple des « jeux », que certaines caractéristiques sont partagées par les membres d'une catégorie, mais pas toutes (e.g. jeux à compétences particulières ou de hasard). Pour répondre aux contradictions simplement révélées par cet exemple en regard de l'approche par définition, Wittgenstein (1953) propose que les membres d'une catégorie soient unis par ce qu'il appelle des « ressemblances familiales ». Tous les membres d'une catégorie se ressemblent dans une certaine mesure, mais il n'y a pas une caractéristique qui se retrouve dans chacun des membres de façon obligatoire. Finalement, tous les membres d'une catégorie sont liés les uns aux autres par un ensemble de similarités et de dissemblances, et c'est ce réseau qui forme la catégorie et non les propriétés partagées par tous les membres.

Si l'approche classique a été contredite par l'idée qu'une définition n'est pas insensible à une révision, notons également qu'il n'y a pas de règle sans exception. Par ailleurs, d'aucuns auront l'intuition que pour une catégorie d'objets, d'entités ou d'évènements donnée, il existe des membres qui représentent mieux la catégorie que d'autres, c'est-à-dire qui en sont de meilleurs exemples. Ces constatations – sur lesquelles se basent les propositions de la théorie prototypique – ne trouvent pas d'explications dans la théorie classique des concepts. Dans cette dernière, il n'y a aucune raison pour qu'un objet représente mieux une catégorie qu'un autre. Rosch et collaborateurs (Rosch, 1973 ; 1975 ; Rosch & Mervis, 1975 ; Rosch et al., 1976), en mettant en place des expériences permettant de tester directement les différentes hypothèses de la théorie classique, ont pourtant mis en évidence que parmi les couleurs, certaines appelées « couleurs focales » étaient plus pertinentes que d'autres tandis que parmi les formes géométriques, le carré, le cercle ou le triangle étaient plus faciles à apprendre. Ces membres qui représentent mieux leurs catégories sont appelés « prototypes naturels » et les catégories sont construites autour d'eux. Il est alors proposé qu'au sein d'une catégorie, les différents membres se distinguent de par leur relation les uns vis-à-vis des autres. Les prototypes correspondent alors à des points de référence auxquels les autres membres sont comparés.

Il est également apparu évident que certaines caractéristiques sont plus fréquentes que d'autres au sein d'une catégorie. Cela n'exclut pas que les caractéristiques moins fréquentes ne justifient pas de l'appartenance de certains membres à leur catégorie. Pour autant, les prototypes d'une catégorie correspondent aux membres qui possèdent le plus de propriétés en commun avec les autres membres de cette même catégorie et le moins de caractéristiques en commun avec les membres d'autres catégories (Rosch & Mervis, 1975). En définitive, ces observations sont bien une confirmation de l'idée de Wittgenstein (1953) exposée plus tôt, puisque si les catégories ont une structure basée sur les ressemblances, alors la formation d'un prototype en est une conséquence naturelle. Ainsi, la théorie prototypique avec l'existence de points de référence peut expliquer les effets de typicalité, la ressemblance familiale et la présence de niveaux en postulant que les concepts sont structurés à partir d'un ensemble ouvert de caractéristiques (et non fixé comme dans la théorie classique) (Pesonen, 2002).

D'autres théories en regard de la structure des concepts ont été formulées mais ne sont pas abordées ici. Pour une discussion exhaustive, nous référons le lecteur à Murphy, 2002 ou encore à Medin, Lynch & Solomon, 2000. En

résumé, bien que basée sur la présence de propriétés caractérisant les catégories, la théorie prototypique se distingue de la théorie classique sur de nombreux points. En premier lieu, la condition selon laquelle l'appartenance à une catégorie est déterminée par des propriétés nécessaires et suffisantes est abandonnée. Les catégories peuvent être résumées par un membre qui représente mieux la catégorie qu'un autre. Quant à la structure des concepts, celle-ci repose sur les ressemblances familiales et il existe une organisation hiérarchique par niveaux (Pinker & Price, 1999). Enfin, il est bien admis que les concepts sont les représentations internes, mentales des catégories. De cette manière il est possible de discriminer les concepts d'action de préhension qui vont par exemple englober toutes les actions dirigées vers un objet et effectuées par la main, des concepts de vision qui peuvent comprendre un ensemble de patron visuels ou d'images.

2. Au signe linguistique

Rappelons que si nous avons recours aux approches linguistiques, sémantiques ou philosophiques du sens du mot, c'est parce qu'il n'existe pas à ce jour de théorie neuroscientifique unifiée vis-à-vis de cette problématique. Ainsi, les approches traditionnelles se sont-elles particulièrement attachées à décrire les relations entre les symboles qui donnent accès aux concepts d'une part et décrivent les entités ou objets du monde extérieur d'autre part. Nous aborderons la notion de signe linguistique (Ogden & Richards, 1923) qui résulte de l'association entre la forme du signe, appelé *signifiant* (i.e. le mot par exemple) et un *signifié* (i.e. le concept représenté) qui met en évidence la relation avec *l'objet de référence* et nous permettra d'appréhender de façon différentielle les approches amodale et incarnée de la représentation des concepts dans le cerveau.

Pour Russel (1905), les mots sont des symboles qui dénotent des objets et sont donc mandataires d'un objet, d'une entité ou d'une action dans le monde extérieur. Ainsi lorsque l'on entend ou lit un mot, notre attention n'est pas focalisée sur les propriétés physiques du mot en lui-même mais sur ce qu'il symbolise ou représente. Doit-on alors considérer que le mot n'est rien de plus qu'un type particulier de stimulus associatif ? (Johnson-Laird, 1987). Si l'on prend en exemple le cas de mots concrets, entendre un mot tel que « chaise » évoque une image mentale de l'objet (qu'il dénote). Mais une approche associationniste est-elle judicieuse pour caractériser ce qui constitue le sens d'un mot ? Une association est un lien entre une représentation en mémoire avec une autre, laissant une quantité ouverte d'associations possibles. Ainsi, si « chat » est communément associé à « souris » et « griffes », cela signifie-t-il pour autant que ces associations sont constitutives du sens ? Dans la mesure où les mots servent à dénoter des objets ou événements du monde extérieur, certains auteurs ont introduit la notion de sens *référentiel* (Frege, 1892 ; Russel, 1905). Il en demeure toutefois qu'une telle approche du sens revient à l'idée même que la relation entre un mot et l'objet de référence puisse être considérée comme un certain type d'association (Johnson-Laird, 1987). Par ailleurs, l'idée selon laquelle le sens du mot serait uniquement référentiel pose également des problèmes mis en évidence par Gottlob Frege (1892). Dans la pensée de Frege (1892), chaque nom ou terme singulier est associé à un sens (*Sinn*) et à une dénotation (*Bedeutung*). La dénotation du nom est l'objet désigné tandis que le sens est le contenu cognitif associé à ce terme (ce que l'on traduit ici par « concept »). Frege utilise un exemple très simple pour démontrer que plusieurs expressions peuvent référer au même objet tout en ayant des sens différents. En effet, l'on peut référer à Vénus aussi bien par l'étoile du

matin (en allemand « *Morgenstern* ») que par l'étoile du soir (en allemand « *Abendstern* »), deux expressions qui n'ont pourtant pas un sens équivalent en capturant différents aspects de l'objet de référence (Frege, 1892).

La notion de signe linguistique permet d'appréhender ces questions différemment en mettant en exergue la relation entre concept au travers du *signifié*, et mot avec le *signifiant* ainsi qu'avec l'objet de référence. Avant le développement d'un modèle sous forme de triade, de Saussure (1916) défendait l'idée dyadique que le signe linguistique est une construction mentale composée des deux éléments signifié et signifiant. Le signifiant désigne alors l'image acoustique d'un mot³, autrement dit le véhicule de la pensée, tandis que le signifié désigne quant à lui le concept, c'est-à-dire la représentation d'une entité ou d'un objet. La théorie saussurienne est alors plus relationnelle que référentielle, la relation entre le signifiant et le signifié s'ancre dans la signification et est représentée au travers d'un diagramme. Cependant, comme le soulignent Ogden & Richards (1923), dans son modèle dyadique de Saussure néglige le rapport avec l'objet de référence pour lequel le signe est mandataire. Plusieurs auteurs ont donc, par la suite, incorporé l'objet ou référent dans une triade (voir Figure 1.1). Dans cette triade, l'objet ou référent est dénoté de façon arbitraire par un signifiant. Le signifié est alors la représentation interne mentale du référent, autrement dit le concept. Dans quelle mesure cette triade est-elle informative vis-à-vis de la problématique décrite en début d'introduction, à savoir l'opposition entre une approche abstraite versus incarnée du sens et des concepts ?

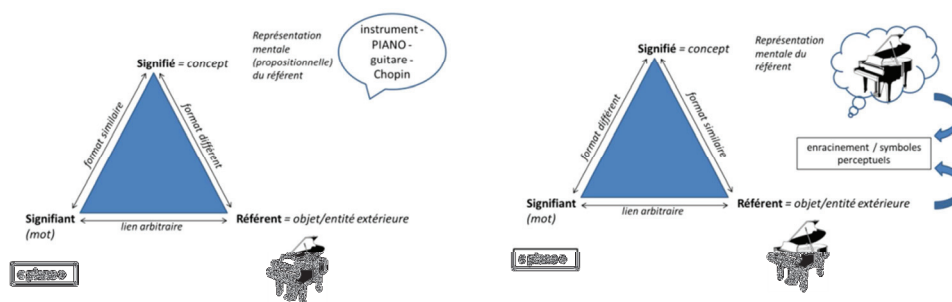


Figure 1.1. Illustration de l'opposition entre une approche amodale et « incarnée » du sens au travers d'une adaptation du triangle de Hjelmslev (1975). Dans l'approche amodale (à gauche), le format du signifié ou concept est similaire à celui du signifiant, à savoir linguistique par nature. De façon alternative, l'approche « incarnée » (à droite) postule que le format du signifié est similaire à celui du référent dans le monde extérieur, incorporant ses caractéristiques perceptuelles et motrices. Adapté de Scorolli, 2009.

Dans ces deux approches des concepts, les objets du monde environnant sont dénotés par des signifiants (e.g. mots) de façon arbitraire. En revanche, dans l'approche classique (Fodor 1975 ; Levelt, 1989 ; Landuer & Dumais 1997), les concepts sont représentés de façon propositionnelle au travers notamment de listes de propriétés, d'états et d'associations sémantiques. Le concept de « piano » est alors représenté mentalement par une série de propositions telles que « instrument », « Chopin » ou encore « guitare ». Ainsi, classiquement, la représentation mentale du référent doit-elle être similaire, dans son format, au signifiant, c'est-à-

³ De Saussure privilégiait le signe linguistique au travers du mot articulé. Placé sur un plan secondaire, les autres formes de signes linguistiques telles que les mots écrits peuvent cependant s'organiser de façon similaire.

dire sous forme de symboles linguistiques tandis que tout lien avec le référent et ses caractéristiques perceptuelles et motrices est perdu (voir Figure 1.1.). Alternativement, dans le cas des approches dites incarnées ou situées des concepts (Glenberg, 1997; Barsalou, 1999, 2008; Pulvermüller, 1999, 2005; Gallese et al., 2004; Keysers and Perrett, 2004; Pecher and Zwaan, 2005; Gallese and Lakoff, 2005; Clark, 2006, 2009; Fischer and Zwaan, 2008; Kiefer and Pulvermüller, 2011; Gallese and Sinigaglia, 2011), et notamment dans la théorie des symboles perceptuels de Barsalou (1999), le concept (ou signifié) n'a pas le même format que le signifiant, au contraire du référent (i.e l'objet) dont il conserve les caractéristiques sensorielles et motrices (voir Figure 1.1.). Dans ce dernier cas, la représentation mentale de l'objet (ou d'une catégorie d'objets) c'est-à-dire le signifié ou concept, est enracinée dans les expériences relatives à l'objet.

3. Conclusion

C'est finalement de la mince distinction entre concept et sens que naissent les bases implicites du lien qui unit ces deux notions. Les concepts sont des représentations mentales de catégories (e.g. pommes, chaises) (Murphy, 2002). Le rapport entre ces catégories d'objets, les mots qui les dénotent et leur sens associé peut être appréhendé au travers du signe linguistique (Ogden & Richards, 1923). Par conséquent, le sens d'un mot serait sa représentation dans la connaissance conceptuelle. Est-ce que le sens peut ainsi être affecté par les expériences perceptuelles et motrices associées aux objets et conduire à un sens collectif, partagé par un ensemble d'individus, en regard d'un sens individuel directement lié à l'expérience personnelle.⁴

En regard de la représentation du sens dans le cerveau, ce constat nous conduit à appréhender conjointement les études focalisées sur les mots et sur les concepts. Par ailleurs, il a été démontré que certains facteurs pouvaient affecter aussi bien les structures conceptuelles que les représentations sémantiques. McRae & Boisvert (1998) proposent que les propriétés telles que la corrélation entre différentes caractéristiques ou encore l'observation de caractéristiques distinctives versus partagées, participent de la structure conceptuelle et sont de nature à prédire les effets d'amorçage sémantique observés dans des tâches lexicales (McRae & Boisvert, 1998 ; Vigliocco et al., 2004). Dans leur chapitre, Vigliocco & Vinson (2007) soulignent que la plupart des études expérimentales sur l'organisation ou le contenu de la connaissance conceptuelle utilisent des mots comme stimuli tout en interprétant les résultats empiriques dans le cadre des concepts. *Sans présumer d'un lien direct 1 à 1 qui supposerait que les processus impliqués dans l'attribution ou la récupération d'un nom ou label à des référents se feraient de façon directe et transparente, il semble raisonnable de se placer dans un cadre assumant que les concepts sont composés des représentations des catégories identifiées par des ressemblances familiales (i.e. un réseau de caractéristiques sensorielles et motrices) que l'on peut supposer distribuées dans le cerveau (voir chapitre II), tandis que les mots unissent ces représentations pour l'utilisation du langage (Barsalou, 1999 ; 2008 ; Vigliocco & Vinson, 2007).*

Enfin, comme le souligne Pulvermüller (2011), du point de vue neuroscientifique dans lequel s'inscrit cette thèse, l'approche consistant à mettre en relation les signes linguistiques et les objets qu'ils sont censés décrire peut être mise en évidence par les similitudes ou les liens entre les corrélats neuronaux du traitement du signe linguistique et celui des objets référents. Les chapitres

⁴ Cette question sera également soulevée par les résultats obtenus dans les apports expérimentaux et sera donc abordée dans la discussion générale (voir Chapitre XI).

II à IV proposent un état de l'art des différentes études neuropsychologiques (chapitre II), comportementales (chapitre III) et de neuroimagerie (chapitre IV) permettant de rassembler toutes les informations nécessaires afin de déterminer laquelle des approches « abstraite » ou « incarnée » des concepts est la plus soutenue par les données empiriques et si la problématique de la représentation du sens dans le cerveau s'articule autour de cette dichotomie.

CHAPITRE II

Des maux aux sens : Ce que nous révèlent les études neuropsychologiques

Jusqu'à présent nous avons considéré que les concepts étaient des représentations mentales de catégories, et que ces dernières étaient formées d'un ensemble d'objets partageant des caractéristiques communes. Les réflexions quant à l'ontologie des concepts, à leur format ou aux éléments qui les composent doivent alors être appréciées du point de vue de la représentation du sens au sein du cerveau. L'approche traditionnelle, et finalement préliminaire, en neurosciences pour répondre à ce type de question est de s'intéresser aux cas de patients présentant des lésions cérébrales et d'en observer les déficits cognitifs potentiels ou inversement, de tenter de lier des déficits particuliers à des lésions cérébrales focales. Cette approche, qui prend naissance dès la moitié du XIX^{ème} siècle avec Lichteim, Wernicke ou encore Broca (Caramazza & Coltheart, 2006), doit être considérée comme une excellente opportunité d'associer des régions cérébrales données à un processus cognitif particulier. Cette approche se fait néanmoins sous l'hypothèse que le comportement pathologique qui résulte d'une ou plusieurs lésions cérébrales reflète le fonctionnement du système cognitif sain qu'un événement traumatique est venu perturber.

Dans ce chapitre nous verrons dans un premier temps dans quelle mesure les cas de patients présentant des déficits spécifiques inégaux entre catégories nous renseignent sur l'organisation des concepts dans le cerveau. Nous verrons ensuite particulièrement pourquoi les pathologies motrices associées à des déficits spécifiques aux mots d'action indiquent un rôle des structures à modalité spécifique dans la compréhension et la représentation des concepts. Enfin, nous présenterons le cas particulier de la démence sémantique qui suggère l'existence d'une région cérébrale permettant de lier les différentes informations sensorielles et motrices afin de permettre la récupération d'un concept et qui serait donc, par essence, amodale.

1. Les déficits catégoriels spécifiques : Une architecture distribuée ?

1.1. *Les catégories sémantiques générales*

De nombreux cas de patients présentant des déficits sélectifs pour une ou plusieurs catégories tandis que d'autres sont relativement épargnées ont été rapportés (McCarthy & Warrington, 1994; Forde & Humphreys, 1999; Gainotti, 2000; Humphreys & Forde, 2001; Capitani et al., 2003; Caramazza & Mahon, 2003; Mahon & Caramazza, 2005, 2009, 2011). Ainsi, depuis le travail séminal de Warrington & McCarthy en 1983, plusieurs études ont décrit des cas de patients présentant un déficit de traitement des catégories biologiques telles que les animaux ou les fruits, tandis que les catégories non-biologiques, les outils notamment, étaient peu ou prou affectées (Warrington & Shallice, 1984; McCarthy & Warrington, 1988; Hillis & Caramazza, 1991; Tyler et al., 1997; Humphreys et al., 1997; Laiacina et al., 1997; Moss et al., 1997; Caramazza & Shelton, 1998; Lambon Ralph et al., 1998; Samson et al., 1998; Borgo & Shallice, 2001; Capitani et al., 2003). Le patron inverse, bien que le nombre d'observations soit moindre, a également été largement documenté (McCarthy & Warrington, 1987; Warrington & McCarthy, 1987; Hillis

& Caramazza, 1991; Sacchett & Humphreys, 1992; Moss et al., 1997; Silveri et al., 1997; Cappa et al., 1998; Lambon Ralph et al., 1998; Laiacona and Capitani, 2001).

Rappelons que la connaissance liée à un objet regroupe un certain nombre de propriétés ou caractéristiques telles que son apparence (forme, couleur, texture, taille...), le son éventuel qu'il émet, les caractéristiques fonctionnelles ou motrices associées notamment à son utilisation ainsi que d'autres informations d'ordre plus encyclopédique (Saffran & Scholl, 1998). La dégradation du traitement de ces informations perceptuelles et motrices est-elle alors de nature à affecter le traitement des concepts ? Aussi Warrington & McCarthy en 1984 rapportent-ils le cas de trois patients dont le patient SBY qui était altéré dans sa capacité à nommer et identifier des animaux et la nourriture tandis que n'étaient pas observés les mêmes déficits pour des artéfacts (i.e. objets manipulables). Ce déficit semblait être la conséquence d'une encéphalite herpétique (HSE) ayant entraîné une lésion bilatérale du lobe temporal (Warrington & McCarthy, 1984). Malgré des étiologies différentes et des approches méthodologiques variables entre les études, de nombreux travaux rapportent des observations similaires (Warrington & Shallice 1984; McCarthy & Warrington 1988; Hillis & Caramazza 1991; Tyler et al. 1997; Humphreys et al. 1997; Laiacona et al. 1997; Moss et al. 1997; Caramazza & Shelton 1998; Lambon Ralph et al. 1998; Samson et al. 1998; Borgo & Shallice 2001; Capitani et al. 2003). Par contraste et à titre d'exemple, le patient CW92, décrit par Sacchett & Humphreys (1992) et atteint d'une lésion fronto-pariétale, présentait un déficit uniquement pour traiter les catégories non biologiques (voir également McCarthy and Warrington 1987; Warrington and McCarthy 1987; Hillis and Caramazza 1991; Sacchett and Humphreys 1992; Moss et al. 1997; Silveri et al. 1997; Cappa et al. 1998; Lambon Ralph et al. 1998; Laiacona and Capitani 2001). Cette double dissociation observée chez les patients a conduit au développement de différentes théories quant à l'architecture des concepts dans le cerveau.

Ainsi, Warrington et collaborateurs (1990) ont-ils émis l'hypothèse que c'est le poids des représentations perceptuelles et fonctionnelles qui déterminerait les représentations sémantiques des mots et concepts (voir également Farah & McClelland, 1991; Humphreys & Forde, 2001 ou Martin, 2007 pour des propositions similaires). Pour ces auteurs à l'origine de la théorie « sensoriel/fonctionnel », le système sémantique est organisé sous forme de sous-systèmes sémantiques à modalité spécifique (e.g. visuel/perceptuel ou fonctionnel/associatif). La capacité à reconnaître ou à nommer les items ou les entités du domaine du Vivant dépend alors des informations visuelles et perceptuelles, tandis que la capacité à reconnaître ou nommer des entités du non-Vivant dépend spécifiquement des informations fonctionnelles et associatives. Une autre théorie, l'hypothèse du « domaine spécifique » a été formulée par Caramazza & Shelton (1998). Selon cette dernière, les pressions évolutives ont résulté en des circuits neuronaux spécialisés et fonctionnellement dissociables pour permettre le traitement perceptuel et conceptuel des différentes catégories d'objets. L'hypothèse sous-jacente est que ces réseaux sont restreints aux catégories pour lesquelles l'identification doit être rapide afin de procurer des avantages reproductifs et de préservation de l'espèce. Les catégories « animaux », « fruits/légumes » mais également « outils » ont alors été considérées comme de bons candidats. Parallèlement, selon cette hypothèse, une association entre un déficit pour un type ou une modalité de connaissance donné et un déficit conceptuel pour une catégorie d'objets spécifique n'est pas une condition nécessaire.

Si les deux précédentes théories sont basées sur un principe neural avec l'idée de systèmes à modalité spécifique, d'autres théories basées sur un principe de corrélation ont également été proposées. Certains auteurs arguent alors que l'organisation des concepts se fait selon un système amodal et unitaire (Caramazza, 1990, Riddoch, 1988 ; Hillis, 1995). Deux hypothèses soutiennent cette proposition. D'une part, les caractéristiques conceptuelles correspondant aux propriétés des objets apparaissent ou interviennent conjointement et auraient donc tendance à être stockées en mémoire ensemble dans un même espace sémantique. D'autre part, des lésions cérébrales localisées entraînent des déficits sémantiques catégoriels soit parce que les connaissances conceptuelles relatives aux objets sont « stockées » dans des régions cérébrales adjacentes, soit parce que des lésions pour un type de propriétés se propagent aux autres propriétés de l'objet qui sont le plus souvent corrélées. Bien que cette théorie puisse s'accorder convenablement avec les études neuropsychologiques disponibles, le manque de spécificité vis-à-vis de ses prédictions ne permet pas d'expliquer l'ensemble et la diversité des déficits catégoriels observés chez les patients. Dans la même lignée, Tyler, Moss et collaborateurs (Moss et al., 1997 ; Tyler et al., 2001 ; voir également Devlin, 1998 ; McRae, 2002) ont développé une théorie proposant que les items du domaine du Vivant partageaient plus de caractéristiques que les items du domaine non-Vivant, et que par conséquent, les items non-Vivants possédaient plus de caractéristiques les distinguant les uns des autres. De plus, ces auteurs font l'hypothèse que le fait, pour des items, de partager un grand nombre de caractéristiques communes conduit à l'élaboration d'un réseau plus complexe et prévient des perturbations liées à une lésion. En d'autres termes, posséder un grand nombre de caractéristiques en commun conférerait une certaine résistance et expliquerait la diversité des déficits catégoriels.

En résumé, les trois propositions formulées et présentées ci-avant, les théories « sensoriel/fonctionnel », « domaine spécifique » et « structure conceptuelle », proposent des explications contradictoires quant aux causes des déficits sémantiques spécifiques aux catégories. Si l'on porte un regard individuel à chaque proposition, on remarque en revanche que les différentes hypothèses sous-jacentes ne sont pas forcément mutuellement exclusives. Basées sur différents niveaux de l'architecture de la connaissance conceptuelle, ces théories ne permettent donc pas d'expliquer de façon unifiée ces déficits. Néanmoins, toutes soulignent que la représentation des concepts semble s'organiser de façon distribuée dans le cerveau (Allport, 1985 ; Mesulam, 1998 ; Saffran & Scholl, 1998 ; Martin, 2007 ; Binder and Desai, 2011 ; Kiefer and Pulvermüller, 2011). Aussi, dans la mesure où une large majorité du contenu des concepts est liée à la perception et à l'action (Patterson et al., 2007), il est tentant d'associer les régions initialement dévolues à ces mécanismes aux régions impliquées dans la représentation du sens.

1.2. La dichotomie verbes versus. noms

L'étude du traitement des noms d'une part et des verbes d'autre part a également alimenté les questions sur la représentation du sens. Dans la mesure où les noms ont tendance à dénoter des objets tandis que les verbes réfèrent le plus souvent à des actions, des déficits pour l'un ou l'autre type de mots associés à des lésions affectant différentes parties du cerveau témoigneraient de l'organisation distribuée du sens.

Les premières dissociations entre ces deux types de mots ont été mises en évidence chez des patients aphasiques (Goodglass et al., 1966 ; Luria & Tsvetkova, 1967). Ces auteurs ont démontré

chez des aphasiques de Broca, dont les lésions étaient focalisées dans le cortex frontal gauche, des difficultés à dénommer des actions, tandis que, les patients aphasiques de Wernicke (dont les lésions concernent plutôt des régions postérieures temporales) étaient affectés dans leur capacité à produire des noms. Un certain nombre d'observations similaires ont depuis été faites puisque Mätzig et collaborateurs (2009) soulignent qu'entre 1984 et 2006, pas moins de 240 cas de patients présentant un déficit relatif entre noms et verbes étaient décrits, et ce au travers de 38 articles (Mätzig et al., 2009; Vigliocco et al., 2011). Hillis & Caramazza (1995) ont notamment rapportés les cas des patients EBA et CH : tandis que la patiente EBA éprouvait des difficultés à produire les noms en relation à une image qu'on lui montrait (voir Figure 2.1.), sa capacité à produire les verbes correspondant aux actions décrites par l'image était intacte. Le patient CH présentait un déficit inverse à savoir une incapacité à nommer les actions (i.e. produire les verbes) dépeintes par l'image. Bien que ces déficits pour les noms et les verbes puissent trouver une origine grammaticale⁵, nous souhaitons souligner ici la portée sémantique de ces atteintes.



EBA: 'Oh Lordy, she's making a mess. She let the thing go, and it's getting on the floor. They're testing something. He's falling, he's gonna hurt himself. She's clearing these things. She's looking at him falling, and she's gonna get some of these things going here.'

CH: 'Okay, the boy is, his mother, he is, uh, his sister is look for him, mother, but he's going to fall out of his chair because his legs are out there that way. And his mother is, all the time her dishes are being... and his mother is, she has got this (L.A. out) and her faucet is never really so that, and then he has a tree, but he is, I don't know.'

Figure 2.1. Illustration de la dichotomie des déficits pour des noms et des verbes. La description d'une telle image par les patients EBA et CH conduit à l'observation de déficits opposés où la patiente EBA ne parvient pas à produire correctement les noms tandis que le patient CH ne produit pas les verbes traduisant les actions décrites dans l'image. Pris de Shapiro & Caramazza, 2005.

Et quid de l'association de ces déficits à des lésions cérébrales spécifiques ? Damasio & Tranel (1993) se sont intéressés à cette question en IRM en utilisant une tâche de dénomination d'images. Ils ont montré que les patients Boswell et AN-1033 qui présentaient un déficit spécifique pour les noms avaient des lésions au niveau du lobe temporal médian et antérieur gauche (Figure 2.2.). De façon contrastée, le patient KJ-1360 pour lequel les difficultés concernaient la dénomination des actions présentait une lésion frontale prémotrice gauche. Ces auteurs ont donc proposé que ces observations témoignent de l'implication de réseaux neuronaux distincts dans le traitement de ces différents types de mots : le cortex temporal médian gauche serait associé au traitement des noms tandis que la région frontale gauche serait impliquée dans le traitement des verbes (Damasio and Tranel, 1993; Damasio et al., 1996; Tranel et al., 1997, 2003 ; Grossman et al., 2002).

⁵ Pour une discussion quant à une origine grammaticale de ce type de déficits, nous référons le lecteur à Vigliocco et al., 2011.

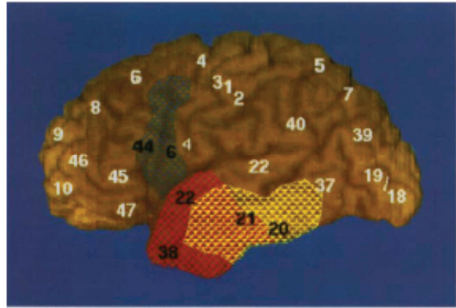


Figure 2.2. Reconstruction des lésions cérébrales associées aux déficits des noms et des verbes dans Damasio & Tranel, 1993.
Le patient KJ-1360, pour lequel un déficit des verbes a été observé, présente une lésion du cortex pré-moteur gauche tandis que le lobe temporal est intact (en bleu sur la figure). A l'opposé, les patients Boswell et AN-1033, qui présentent tous deux un déficit pour les noms, sont atteints de lésions qui se recouvrent partiellement au niveau du lobe temporal, à savoir dans la région mésiale et le cortex temporal latéral pour Boswell (en rouge) et la région temporale antérieure gauche pour AN-1033 (en jaune).

Dans une certaine mesure, ces données confortent les observations précédentes sur les déficits sémantiques spécifiques à certaines catégories. L'apport des études contrastant les verbes et les noms est par ailleurs significatif de l'idée que le sens est représenté au travers de réseaux neuronaux distribués. Aussi, il semble évident que le langage soit non seulement traité au sein des aires dites classiques du langage que sont les aires de Broca et de Wernicke, mais que la représentation du sens s'étende aux régions participant au traitement de la perception et de l'action. De cette manière, atteintes à ces régions pourraient être à l'origine des déficits mentionnés ci-avant, qu'ils soient observés pour différentes catégories sémantiques ou pour les verbes et les noms. Des indices plus probants quant à la participation des systèmes à modalité spécifique doivent pourtant être apportés par des études focalisées sur les pathologies spécifiques à l'action ou à la perception. Si des altérations du traitement perceptif ou moteur s'accompagnent de déficits sélectifs aux mots ou concepts qui dénotent des phénomènes perceptifs ou liés à l'action, alors l'on peut envisager la participation des régions dévolues à la perception et à l'action dans la représentation du sens.

2. Un rôle pour les structures à modalité spécifique ?

Si les études décrites précédemment semblent indiquer une représentation distribuée des concepts et du sens des mots dans le cerveau, d'autres études neuropsychologiques ont apporté des indices plus pertinents quant à une participation spécifique des régions perceptuelles et motrices. En effet, il a été montré que des syndromes impliquant des troubles moteurs spécifiques pouvaient être à l'origine de déficits dans le traitement des verbes (Daniele et al., 1994; Bak et al., 2001, 2006; Bak & Hodges, 2004; Arevalo et al., 2007; Silveri & Ciccarelli, 2007; Boulenger, Mechtouff, et al., 2008; Grossman et al., 2008; Rodríguez-Ferreiro et al., 2009; Lepron et al., 2009; Péran et al., 2009; Bak & Chandran, 2012). C'est notamment le cas dans la paralysie supranucléaire progressive (Bak et al., 2006 ; Daniele et al., 1994) ou encore la sclérose latérale amyotrophique (Bak et al., 2001 ; Bak & Hodges, 2004 ; Grossman et al., 2008). Ainsi, Grossman et collègues (2008) ont-ils démontré que des patients souffrant de sclérose amyotrophique latérale étaient altérés dans la récupération de la connaissance liée à l'action. Dans cette étude, on présentait aux patients une phrase décrivant une action ou un objet, ces derniers devant sélectionner parmi quatre propositions le verbe d'action ou le nom d'objet correspondant le mieux à la phrase cible. Selon ces auteurs, leurs observations que seules les connaissances liées à l'action étaient altérées, semblent être dues à la fois à une dégradation de la connaissance relative aux informations motrices représentées dans le cortex moteur et à une altération des composantes cognitives multiples qui contribuent de façon plus générale à la mémoire sémantique. Dans différents cas où la pathologie se traduit par une lésion des régions frontales et prémotrices, l'on rapporte des déficits spécifiques au traitement des verbes et des concepts

d'action (Tranel et al., 2001 ; Bak et al., 2006). Boulenger et collaborateurs (2008) ont, quant à eux, étudié le traitement sémantique de verbes d'action et de noms concrets dans la maladie de Parkinson (voir également Péran et al., 2009). Ces derniers ont pu montrer, au travers d'une tâche en amorçage masqué, que lorsque les patients n'étaient pas sous traitement dopaminergique⁶ ils ne montraient pas d'effet d'amorçage pour les verbes d'action contrairement à ce qui était observé pour les noms concrets (voir Figure 2.3.). Cette dissociation disparaissait en revanche avec la prise de L-Dopa, ramenant les patients à des performances similaires aux participants sains matérialisées par un effet d'amorçage identique pour les noms concrets et les verbes d'action (Boulenger, Mechtouff et al., 2008).

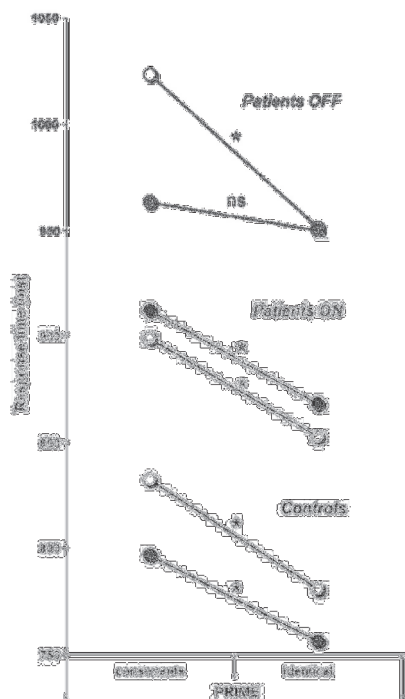


Figure 2.3. Performance moyenne des patients Parkinson et sujets contrôles appariés pour la tâche en amorçage masqué durant les périodes ON et OFF traitement dopaminergique.

Tandis que les patients ne présentent pas d'effet d'amorçage en OFF (i.e. pas de traitement à la L-Dopa) pour le traitement des verbes (en noir) comparé aux noms (en blanc), celui-ci est récupéré après prise du traitement dopaminergique. Notons que les temps de réponse des patients sont plus courts en période ON qu'en période OFF quelle que soit la nature du stimulus (verbe ou nom) mais restent toutefois plus longs que chez les sujets contrôles. Pris de Boulenger, Mechtouff et al., 2008.

Toujours dans la perspective de montrer une association particulière entre les régions corticales responsables du traitement de l'action et celui des verbes, Neiningner & Pulvermüller (2003) ont rapporté, chez des patients présentant des lésions des aires motrices et prémotrices droites, l'existence de déficits de la récupération de verbes d'action, comparés à des noms possédant de fortes associations visuelles. Par contraste, les patients dont le cortex temporo-occipital était lésé présentaient des performances diminuées dans le traitement des noms à contenus visuels.

Ces résultats ont conduit Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005) à développer l'idée que les systèmes neuronaux impliqués dans le traitement des actions et dans la perception des objets soient intriqués dans les réseaux sous-tendant la représentation du sens des verbes d'action et des noms « de vision » respectivement (voir Figure 2.4.). Ainsi, les verbes d'action seraient-ils représentés au travers de réseaux neuronaux distribués entre les régions périsylvienne et motrices tandis que les mots de « vision » seraient représentés au travers de réseaux partagés entre les aires périsylvienne et les aires temporo-occipitales.

⁶ La Levodopa ou L-dopa est un précurseur dopaminergique qui participe à la récupération d'une partie des troubles moteurs associés à la maladie de Parkinson.

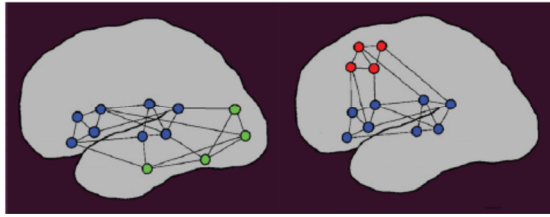


Figure 2.4. Modèle de la représentation des mots d'action (à gauche) et des mots de « vision » (à droite). La représentation des mots d'action comprendrait des réseaux distribués entre les aires périsylviennes et les aires motrices centrales tandis que la représentation des mots de « vision » comprendrait les aires périsylviennes mais également les aires temporo-occipitales. Pris de Pulvermüller, 2005.

L'ensemble de ces résultats permet donc de postuler que le traitement des mots d'action nécessiterait l'intégrité du système moteur (Boulenger, Mechtouff et al., 2008), indiquant une participation significative des régions à modalité spécifique dans le traitement des concepts. Ainsi, comme le soulignent Bak & Chandran (2012), les déficits observés dans le cadre des pathologies entraînant des troubles moteurs ne sont pas confinés à la catégorie lexicale des verbes mais s'étendent jusqu'au traitement de photographies dénotant des actions. Ces informations tendent à suggérer que les déficits pour les verbes d'action revus dans le paragraphe précédent puissent être la conséquence d'altérations des régions motrices, qui sous-tendraient un niveau plus abstrait de la représentation des actions (Bak & Hodges, 2004 ; Grossman et al., 2008 ; voir Bak & Chandran, 2011 pour une revue). Pour autant, un cas particulier d'altération de la récupération de la connaissance conceptuelle – la démence sémantique – vient moduler l'hypothèse selon laquelle les concepts sont représentés au sein des régions cérébrales impliquées dans la perception et l'action, en pointant le cas de déficits généralisés à l'ensemble des catégories sémantiques.

3. La démence sémantique : Existence d'un connecteur amodal ?

La démence sémantique (SD) est un cas particulier de déficit sélectif et progressif des capacités sémantiques qui s'observe dans toutes les modalités de réception et d'expression et qui affecte de façon similaire tous les types de concepts, ceux liés aux objets comme aux sons, odeurs ou encore au toucher (voir (Rogers et al., 2004; Patterson et al., 2007) pour une revue). Les patients présentent en effet une faible compréhension des items qui leur sont présentés au travers de mots écrits ou articulés, de photographies ou de sons, et même au travers d'odeurs (Bozeat et al., 2000; Coccia et al., 2004; Luzzi et al., 2007). Ce déficit a été rapporté au cours de différentes tâches expérimentales que ce soit dans des tâches de dénomination de photographies (Lambon Ralph et al., 2001), de définitions verbales (Lambon Ralph et al., 1999) ou de dessins d'objets (Bozeat et al., 2003). Cette pathologie et ses déficits associés semblent être la conséquence d'une dégénérescence ou atrophie des lobes temporaux antérieurs (ATL) (Hodges et al., 1992; Snowden et al., 1995). Ainsi, il a été montré que l'atrophie des ATL corrélait avec le degré de sévérité des déficits sémantiques (Mummery et al., 2000; Nestor et al., 2006). Plusieurs études ont montré, au-delà d'une performance amoindrie globale, que les mots concrets étaient compris avec plus d'efficacité que les mots abstraits (Jefferies et al., 2009; Hoffman et al., 2012). Ces observations ont conduit Hoffman et collègues (2012) à émettre l'hypothèse que la démence sémantique affectait tous les types de connaissance et que si les mots concrets résistaient plus longtemps à cette détérioration, il fallait y voir une conséquence de la plus grande richesse des représentations sémantiques pour les objets et mots concrets.

Cette pathologie se traduit également par une sévère anomie, c'est-à-dire une incapacité à nommer les objets et les concepts que ce soit en réponse à une stimulation ou dans le discours

spontané. Ainsi, lorsque l'on demande à un patient de nommer une photographie représentant un zèbre, il répondra qu'il s'agit d'un cheval, et tout en pointant les rayures, demandera à quoi ces « choses marrantes » peuvent correspondre (Patterson et al., 2007). Il semble par ailleurs que les patients ne présentent pas de difficultés de la production des mots, leurs déficits laissant plutôt penser à une absence d'expérience ou de familiarité avec le mot ou son référent dans le monde (Hodges and Patterson, 2007). Des formes de sous- ou sur-généralisation s'observent également par la disposition qu'ont les patients à nommer par exemple tous les objets permettant de contenir quelque chose comme les tasses, valises ou encore bouteilles par le mot « conteneur » (Snowden et al., 1995; Lambon Ralph et al., 1999; Bozeat et al., 2003). Enfin, Lambon-Ralph et collaborateurs (2010) ont développé un paradigme particulier pour tester le statut invariable des représentations sémantiques. Adapté des tâches classiques de correspondances mot-image, ils ont présenté aux patients des items (concepts) cibles et des éléments ou items confondants (voir Figure 2.5.) qui possédaient des similarités de surface avec les items cibles sans pour autant appartenir à la même catégorie. De façon significative, les auteurs ont montré chez six patients à la fois une sous-généralisation, c'est-à-dire une propension à considérer des objets atypiques comme n'appartenant pas à la même catégorie, et une sur-généralisation, autrement dit l'inclusion dans la catégorie d'objets n'en faisant pas partie (Lambon Ralph et al., 2010).

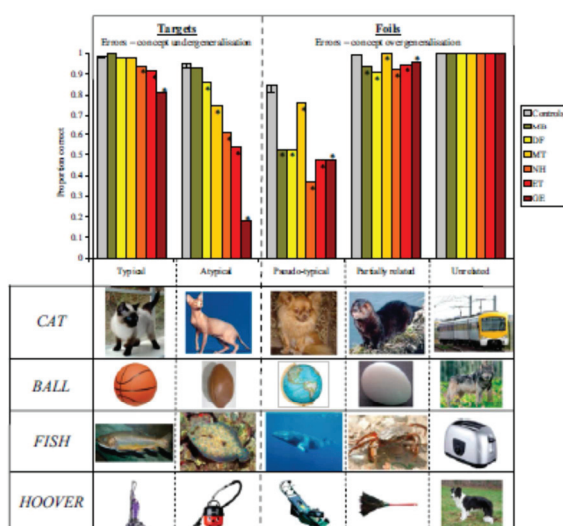


Figure 2.5. Performance des patients atteints de démence sémantique lors de la tâche de correspondance mot-image.

Chaque essai contenait un mélange d'items cibles et confondants. Les items cibles incluaient à la fois des exemples typiques et atypiques d'une famille (e.g. poisson et limande). Il y avait également trois types d'items confondants partageant un certain nombre de caractéristiques avec les items cibles. Pris de Lambon-Ralph et al. 2012

Enfin, Pulvermüller et collaborateurs (2010) ont cherché à identifier si les patients souffrant de démence sémantique traitaient de façon équivalente toutes les catégories. Ces derniers rapportent effectivement un déficit généralisé dans le traitement conceptuel des catégories, mais pointent également une sorte de résistance de certaines catégories à la dégradation des capacités sémantiques. Ainsi, au travers d'une tâche de décision lexicale, la performance des patients était-elle plus affectée pour le traitement des mots référant à des couleurs que pour ceux référant à des formes. De façon similaire, les performances étaient meilleures pour des mots référant à des actions de la main ou du bras que pour ceux référant à des mouvements du visage (Pulvermüller et al., 2010). L'ensemble de ces observations permet de suggérer que les ATL puissent jouer le rôle de connecteur amodal, c'est-à-dire d'un module au sein duquel l'ensemble des informations sémantiques convergeraient.

Rappelons que dans cette pathologie, les capacités perceptuo-motrices ainsi que d'autres aspects cognitifs (Hodges et al., 1992) ne sont pas atteints, du moins jusqu'aux stades avancés de

la maladie. Ainsi, Ninio (1989) a-t-il caractérisé cette pathologie « la perception déshabillée du sens ». *En définitive, les déficits globaux pour les concepts présentés par les patients semblent résulter de l'atrophie progressive des lobes temporaux antérieurs (ATL). Non seulement, les ATL présentent un hypométabolisme chez les patients mais cette région est connue pour être largement connectée avec d'autres cortex associatifs à modalité spécifique (Gloor, 1997 cité dans (Rogers et al., 2006). Ainsi, s'il semble exister un connecteur amodal, situé dans les ATL et permettant de lier les différentes informations sensori-motrices entre elles pour former des concepts cohérents, les observations décrites dans ce paragraphe sont également cohérentes avec le modèle développé par Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005) selon lequel les représentations sémantiques des mots incluent les réseaux corticaux distribués responsables du traitement des informations sensorielles et motrices. L'on propose ainsi un modèle hybride de la représentation des concepts qui implique que les informations représentées au sein des réseaux corticaux responsables de la perception et de l'action fusionnent au sein d'un connecteur amodal situé dans les lobes temporaux antérieurs (Patterson et al., 2007 ; Pobric et al., 2010 ; voir chapitre V).*

4. Conclusion

Au cours de ce chapitre nous avons vu que l'étude des cas de patients cérébro-lésés ou atteints de maladies neurodégénératives offrait un substrat très riche pour le développement de théories relatives à la représentation des concepts dans le cerveau. Pour autant, des précautions vis-à-vis de ces données neuropsychologiques doivent être prises. Il n'est en effet pas rare d'observer les cas de deux patients présentant des déficits équivalents mais chez qui les lésions cérébrales, qui ont par ailleurs souvent des étiologies diverses, impliquent des réseaux différents. A ce titre, soulignons les cas des patients EN (Caramazza & Shelton, 1998) et DB (Lambon-Ralph et al., 1998) qui présentent tous deux un déficit spécifique pour la catégorie « animaux » mais sont atteints de lésions frontales et pariétales pour le premier et d'une atrophie temporale pour le second. De la même manière, le patient GP98 rapporté par Cappa et collègues (1998) présente un déficit comparable au patient CN94 rapporté par Breedin et al. (1994) alors que le profil des lésions de ces patients diffère (i.e. GP98 : antérieur temporal gauche ; CN94 : fronto-pariétal gauche). Enfin, peut-on envisager sereinement d'associer ces déficits catégoriels spécifiques tant les lésions peuvent recouvrir de larges régions ? Wilson (1997) rapporte notamment le cas du patient CN97, altéré dans le traitement de la catégorie « animaux », qui est touché par des lésions s'étendant sur les lobes temporaux, les structures limbiques ou encore une partie de réseaux frontaux. Quant aux observations liées à la démence sémantique, Gainotti (2011) au travers d'une revue récente suggère que les différents déficits sémantiques observés chez les patients souffrant de démence sémantique résulteraient de la disparition conjointe des représentations picturales et verbales plutôt que d'une perte de la connaissance amodale (Gainotti, 2011). Néanmoins, toutes ces observations ont permis de suggérer que les concepts sont représentés de façon distribuée dans le cerveau. Et, tant les pathologies motrices offrent un outil particulièrement pertinent pour l'investigation du rôle des régions à modalité spécifique, l'association concept d'action, régions motrices et comportement moteur, par opposition à l'association régions visuelles et mots de vision, cristallise une large part des études relatives à la représentation du sens (cf chapitre III). Ce constat nous a tout naturellement conduit à traiter de façon précise la question de l'acquisition de la représentation du sens des mots d'action d'une part et des mots de vision d'autre part (cf Synthèse). Mais auparavant, le chapitre suivant propose

une revue des études ayant examiné la question du rôle fonctionnel des régions à modalité spécifique dans le traitement du sens chez les participants sains.

CHAPITRE III

Liens fonctionnels entre perception, action et langage

En regard de la représentation du sens dans le cerveau, se limiter uniquement aux données neuropsychologiques reviendrait à mettre en place des théories par défaut. Or, comme souligné en conclusion du chapitre précédent, si effectivement la majorité des cas de patients amènent à proposer un modèle distribué de la représentation du sens, encore faut-il pouvoir démontrer que les différentes régions sensorielles et motrices sont engagées lors du traitement et de la compréhension du sens des mots ou des concepts. Dans ce chapitre, je propose une revue des études indiquant l'existence de liens fonctionnels entre perception et langage d'une part, et action et langage d'autre part. Par lien fonctionnel, nous étudierons le rapport entre le traitement d'une phrase ou d'un mot et le traitement perceptuel ou moteur, notamment lorsque celui-ci est induit par la réalisation d'une tâche perceptuelle ou motrice concomitante. Cette démarche permet d'appréhender dans quelle mesure les structures à modalité spécifique participent à la représentation du sens. Remarquons ici l'abondance des données expérimentales relatives aux interactions entre le traitement du langage et celui de l'action, et ce, notamment, du fait du développement d'un grand champ de recherche lié à l'action qui s'est développé à la suite de la découverte des neurones « miroir »⁷⁸ (di Pellegrino et al., 1992; Fadiga et al., 1995; Rizzolatti et al., 1996; Rizzolatti and Arbib, 1998; Buccino et al., 2001; Jeannerod, 2001; Rizzolatti & Craighero, 2004; Kilner et al., 2009). En outre, les apports expérimentaux qui composent la section B de ce travail de thèse mettent également l'accent sur la représentation du sens des mots d'action. Par conséquent, nous traiterons le cas des liens unissant le langage et l'action de façon plus détaillée. Dans un premier temps, cependant, étudions dans quelle mesure les processus perceptuels semblent intimement liés au traitement du langage.

1. Les liens entre perception et langage

Un certain nombre d'études ont cherché à mettre en évidence une interaction entre le traitement d'informations perceptuelles telles que la couleur et la forme ou encore l'orientation et le mouvement d'une part, et le traitement de mots ou de phrases qui décrivent ces informations d'autre part (Stanfield & Zwaan, 2001; Zwaan et al., 2002; Zwaan & Yaxley, 2004; Kaschak et al.,

⁷ Par souci de clarté nous n'aborderons pas en détails les études témoignant des liens entre la perception linguistique et la motricité. En revanche, notons que perception et production linguistiques impliquent des ressources cérébrales communes, et notamment les circuits neuronaux moteurs (Fadiga et al., 2002; Watkins et al., 2003; voir Pulvermüller & Fadiga, 2010 pour une revue).

⁸ Les neurones « miroir » sont une classe particulière de neurones visuo-moteurs découverts dans l'aire F5 du cortex prémoteur chez le singe (di Pellegrino et al., 1992; Rizzolatti et Craighero, 2004). Ces neurones ont la particularité de répondre aussi bien à l'exécution d'une action ayant un but (par exemple de préhension d'un objet) qu'à l'observation de cette même action réalisée par une autre personne. Cette découverte a dynamisé les études visant les liens entre langage et action car l'on présente d'une part les mécanismes de compréhension d'action et de compréhension du langage comme étant similaires, et d'autre part l'aire F5 est considérée comme l'homologue de l'aire de Broca chez l'homme (Rizzolatti et Arbib, 1998). Enfin, le fait que le système miroir réponde au simple son relatif à l'action (Kohler et al., 2002; Keysers et al., 2003) suggère qu'il puisse coder le contenu d'une action à un niveau abstrait et que ce contenu puisse être accessible de manière auditive.

2005; Zwaan & Taylor, 2006; Lincoln, 2007; Meteyard et al., 2007, 2008; Fischer & Zwaan, 2008; Richter & Zwaan, 2010). Si une influence réciproque pouvait être démontrée, alors elle serait significative de liens fonctionnels entre perception et langage au travers de la participation des réseaux neuronaux de la perception à la représentation du sens des mots ayant un contenu perceptif.

1.1. *La couleur*

Qu'en est-il alors d'un point de vue empirique ? Tout d'abord, plusieurs études ont mis en évidence des effets de facilitation entre le traitement de photographies et le traitement de mots sémantiquement congruents, effets de facilitation que l'on peut observer dans les deux directions. En effet, le traitement de formes dessinées peut être amorcé par le traitement de mots sémantiquement congruents et inversement, le traitement de mots peut être amorcé par la perception d'images décrites par les mots (Carr et al., 1982 ; Sperber et al., 1979 ; Vanderwart, 1984). Par ailleurs, Richter & Zwaan (2010) ont récemment cherché les effets du traitement de mots de couleurs sur une tâche perceptuelle indirecte. Dans cette étude, les participants devaient juger si deux couleurs présentées successivement étaient identiques ou non. Parallèlement, après la présentation de la première couleur, les participants réalisaient une tâche de décision lexicale sur des mots de couleurs, des mots non liés à des couleurs, ou des non-mots. Les prédictions des auteurs consistaient à penser que si les représentations des couleurs correspondent aux représentations déclenchées par le traitement des mots alors des effets de congruence ou d'incongruence⁹ devaient être obtenus pour les deux tâches : décision lexicale et discrimination perceptuelle. Dans ce type de paradigme, l'on s'attend à observer des temps de réponses plus courts lorsque le mot correspond à la couleur. Les auteurs ont ainsi observé que le jugement de discrimination de couleur était ralenti lorsque les deux couleurs à discriminer étaient différentes. De la même manière, lors de la décision lexicale, les temps de réponse étaient plus courts lorsque le mot décrivait la couleur présentée auparavant (mais voir Connell, 2007 pour des résultats contradictoires). Ces observations ont également été rapportées en l'absence de tâche sémantique sur les mots. Par conséquent, Richter & Zwaan (2010) ont interprété ces résultats comme la *démonstration que les représentations perceptuelles liées à la couleur étaient activées lors du traitement de mots désignant des couleurs.*

1.2. *La forme*

De façon cruciale, Zwaan et collaborateurs (2002) se sont intéressés à l'idée selon laquelle les symboles perceptuels étaient ré-activés lors de la compréhension du langage. Cette hypothèse se base sur l'intuition, déjà mise en exergue dans l'introduction générale, que la compréhension du langage ne peut se réduire à une transformation des entrées linguistiques en représentations propositionnelles mais intègre des informations perceptuelles induites par les phrases. Considérons « Le chasseur observe l'aigle dans le ciel » et « Le chasseur observe l'aigle dans son nid ». Selon la théorie propositionnelle, ces deux phrases peuvent être réduites aux propositions « chasseur ; aigle ; ciel » et « chasseur ; aigle ; nid », n'impliquant que peu de différences entre les deux. Pourtant, il est évident que la première phrase sous-entend un aigle planant dans le ciel,

⁹ Les effets de congruence et d'incongruence sont attendus lorsque l'on présente successivement ou simultanément, deux stimuli ou événements qui se correspondent ou non respectivement (e.g. photographie de chien/le mot « chien » ; photographie de chaise/ le mot « chien »)

ailes ouvertes, tandis que la seconde implique un aigle reposant dans un nid, ailes fermées. Zwaan et collègues (2002) ont alors présenté de telles phrases suivies de photographies, par exemple d'aigles ayant soit les ailes ouvertes soit le long du corps. Les participants devaient alors décider si l'objet figurant sur la photographie était mentionné dans la phrase lue. Au cours de deux tâches de reconnaissance et de dénomination, les auteurs ont rapporté que les temps de réponses étaient plus courts lorsque l'objet de la photographie correspondait à celui suggéré dans la phrase (voir également Lincoln et al., 2007). Ces résultats doivent alors être considérés comme des preuves en faveur de l'idée selon laquelle *les symboles perceptuels des référents sont ré-activés durant la compréhension du langage, et ce même lorsque les caractéristiques du référent ne sont pas explicitement décrites* (Barsalou, 1999 ; Zwaan et al., 2002).

1.3. L'orientation

Dans une lignée similaire, il semble que l'orientation d'un objet impliquée par le sens d'une phrase puisse également être représentée mentalement pour la compréhension du langage (Stanfield & Zwaan, 2001). Ces auteurs ont présenté une série de phrases décrivant l'orientation verticale ou horizontale d'un objet (e.g. « Il a martelé le clou sur le mur » vs. « Il a martelé le clou au sol ») puis une photographie de l'objet dans une position correspondant ou non à celle impliquée par la phrase. Les auteurs ont rapporté que lors d'une simple tâche de reconnaissance similaire à celle utilisée dans Zwaan et al. (2002), les temps de réponses des participants étaient plus courts lorsque la position de l'objet correspondait à celle induite par la phrase et par conséquent plus longs lorsque celle-ci ne correspondait pas (Stanfield & Zwaan, 2001). Ces résultats indiquent, tout comme pour la forme, que l'orientation (sous-entendue par le sens de la phrase) d'un objet est d'une certaine manière simulée lors de la compréhension du langage.

1.4. Perception visuelle du mouvement

Plusieurs études ont ainsi fait la démonstration que la forme, la couleur et l'orientation des objets tels qu'induites par le sens des phrases étaient de nature à influencer le traitement et la compréhension du langage. Certaines équipes ont alors tenté de déterminer si d'autres propriétés perceptuelles telles que la perception visuelle des mouvements pouvaient influencer de manière équivalente le traitement du sens des phrases. Dans une étude réalisée par Zwaan et collègues (2004), l'on présentait à des participants des phrases impliquant un objet soit dirigé vers le corps soit, à l'inverse, loin du corps (e.g. « Le pitcher te lance la balle »). Ensuite, deux photographies d'une balle différant en taille (grosse ou petite) apparaissaient à l'écran sous-entendant une balle en mouvement près ou loin de soi. De façon intéressante, la tâche consistait uniquement à juger si les deux photographies représentaient le même objet, et n'impliquait donc pas directement le contenu de la phrase. Pourtant, les auteurs ont montré que lorsque la photographie correspondait au mouvement sous-entendu par la phrase (i.e. une balle grosse et un mouvement vers soi), les temps de réponses étaient plus courts que lorsqu'il n'y avait pas de correspondance. Il semble donc que lorsque l'on est amené à traiter une phrase décrivant un mouvement, que celui-ci soit dirigé vers soi ou au contraire loin de soi (i.e. vers autrui), l'on *réalise une simulation mentale dynamique de cette phrase* (Glenberg, 1997; Glenberg & Kaschak, 2002; Zwaan & Yaxley, 2004; Gallese & Lakoff, 2005; Gallese & Sinigaglia, 2011). Kaschak et collaborateurs (2005) se sont également intéressés à la direction des mouvements. Dans cette étude, les auteurs présentaient des phrases décrivant des mouvements selon quatre directions : au loin ; vers soi ; vers le haut ;

vers le bas. Parallèlement, les participants percevaient des stimuli perceptuels animés décrivant des mouvements similaires à ceux indiqués par les phrases. Leurs résultats pour une tâche de décision sémantique mais également pour une tâche de jugement grammatical ont montré que lorsque les mouvements décrits dans les stimuli perceptuels ne correspondaient pas à ceux suggérés par les phrases, les temps de réponses étaient plus courts (Kaschak et al. 2005). Ces résultats décrits comme un effet d'interférence semblent *a priori* contradictoires avec ceux revus jusqu'à maintenant où un avantage était observé cette fois en cas de congruence entre les stimuli et le sens de la phrase. Les auteurs ont alors proposé que cet avantage dans le cas de non-correspondance/incongruence soit dû au fait que le stimulus perceptuel, visuel ici, engage les mêmes mécanismes que ceux nécessaires à la simulation des phrases perçues simultanément. Cet avantage serait finalement dépendant d'un chevauchement temporel du recrutement des ressources nécessaires à l'interprétation du percept et à la simulation du contenu de la phrase mais également à une intégrabilité plus difficile du fait de la nature des stimuli visuels. En effet, dans l'étude de Zwaan et collaborateurs (2002), si un effet facilitateur était observé lorsqu'il y avait correspondance entre le stimulus visuel présenté et la phrase traitée, ce dernier était dû au fait que la présentation de ces stimuli était séquentielle, ce qui conduit à l'annulation de l'effet facilitateur lorsque les stimuli ne sont pas congruents et sont donc plus difficiles à intégrer.

Enfin, Meteyard et collaborateurs (2007) ont rapporté que l'écoute de mots de déplacement tels que « monter » ou « descendre », et non l'écoute de mots contrôles non associés à des mouvements, avait un impact sur la capacité des participants à détecter visuellement des mouvements de points sur l'écran (voir également Meteyard et al., 2008 ; Bedny & Caramazza, 2011 pour une revue). Cette influence était repérée par une diminution dans la performance de détection lorsqu'il n'y avait pas de correspondance entre les mots de déplacement et la direction du mouvement des stimuli visuels (voir Bidet-Ildei et al., 2011 pour un effet facilitateur du traitement d'un mot d'action tel que « lancer » sur les temps de réponses à une tâche de jugement perceptuel). Meteyard et collègues (2007) ont alors suggéré que la compréhension des mots évoquant un déplacement dépendait des aires visuo-motrices connues pour participer au traitement visuel des déplacements moteurs (e.g. les aires MT/MST).

1.5. Conclusion

Au vu de ces résultats comportementaux, des liens fondamentaux apparaissent entre le traitement de phrases ou de mots et celui des objets perceptuels, c'est-à-dire des référents. Il a été suggéré que l'origine de ces liens se trouve dans le recrutement de ressources cérébrales communes à la fois au traitement langagier et au traitement des référents. Cette notion de « circuits neuronaux partagés » va trouver un écho particulièrement saillant dans les liens entre le langage et l'action que nous traiterons dans le paragraphe suivant. Notons dès à présent qu'une approche amodale (Fodor, 1975 ; Levelt, 1989 ; Landauer & Dumais, 1997 ; Pylyshyn, 1984) semble peu à même de rendre compte de ces mécanismes. En effet, l'approche amodale de la représentation du sens prédit que le traitement et donc la compréhension des mots dépendent de régions cérébrales qui ne sont pas associées à une modalité perceptuelle particulière ni au système moteur (Bedny & Caramazza, 2011). En d'autres termes, selon cette approche, la compréhension du langage ne doit pas engager des structures cérébrales impliquées dans le traitement des percepts ou des actions. La simple observation que la réalisation de tâches perceptuelles a une influence sur le traitement langagier va à l'encontre d'une représentation totalement amodale du

sens. En revanche, plusieurs auteurs (Glenberg, 1997; Glenberg & Kaschak, 2002; Zwaan & Yaxley, 2004; Gallese & Lakoff, 2005; Barsalou, 2008 ; Gallese & Sinigaglia, 2011) ont développé l'idée selon laquelle une simulation mentale du contenu de la phrase serait réalisée pour la compréhension du langage. Une telle simulation implique *de facto* que le traitement du langage d'une part et des référents d'autre part s'effectue au travers de circuits neuronaux partagés et sous-entend donc que les concepts et le sens des mots sont enracinés dans les expériences perceptuelles et motrices.

2. Liens entre action et langage

Si les études décrites précédemment rendent compte de liens entre les systèmes dévolus à la perception et à la compréhension du langage, toute une littérature s'est intéressée aux liens unissant les systèmes liés à l'action d'une part et au langage d'autre part. Les questions quant à de tels liens ont trouvé une résonance particulière dès l'élaboration de théories relatives à une origine gestuelle du langage (Goldin-Meadow et al., 1993; Rizzolatti et Arbib, 1998; Goldin-Meadow, 1999; Gentilucci & Corballis, 2006; Arbib, 2008; Arbib et al., 2008; Corballis, 2009) puis plus tard lors de la découverte des neurones « miroir » (di Pellegrino et al., 1992; Fadiga et al., 1995; Rizzolatti et al., 1996; Rizzolatti et Arbib, 1998; Buccino et al., 2001; Jeannerod, 2001; Rizzolatti & Craighero, 2004; Kilner et al., 2009). Après avoir revu quelques études permettant de mettre en évidence des interactions réciproques entre la production du langage et de gestes, nous nous attacherons à décrire les données permettant de déterminer dans quelle mesure l'engagement des structures dévolues à l'action peut influencer sur le traitement et la compréhension du langage désignant l'action et réciproquement.

2.1. *Influence réciproque de la gestuelle sur la production du langage*

Ainsi, comme je l'ai mentionné ci-avant, plusieurs études ont cherché à mettre en évidence que la motricité pouvait influencer la production linguistique. Afin de détecter une telle influence, Gentilucci et collaborateurs ont mesuré si la production de syllabes (Gentilucci et al., 2001, 2004; Gentilucci, 2003) ou de mots (Bernardis and Gentilucci, 2006) pouvait être affectée par l'exécution de gestes. Gentilucci et al. (2001) ont demandé à des participants de saisir des objets variant en taille et de prononcer de façon simultanée les syllabes qui étaient inscrites sur les objets. A l'aide d'une analyse de la cinématique du mouvement, les auteurs ont pu montrer que la vitesse d'ouverture de la bouche et son ouverture maximale étaient affectées par la taille de l'objet, à savoir augmentées lors de la saisie de plus grands objets. Cette influence était également retrouvée dans le spectre vocal, et ce dans la même direction puisque lorsque les participants attrapaient le plus grand objet, la puissance vocale maximale était augmentée par rapport aux objets plus petits.

Par ailleurs, Bernardis & Gentilucci (2006) ainsi que Barbieri et al. (2009) ont montré que la production de gestes manuels pouvait renforcer la production des mots. Dans ces études, une augmentation du spectre vocal mais également une réduction du pic de vitesse du bras étaient observées, indiquant d'une certaine manière une inhibition du geste au profit de la production des mots. De façon similaire, Chieffi et collègues (2009) ont demandé à des participants de réaliser des mouvements déictiques (i.e. pointer vers soi ou au loin) tout en lisant à voix haute des mots correspondant aux mouvements réalisés tels que « ici » ou « là-bas ». Là encore, des effets

réciroques entre le langage et la gestuelle ont été observés puisque la production du geste entraînait une augmentation de la puissance du spectre vocal. En revanche, contrairement à l'effet inhibiteur de la production verbale sur la gestuelle observé par Bernardis et Gentilucci (2006), ici, lorsque le mot prononcé correspondait au mouvement, ce dernier était réalisé plus rapidement que lorsqu'il n'y avait pas de correspondance. Une explication possible à ces effets *a priori* contradictoires est qu'ils sont le résultat de la tâche expérimentale : tandis que dans Bernardis & Gentilucci (2006), le geste de « secouer la main » est effectué pour assister la production du mot « bonjour », la tâche de Chieffi et al. (2009) implique plutôt que la prononciation des mots « ici » ou « là-bas » vienne renforcer le sens du geste. Il n'en demeure pas moins que tous ces résultats témoignent de liens réciroques entre le système langagier et celui impliqué dans la réalisation ou l'observation d'actions. *Ainsi, au vu de ces résultats, et bien que la proximité spatiale des représentations motrices de la main et de la bouche dans le cerveau ait été soulignée (Rizzolatti et al., 1988 ; Cavada, 2001 ; Matelli & Luppino, 2001), il a été proposé que les gestes articulatoires impliqués dans la production des syllabes ou des mots et les gestes manuels puissent être représentés au sein des mêmes circuits neuronaux moteurs (Rizzolatti and Arbib, 1998).*

Bien que le sujet central du présent travail de thèse concerne la représentation du sens dans le cerveau, la démonstration que perception et production linguistiques impliquent des ressources cérébrales communes, en particulier les circuits moteurs, tend à conforter l'idée d'un mécanisme de résonance à l'interface entre notre cerveau et le monde extérieur. De plus, il semble bien que l'influence réciroque observée soit la conséquence de la correspondance entre les gestes réalisés et les mots produits. Dans les paragraphes suivants, nous chercherons à retracer les différentes études tendant à montrer que le système moteur est engagé dans le traitement du sens porté par les phrases ou les mots.

2.2. *Les effets de compatibilité de l'action*

L'un des moyens les plus pertinents afin de déterminer l'engagement du système moteur dans le traitement du sens est d'entreprendre la même démarche que celle ayant montré l'impact de la perception sur la compréhension du langage, à savoir faire varier la compatibilité entre les processus liés au traitement du référent et ceux liés au langage. Dès lors, plusieurs auteurs ont pu mettre en évidence un couplage des mécanismes moteurs et des mécanismes de la compréhension du sens lié à l'action (Glenberg and Kaschak, 2002; Kaschak et al., 2005; Zwaan and Taylor, 2006; Havas et al., 2007; Scorolli & Borghi, 2007; Glenberg, Sato, and Cattaneo, 2008; Borghi & Scorolli, 2009; Aravena et al., 2010). Glenberg & Kaschak (2002), les premiers, ont remarqué qu'il existait un « effet de compatibilité d'action » entre la direction du mouvement impliqué par les phrases et la direction de la réponse motrice utilisée lors d'une tâche de jugement sémantique. Plus précisément, ils ont présenté à des participants des phrases décrivant des actions nécessitant un transfert « vers soi » ou « vers l'autre » (e.g. « Lise t'a donné le livre » vs. « Tu as donné le livre à Lise »). Les participants avaient alors pour tâche de juger si les phrases présentées avaient un sens ou non en donnant une réponse compatible ou non avec les directions impliquées par les phrases, c'est-à-dire en appuyant sur un bouton proche ou éloigné de soi. Ils ont rapporté un effet de facilitation (i.e. temps de réponses plus courts) lorsque la direction des actions évoquées par les phrases correspondait à la réponse motrice subséquente, que celle-ci implique un mouvement vers soi ou vers l'autre. De nombreuses études ont depuis permis de montrer la robustesse de ces effets (Borghi et al., 2004 ; Kaschak et al., 2005 ; Zwaan & Taylor,

2006 ; Borreggine & Kaschak, 2007 ; Havas et al., 2007 ; Glenberg et al., 2008 ; voir Fischer & Zwaan, 2008 pour une revue exhaustive). Par ailleurs, cet effet de compatibilité d'action, qui ne se limite pas à la direction impliquée par la phrase, est sensible à l'effecteur (Scorrolli & Borghi, 2007 ; Borghi & Scorrolli, 2009). Dans leur étude, Scorrolli & Borghi (2007) se sont intéressées à l'implication du système moteur dans la compréhension du langage en présentant des phrases contenant soit des noms concrets soit des verbes d'actions réalisées avec les mains, la bouche ou encore les pieds. De façon cruciale, il était demandé aux participants de décider de la cohérence des phrases soit en pressant une pédale avec le pied soit en prononçant le mot « oui ». Les auteurs ont rapporté des temps de réponses plus courts pour les phrases contenant des actions réalisées avec la bouche par rapport aux phrases contenant des actions de la main, et ce uniquement lorsque la réponse était donnée verbalement. Lorsque, cette fois, la pédale était utilisée pour répondre, les temps de réponses étaient plus courts pour les phrases contenant des actions réalisées avec le pied comparées aux phrases impliquant des actions de la main (Scorrolli & Borghi, 2007).

Pour aller plus loin, Aravena et collaborateurs (2010) ont récemment utilisé ce même paradigme de compatibilité d'action pour déterminer si ces effets de compatibilité d'action se limitaient aux aspects généraux de l'action tels que la direction ou l'effecteur du mouvement ou étaient subtils au point d'être sensibles à la forme de la main et des doigts. Dans cette étude, les phrases impliquaient des actions réalisées soit main ouverte (e.g. « Le spectacle était si réussi que Jérôme applaudit ») soit main fermée (e.g. « Il maintint le clou droit et martela »). Les participants devaient alors réaliser la tâche de jugement sémantique en appuyant sur un bouton soit main ouverte soit main fermée. Là encore, les temps de réponses étaient plus courts lorsqu'il y avait congruence entre la forme de la main évoquée par la phrase et la réponse donnée, que ce soit main ouverte ou main fermée (Aravena et al., 2010).

L'ensemble de ces résultats, en démontrant que la compréhension de phrases désignant des actions peut faciliter (ou interférer avec -dans le cas de non-correspondance) une réponse motrice, suggère que la compréhension du langage lié à l'action impliquerait des mécanismes neuronaux similaires à ceux impliqués dans la réalisation de ces actions (Gallese & Lakoff, 2005). De plus, ces études mettent en exergue la subtilité avec laquelle ces mécanismes neuronaux sont similairement engagés dans la mesure où ils sont sensibles à des aspects plus fins de l'action tels que la forme de la main.

2.3. *Interférence entre comportement moteur et traitement du mot d'action*

L'hypothèse selon laquelle la compréhension du langage lié à l'action se fait au travers de circuits neuronaux communs à ceux impliqués dans la réalisation des actions est très séduisante. Puisque les mots d'actions se distinguent d'autres types de mots par une prépondérance d'attributs sémantiques moteurs et visuels (Bedny & Caramazza, 2011), l'on suggère que le traitement de ces mots repose sur les régions cérébrales motrices. Pour apporter des éléments en faveur de cette hypothèse, plusieurs études ont cherché à déterminer dans quelle mesure le traitement du langage pouvait interférer avec le comportement moteur (Gentilucci & Gangitano, 1998; Gentilucci et al., 2000; Glover & Dixon, 2002; Glover et al., 2004; Boulenger et al., 2006; Boulenger, Silber, et al., 2008; Gentilucci & Dalla Volta, 2008; Nazir et al., 2008; Dalla et al., 2009). L'idée sous-jacente est que si le traitement du langage désignant des actions nécessite le recrutement des aires cérébrales motrices responsables de l'exécution des actions, alors le

traitement des mots devrait affecter sélectivement le comportement moteur. Pour cela, les études focalisées sur les conséquences du traitement langagier sur la cinématique du mouvement ont été particulièrement informatives. Tout d'abord, des liens fonctionnels entre les mots référant aux propriétés extrinsèques telles que la distance ou intrinsèques comme la taille d'objets et les programmes moteurs élaborés par les participants pour saisir ces objets ont été démontrés (Gentilucci et al., 2000). Ainsi, Gentilucci & Gangitano (1998) ont-ils montré que différents paramètres d'un mouvement de préhension pouvaient être affectés par la lecture de mots inscrits sur les objets à saisir. En effet, lorsque l'adjectif « long » était inscrit sur l'objet, les pics de vitesse, d'accélération et de décélération du poignet étaient plus amples que lorsque l'adjectif « court » était écrit sur l'objet. De façon similaire, Glover et collaborateurs (Glover & Dixon, 2002 ; Glover et al., 2004) ont démontré que la lecture de mots associés aux propriétés intrinsèques d'objets impactait la réalisation de mouvements de préhension. Si cette fois les effets étaient observés sur l'ouverture de la pince (i.e. écartement entre le pouce et l'index), les auteurs ont attiré l'attention sur le fait que ces effets étaient maximaux au cours de la phase précoce du mouvement pour diminuer jusqu'à finalement s'annuler au moment de la saisie des objets. Glover et al. (2004) ont alors interprété cet effet transitoire comme étant *le résultat d'une correction en-ligne du mouvement tandis que la planification du mouvement était, elle, affectée par le traitement des mots.*

Par ailleurs, l'une des démonstrations les plus probantes que la cinématique du mouvement peut être influencée par le traitement de mots a été apportée par Boulenger et collaborateurs (2006). Dans cette étude, l'impact du traitement de verbes d'action (e.g. « marcher ») ou de noms concrets (e.g. « falaise ») sur l'exécution d'un mouvement de préhension d'objet a été examiné. Les participants devaient réaliser une tâche de décision lexicale qui consistait à effectuer un mouvement de préhension d'objet uniquement lorsque le stimulus présenté était un mot, qu'il s'agisse d'un verbe d'action ou d'un nom concret. Plus précisément, dans une première expérience, les participants devaient déclencher un mouvement de préhension dès l'apparition d'une croix de fixation à l'écran qui était suivie de la présentation du stimulus. Si le stimulus était un mot, les participants devaient continuer leur mouvement tandis qu'ils devaient l'interrompre et revenir au point de départ s'il s'agissait d'un pseudo-mot. Dans une seconde expérience, les participants devaient déclencher leur mouvement au moment de l'apparition du stimulus à l'écran. De cette manière, soit les tâches de langage et motrice étaient réalisées de façon concomitante (expérience 1) soit de façon consécutive (expérience 2). Dans la première expérience, les auteurs ont rapporté une latence plus *longue* et une amplitude plus *faible* du pic d'accélération du poignet, uniquement pour les verbes d'action tandis que le traitement des noms concrets n'avaient aucun effet significatif sur le mouvement (voir Figure 3.1.).

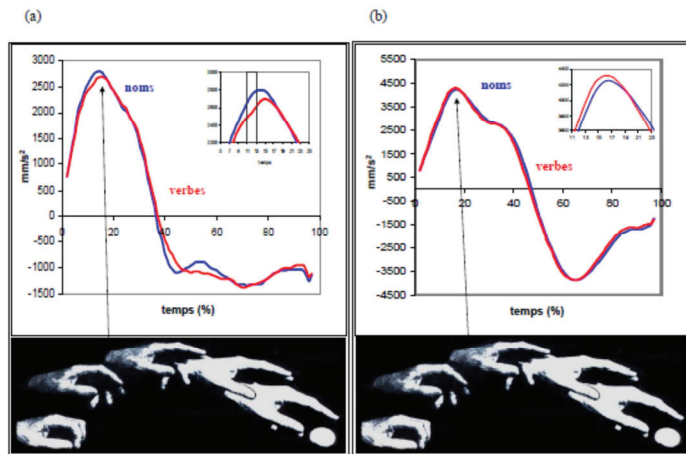


Figure 3.1. Profils moyens d'accélération et de décélération du poignet lors du traitement des noms concrets (en bleu) et des verbes d'action (en rouge). (a) Lors de l'expérience 1, les mots sont traités simultanément à la réalisation du mouvement tandis que (b) lors de l'expérience 2, les mots sont perçus avant le déclenchement du mouvement. Boulenger et al., 2006.

En revanche, lors de la seconde expérience, les auteurs ont observé une latence plus *précoce* du pic d'accélération, et ce uniquement pour les verbes d'action. Aucun effet sur l'amplitude du pic n'était cependant observé. Par conséquent, les auteurs ont argué que lors de l'exécution concomitante des deux tâches (expérience 1), le traitement des verbes d'action avait un effet *d'interférence* sur la performance motrice. À l'inverse, lors de la réalisation consécutive de ces deux tâches, le traitement des verbes d'action avait un effet *facilitateur* sur l'exécution du mouvement de préhension (Boulenger et al., 2006 ; voir également Nazir et al., 2008 ; Dalla Volta et al., 2009).

Notons que Chersi et al. (2010) ont récemment montré à l'aide d'une méthode computationnelle que ces effets de facilitation et d'interférence étaient, en effet, dépendants de la temporalité des processus linguistiques et moteurs. Ainsi, tandis que les effets facilitateurs sont observés lorsque les mots sont traités avant l'initiation du mouvement, les effets d'interférence sont le résultat du traitement simultané du langage et de l'action (Boulenger et al., 2006 ; Buccino et al., 2005 ; Dalla Volta et al., 2009 ; Chersi et al., 2010).

L'on suggère alors que cet effet d'interférence est le résultat d'une compétition entre les deux processus linguistique et moteur pour accéder à des ressources cérébrales communes : l'encodage des verbes d'actions interférant avec l'exécution du mouvement de préhension. Par opposition, l'effet de facilitation du traitement des verbes d'action sur l'exécution motrice serait la conséquence d'un amorçage ou d'une pré-activation des régions corticales motrices responsables de la réalisation de l'acte moteur.

2.4. Autres indices pour une correspondance entre système moteur et langage d'action

D'autres études ont apporté des indices pertinents quant à l'idée que le traitement des mots d'action soit réalisé par des réseaux neuronaux impliqués dans le contrôle moteur (Oliveri et al., 2004; Buccino et al., 2005; Pulvermüller, Shtyrov, et al., 2005). Pulvermüller et collaborateurs (2005) ont notamment montré à l'aide de la TMS (Stimulation Magnétique Transcranienne¹⁰) que

¹⁰ La Stimulation Magnétique Transcranienne (TMS) consiste à appliquer une impulsion magnétique au niveau du cortex cérébral au moyen d'une bobine. Utilisée pour inactiver transitoirement une région corticale, cette technique permet d'examiner le rôle de la région stimulée dans un processus donné. (Rafal, 2001 ; Walsh & Cowey, 2000). Notons que cette méthode a été largement employée dans le cadre de l'étude des modifications d'excitabilité cortico-spinale associée au comportement moteur (Fadiga et al., 2005). Une utilisation courante de la TMS est la stimulation dite *répétitive* (rTMS) consistant à appliquer une série d'impulsions pendant un intervalle de temps donné de façon à modifier durablement l'activité de la région visée.

la stimulation des aires motrices de la main ou de la jambe influençait de façon différentielle le traitement des mots désignant des actions du bras (e.g. « cueillir ») ou de la jambe (e.g. « courir »). Lors d'une tâche de décision lexicale où la réponse était donnée verbalement, les temps de réponses étaient plus courts pour les mots d'action de la main suite à une stimulation de l'aire motrice gauche de la main tandis qu'ils étaient plus courts pour les mots d'action de la jambe suite à la stimulation de l'aire motrice gauche correspondante.

Notons enfin qu'une étude récente a permis de mettre en évidence que l'écoute simple de mots d'action, comparés à des noms concrets, avait une répercussion sur la force de préhension (Frak et al., 2010). Tel que souligné par ces auteurs, la modulation de la force de préhension par l'écoute des mots d'actions témoigne de la progression de la facilitation musculaire spontanée évoquée par le traitement des verbes d'actions. *Là encore, ces données permettent de mettre en perspective l'idée selon laquelle les mots d'action puissent être représentés au travers des circuits neuronaux moteurs.*

En résumé, de nombreuses données mettent en exergue les liens qui unissent le langage et l'action. Si l'information phonologique et les entités linguistiques telles que les syllabes, les sons et les mots sont représentées selon leurs propriétés perceptuo-motrices au sein du cerveau (Fadiga et al., 1995; Pulvermüller & Fadiga, 2010), il semble que l'information sémantique motrice associée au langage d'action soit portée, au moins en partie, par les régions cérébrales initialement dévolues à l'action (Glenberg & Kaschak, 2002; Pulvermüller, 2005; Boulenger et al., 2006; Boulenger, Silber, et al., 2008; Nazir et al., 2008). En définitive, ces études convergent pour indiquer que le traitement du langage d'action en particulier et la planification et l'exécution de l'action partagent des substrats neuronaux communs. Les effets de facilitation et/ou d'interférence observés sur les réponses motrices ou sur le comportement moteur pourraient résulter d'un amorçage ou de la compétition pour des ressources cérébrales communes. Notons qu'une partie de ces études ont également souligné la finesse de ces liens fonctionnels au travers d'un effet de la somatotopie. Plus précisément, ces effets d'amorçage ou d'interférence semblent être sensibles à l'effecteur de l'action tant le traitement des mots d'action de la main ou de la jambe interfère avec ou facilite l'exécution d'actions réalisées avec le même effecteur (e.g. la main ou la jambe respectivement) (Pulvermüller, Shtyrov, et al., 2005; Scorolli and Borghi, 2007). *L'information sémantique associée à ces mots évoquant des actions réalisées par différents effecteurs semble alors portée par les différentes régions motrices qui codent la programmation et l'exécution de ces actions spécifiques.*

3. Conclusion générale

L'ensemble des données récoltées au travers des études décrites dans ce chapitre, ainsi que celles mentionnées dans le chapitre II, tendent à confirmer l'hypothèse selon laquelle le traitement conceptuel et plus particulièrement le traitement du sens des mots s'opère avec la participation de systèmes initialement dévolus à la perception et à l'action (Barsalou 1999, 2008; Gallese et al. 2004; Pecher and Zwaan 2005; Pulvermüller 2005; Fischer and Zwaan 2008; Dove 2010; Kiefer and Pulvermüller 2011). En d'autres termes, les mêmes systèmes seraient engagés dans le traitement des mots et des concepts et dans le traitement de leurs référents dans le monde environnant (Barsalou, 1999, 2008; Gallese and Lakoff, 2005), suggérant ainsi que la manière dont le sens des mots est représenté dans le cerveau dépend des expériences sensori-motrices associées au référent. Rappelons toutefois que jusqu'à présent, seules des données neuropsychologiques ou comportementales ont été abordées. Par conséquent, les résultats

obtenus dans les diverses études ne constituent que des preuves indirectes quant au rôle des structures sensorielles ou motrices dans le traitement du sens des mots. Mettre en évidence que ces systèmes sont effectivement engagés dans ces deux processus chez le participant sain permettrait de déterminer directement quelle place ont ces régions à modalité spécifique dans la représentation du sens dans le cerveau. Dans le chapitre suivant, nous examinerons dans quelle mesure les études de neuroimagerie fonctionnelle mais également les études focalisées sur le décours temporel du traitement des concepts et des mots ont permis d'alimenter plus encore l'idée selon laquelle les concepts et le sens des mots engagent les systèmes de la perception et de l'action.

CHAPITRE IV

Electrophysiologie et Neuroanatomie du sens

L'avènement des techniques de neuroimagerie dont l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf) ou encore l'Electroencéphalographie (EEG) a favorisé l'étude des substrats neuronaux et du déroulement temporel des processus cognitifs respectivement. Quand l'étude des mécanismes cérébraux impliqués dans le traitement conceptuel ou sémantique s'était cantonnée, comme nous l'avons vu dans les chapitres précédents, aux données neuropsychologiques et comportementales, l'étude du fonctionnement du cerveau chez le participant sain restait hors de portée des investigations scientifiques. Depuis le début des années 1990, l'essor considérable de ces techniques de neuroimagerie a donc permis de déterminer les aspects les plus fins de la représentation du sens, qu'il s'agisse des structures cérébrales impliquées (Cappa, 2007 ; Martin, 2007 ; Binder et al., 2009 ; Vigliocco et al., 2010 ; Kiefer & Pulvermüller, 2011 pour des revues) ou de la dynamique temporelle associée à leur participation à la compréhension du langage (Pulvermüller, 2005 ; 2001 ; Hauk et al., 2008 ; Vigliocco et al., 2010 pour des revues). Dans le cadre de la représentation des concepts et du sens, la comparaison des mécanismes cérébraux mis en jeu lors du traitement de verbes versus de noms, ou de mots ayant des contenus sémantiques différents (e.g. mots d'action vs. mots de vision) a permis dans un premier temps de conforter l'idée d'une architecture distribuée du sens dans le cerveau (Allport, 1985 ; Mesulam, 1998 ; Saffran & Scholl, 1998 ; Martin, 2007; Binder & Desai, 2011; Kiefer & Pulvermüller, 2011). Dans un deuxième temps, un certain nombre d'études ont mis en évidence l'engagement des régions à modalité spécifique, autrement dit les systèmes dévolus à la perception et à l'action (Hauk et al., 2004; Goldberg et al., 2006; Kiefer et al., 2008; Hwang et al., 2009; Desai et al., 2010), en révélant notamment pour les mots d'action le recrutement du cortex moteur et prémoteur de façon somatotopique (Hauk et al., 2004; Tettamanti et al., 2005; Aziz-Zadeh et al., 2006). Enfin, quelques études ont rapporté des indices en faveur de l'existence d'une région dite « amodale » dans le traitement du sens (Devlin et al., 2000; Pobric et al., 2007; Pobric, Jefferies, and Ralph, 2010; Lambon Ralph et al., 2009; Visser, Embleton, et al., 2010; Visser, Jefferies, et al., 2010). Ces trois points sont développés dans la suite de ce chapitre.

1. La confirmation d'une architecture distribuée des concepts

Comme nous l'avons vu dans le chapitre II, un certain nombre d'études tendent à montrer que le traitement conceptuel s'organise au travers de réseaux distribués au sein du cerveau (Allport, 1985). Pour cela, les études neuropsychologiques s'étaient particulièrement intéressées au traitement des verbes comparé aux noms ou au traitement de concepts appartenant à différents domaines (i.e. vivant vs. non-vivant) ou à différentes catégories (i.e. actions, outils fruits/légumes). De façon pertinente, la même démarche a été adoptée par les études en imagerie cérébrale ou en électrophysiologie, et nous présentons tout d'abord les études électrophysiologiques mettant en évidence des processus cérébraux distincts pour le traitement des verbes et des noms ainsi que pour le traitement conceptuel de différentes catégories sémantiques.

1.1. *Approches électrophysiologiques*

La technique de l'EEG a été largement utilisée afin d'étudier de potentielles disparités dans les processus impliqués dans le traitement des noms et des verbes (Pulvermüller, 1999 ; 2001 ; voir Vigliocco et al., 2004 pour une revue) ou dans celui de concepts appartenant à différentes catégories (Kiefer, 2001 ; Sim & Kiefer, 2003). Ainsi, Pulvermüller et collaborateurs (1999) ont-ils observé lors d'une tâche de décision lexicale des patrons d'activité corticale distincts pour des verbes associés à des actions et des noms associés à des objets. Ce patron différentiel a consisté en deux observations : La première est que dès 200 à 230 ms après la présentation des mots, une onde plus positive était observée pour les verbes d'action sur les électrodes centrales (C3 et C4), associées aux aires motrices, tandis qu'une onde moins négative était observée pour les noms, cette fois sur les électrodes occipitales (O1/O2) associées aux aires visuelles. La seconde observation a été faite, plus tardivement entre 500 et 800 ms post-stimulus, dans l'analyse des réponses spectrales dans la bande de fréquence gamma (25-35 Hz). Ici, les verbes, comparé aux noms, déclenchaient une activité plus marquée sur les électrodes centrales et plus faible sur les électrodes occipitales. *L'on remarque alors que des différences dans le traitement des verbes et des noms émergent rapidement et bien qu'il soit difficile d'en inférer les structures cérébrales sous-jacentes, ces divergences semblent témoigner de processus différents ou du recrutement de réseaux neuronaux distincts dans le traitement de verbes qui dénotent des actions et de noms dénotant des objets.*

Une étude menée par Barber et collaborateurs (2010) avait pour objectif d'étudier les processus sous-tendant le traitement de mots référant à différentes sensations, en manipulant par ailleurs la classe grammaticale. Pour cela, des verbes tels que « sentir » ou « courir » mais également des noms tels que « odeur » et « course » étaient présentés. Les auteurs ont rapporté des modulations graduelles en fonction des attributs sensoriels des mots dans la fenêtre temporelle de la N400 (i.e. une déflexion négative associée au traitement sémantique, voir Kutas, 2000 pour une revue). Cependant, ils n'ont pas pu mettre en évidence si ces différences étaient relatives à la classe grammaticale ou à l'information sémantique véhiculée par les mots. Bien que plusieurs auteurs aient discuté des origines grammaticales de ces différences d'activité cérébrale (Kellenbach et al., 2002 ; Khader et al., 2003 ; Khader & Rösler, 2004 ; voir Vigliocco et al., 2010 pour une revue), Pulvermüller et collègues (1999) ont pu distinguer les effets sémantiques des effets grammaticaux. En effet, ils ont rapporté, à l'aide d'une analyse des topographies spatiales (analyse des densités de sources de courant), que le même patron de résultats que celui décrit pour la distinction noms d'objets vs. verbes d'action était observé entre des noms associés à des caractéristiques visuelles (e.g. « lampe ») et des noms associés à des caractéristiques motrices (e.g. « saut »). De façon plus pertinente encore, aucune différence n'était observée entre les noms et les verbes associés à des caractéristiques motrices (voir Oliveri et al., 2004 pour des résultats similaires en TMS). *Il semble donc, qu'au-delà des disparités liées à leurs propriétés grammaticales différentes, que les informations sémantiques portées par les verbes et les noms soient traitées par des réseaux neuronaux distincts.*

Par ailleurs, d'autres études se sont intéressées aux processus impliqués dans une tâche de classification de mots désignant soit des catégories naturelles soit des catégories artificielles (Kiefer, 2001 ; Sim & Kiefer, 2005). Ici, le traitement des catégories naturelles, comparé aux autres catégories, était associé à une onde plus positive sur les électrodes occipitales. Dans l'hypothèse que les catégories naturelles incluent des entités à fortes associations visuelles tandis que les

catégories artéfactuelles regroupent des objets tels que les outils avec des associations motrices ou de fonction, les auteurs ont proposé que ces données *témoignaient du rôle des caractéristiques visuelles dans la représentation des catégories naturelles comparé aux catégories artéfactuelles* (Sim & Kiefer, 2005). Ces derniers avancent que ces résultats sont compatibles avec l'idée selon laquelle les régions à modalité spécifique participent à la représentation des concepts. Sans aller aussi loin, ces études démontrent que les concepts et le sens des mots sont représentés au travers de réseaux neuronaux distincts en fonction des informations sémantiques qu'ils portent.

1.2. *Apports de neuroimagerie*

Au cours de ce travail de thèse où j'aborde à la fois le traitement conceptuel et le traitement du langage, une attention particulière est portée sur les différences observées entre le traitement de certains types de concepts ou de certains types de mots (e.g. verbes vs. noms). Il est toutefois évident que le traitement des mots, indépendamment des attributs sémantiques, engage les aires périsylviennes du cerveau dites classiques que sont l'aire de Broca et de Wernicke (Damasio & Gershwind, 1984 ; Price, 2000, 2010, 2012 pour des revues). De plus, la mise en jeu de processus similaires sans distinctions particulières entre les catégories de mots a été démontrée en neuroimagerie fonctionnelle, notamment au travers de patrons d'activations identiques (Perani et al., 1999 ; Tyler et al., 2001). Tyler et collaborateurs (2001) ont ainsi rapporté que le gyrus frontal inférieur gauche et les gyri temporaux inférieur et médian bilatéraux étaient impliqués lors de tâches de décision lexicale et de catégorisation sémantique, et ce, indépendamment de la catégorie des mots. D'autres auteurs, cependant, ont pu mettre en évidence des patrons d'activations différents selon les catégories de mots ou de concepts, suggérant ainsi l'implication de réseaux neuronaux distincts, au moins partiellement (Martin et al., 1995, 1996 ; Damasio et al., 2001 ; Tyler et al., 2004 ; Tranel et al., 2005 ; Vigliocco et al., 2006).

L'une des premières études d'imagerie fonctionnelle à mettre en évidence des disparités entre traitement des noms et des verbes a été menée par Martin et collaborateurs (1995). Dans cette étude, les participants avaient pour tâche de nommer des images d'objets évoquant des actions en générant les verbes d'action associés à l'utilisation de ces objets, ou de nommer des couleurs (noms). Les auteurs ont alors observé, lors de la génération des verbes, une activation spécifique du lobe frontal inférieur (aire de Broca) ainsi que d'une région des gyri temporaux supérieur et médian postérieur gauches, antérieure à celle impliquée dans la perception des mouvements (aire MT). En ce qui concerne la dénomination des couleurs, les auteurs ont en revanche rapporté une activation spécifique des gyri fusiformes. De façon similaire, Damasio et al. (2001) ont mis en évidence, lors de la dénomination d'actions, la participation de l'aire MT bilatérale mais également de l'operculum frontal (FO) et du lobe pariétal avec une prédominance de l'hémisphère gauche. La même équipe avait plus tôt montré (Damasio et al., 1996) que la récupération de concepts appartenant à différentes catégories telles que les animaux, les outils ou encore les célébrités reposaient sur des réseaux distincts au sein des lobes temporaux. La subtilité de cette étude a été notamment de confronter les résultats d'une expérience en TEP (tomographie par émission de positrons) sur des participants sains à ceux obtenus au travers d'études de patients cérébro-lésés. De façon cruciale, les auteurs ont mis en évidence une correspondance entre les régions lésées à l'origine des déficits de récupération des concepts chez les patients et les régions activées chez les participants sains suggérant ainsi leur rôle primordial dans la représentation de la connaissance

conceptuelle. Au vu de leurs résultats, les auteurs ont proposé que *la récupération des mots et des concepts soit réalisée en dehors des aires périsylviennes du langage et au travers de réseaux neuronaux distincts dont la topographie dépend de la catégorie de mots ou de concepts à traiter* (Damasio et al., 1996 ; voir Grabowski et al., 1998). Une autre étude menée par Grabowski et al. (1998), avec la même technique, a permis de conforter de tels résultats en montrant notamment que le gyrus précentral mais également les gyri frontal inférieur et médian étaient impliqués dans la dénomination des outils et que cette région chevauchait celle activée lors de la production de mots d’actions. Les auteurs ont alors suggéré que *cette région particulière participe à la récupération des mots dénotant les actions ou les objets associés à des actions, fournissant des preuves supplémentaires en faveur de l’idée que d’autres aires cérébrales que les aires classiques du langage interviennent dans la récupération du sens des mots, et que l’engagement de ces structures soit lié à la catégorie conceptuelle associée aux mots* (Grabowski et al., 1998).

Enfin, en écho aux études ayant cherché à mettre en évidence en EEG que de tels patrons d’activation résultaient des attributs sémantiques des mots plutôt que de leurs propriétés grammaticales (Pulvermüller et al., 1999 ; Vigliocco et al., 2006, 2010 ; Barber et al., 2010), Vigliocco et collaborateurs (2006) ont demandé à des participants sains d’écouter des mots (verbes et noms) ayant des caractéristiques motrices (e.g. « la marche » ; « marcher ») ou sensorielles (e.g. « sentir » ; « l’odeur »). Ils ont montré que le gyrus précentral gauche était spécifiquement activé lors de l’écoute des mots référant à des actions tandis que le gyrus temporal antérieur inférieur, le cortex préfrontal antérieur mais également le sillon frontal inférieur postérieur avec une prédominance de l’hémisphère gauche étaient activés pour les mots possédant des attributs sensoriels. Il est intéressant de noter que ces activations étaient observées indépendamment de la classe grammaticale des mots.

L’ensemble de ces données de neuroimagerie démontre bien que les concepts ou les mots, associés à des référents qui diffèrent en fonction de leurs attributs sensoriels ou moteurs, sont reflétés dans le cerveau par des réseaux neuronaux distincts. Par ailleurs, l’on remarque que la récupération des concepts liés à l’action semble impliquer le plus souvent un réseau frontal moteur ou prémoteur tandis que la récupération de concepts qui dénotent des entités pour lesquelles les informations visuelles sont prépondérantes, repose sur les régions temporales.

1.3. Conclusion

En montrant que le traitement des catégories de mots se traduit par des ondes cérébrales différentes ou des patrons d’activations corticales différents, l’idée que l’information sémantique véhiculée par les mots ou les concepts est représentée au travers de réseaux neuronaux distribués dans le cerveau et qui diffèrent en fonction de la catégorie conceptuelle à laquelle ils appartiennent, semble confirmée. Cependant, bien que l’on soit tenté de proposer que les régions dévolues à l’action participent à la représentation des concepts d’action tandis que les régions dévolues à la perception sous-tendent la représentation des concepts associés à des informations sensorielles, la démonstration de l’implication de ces régions n’a pas été réellement apportée par les études mentionnées jusqu’ici. Néanmoins, dès 1996 Pulvermüller (1996 ; 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) propose un modèle quant à la représentation des mots d’actions et des mots de vision. Basé sur l’ensemble des éléments expérimentaux disponibles, il propose que les mots utilisés dans les contextes de la perception visuelle et ceux utilisés dans des contextes d’action conduisent à la formation de réseaux neuronaux distincts impliquant, en dehors des aires périsylviennes du

langage essentielles au traitement de l'information phonologique et linguistique en général (Price, 2000 ; 2012 pour des revues exhaustives), les aires de traitement des objets et des actions. Ainsi, les mots désignant un animal (i.e. le plus souvent des noms), une catégorie majoritairement associée à la perception visuelle, seraient représentés par des assemblées neuronales distribuées sur les aires langagières et le cortex visuel temporo-occipital. A l'inverse, les mots dénotant des actions, tels que des verbes, seraient représentés au travers des réseaux langagiers et des aires frontales motrices (Damasio et al., 1996 ; Tranel et al., 2003). Ce modèle s'inspire du principe d'apprentissage « hebbien » (Hebb, 1949) qui suppose que la co-activation répétée de deux assemblées de neurones conduit à la formation d'une nouvelle assemblée de neurones. Pulvermüller (1996 ; 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) met ainsi l'accent sur l'idée que les informations sensorielles et motrices associées aux mots durant leur acquisition seraient primordiales dans l'établissement de la représentation de leur sens. Nous reviendrons dans la suite de cette introduction sur ce modèle d'apprentissage « hebbien » sur lequel une large part de ce travail de thèse s'appuie.

Toutefois, ce modèle qui promeut l'idée que les régions à modalité spécifique participent au traitement de l'information sémantique portée par les mots se base principalement sur des données au moins imprécises. Nous allons voir, dans la suite, que plusieurs études ont démontré l'implication de ces régions à modalité spécifique dans le traitement fin de l'information sémantique, en particulier dans le cas des mots d'action.

2. Un rôle pour les régions à modalité spécifique

Afin de mettre en évidence que les régions à modalité spécifique participent de façon active au traitement de l'information sémantique associée à différents concepts, il faut examiner l'activation de ces régions en regard de mots qui diffèrent par leurs attributs sémantiques mais également en regard de la spécificité des activations cérébrales associées. Dans le cas de mots d'action par exemple, nous avons vu dans le chapitre précédent qu'il existait une spécificité somatotopique dans les liens fonctionnels unissant les mots d'action et les réponses motrices (Pulvermüller et al. 2005; Scorolli & Borghi 2007). Aussi, les aires motrices montrent-elles une spécificité d'activation lors du traitement de mots désignant des actions réalisées par différents effecteurs ? Quant aux autres aires sensorielles, existe-t-il une spécificité relative à l'information sémantique portée par différents mots ?

2.1. *Les mots d'action et le cortex moteur*

Nous avons retracé dans le chapitre précédent les différentes études témoignant des liens fonctionnels entre le langage d'action et l'exécution d'actions. De plus, puisque les effets de compatibilité d'action sont notamment sensibles à l'effecteur, est-il possible alors de mettre en évidence une correspondance entre les aires impliquées dans le traitement des mots d'action de la main et celles impliquées dans la réalisation des actions de la main ?

2.1.1. *Éléments de neuroimagerie*

Plusieurs études ont examiné le patron d'activation motrice lors du traitement du langage lié à l'action et ont rapporté que l'activation des aires motrices pour des mots ou des phrases dénotant des actions réalisées par différents effecteurs suivait l'organisation somatotopique du cortex

moteur (Aziz-Zadeh et al., 2004, 2006; Hauk et al., 2004; Tettamanti et al., 2005; Kemmerer et al., 2008; Boulenger et al., 2009; Raposo et al., 2009). Ainsi, Hauk et collaborateurs (2004) ont-ils observé, en IRMf, des recouvrements d'activation motrice lors de l'exécution d'actions des doigts (i.e. l'action de pincer), de la langue (e.g. l'action de lécher) et du pied (e.g. l'action de frapper) et lors de la lecture silencieuse de mots désignant ces mêmes actions. Cette activation motrice lors de la lecture des mots était observée alors même qu'aucune réponse motrice n'était demandée aux participants. Plus surprenant encore, cette activation motrice suivait l'organisation somatotopique du système moteur. En effet, tandis que les mots d'action de la bouche (e.g. « lécher ») activaient les aires prémotrices inférieures bilatérales, les mots référant à des actions de la main (e.g. « pincer ») entraînaient l'activation des aires prémotrices dorsolatérales. Pour les mots d'action de la jambe, une activation des gyri pré- et postcentral gauches ainsi que du cortex prémoteur dorsal était observée (voir Figure 4.1.). Ces observations suggèrent donc que *des aires corticales adjacentes sont impliquées dans l'exécution d'actions réalisées par différents effecteurs et dans le traitement de mots dont le sens est lié à des actions réalisées par différents effecteurs.*

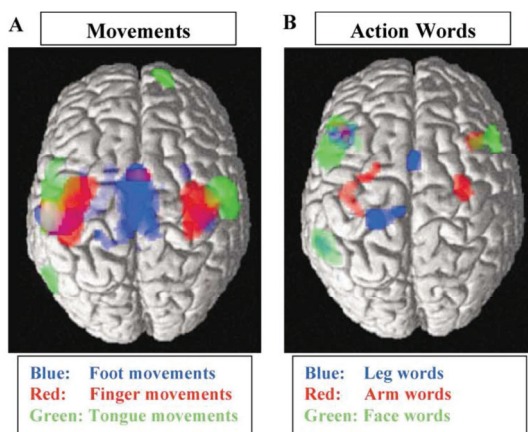


Figure 4.1. Patrons d'activations hémodynamiques lors d'une tâche (a) d'exécution d'actions de la langue (en vert), de la main (en rouge), et du pied (en bleu) et (b) de lecture silencieuse de mots d'actions du visage (en vert), du bras (en rouge) et de la jambe (en bleu). Pris de Hauk et al., 2004.

Tettamanti et al. (2005) ont conforté ces résultats en montrant que l'écoute de phrases décrivant des actions réalisées par différentes parties du corps telles que la bouche, la main ou la jambe se traduisait également par une activation somatotopique des régions corticales motrices et prémotrices.

Ce type d'observations a été réitéré récemment dans une étude menée en IRMf par Kemmerer et collègues (2008). Ces derniers ont demandé à des participants de réaliser une tâche de décision sémantique sur des verbes appartenant à cinq catégories différant de par la présence ou l'absence d'informations sémantiques liées à l'action, au mouvement, au contact, au changement d'état ou encore au maniement d'outils. Ces cinq catégories regroupaient donc respectivement des verbes de déplacement (e.g. « courir », « marcher »), des verbes de la parole (e.g. « crier », « murmurer »), des verbes de contact (e.g. « cogner », « toucher »), mais également des verbes de changement d'état (e.g. « briser », « fêler ») ou encore des verbes relatifs aux maniement d'outils (e.g. « couper », « tailler »). De façon cohérente aux données présentées ci-avant, Kemmerer et al. (2008) ont montré que la récupération des informations sémantiques des verbes de déplacement, de contact ou liés au maniement d'outils activait des portions des cortex moteur et prémoteur de façon somatotopique. Dans le cadre de cette tâche de jugement sémantique, les participants devaient par exemple décider si le verbe « tituber » (i.e. en anglais « stagger ») est plus similaire au verbe « boiter » (i.e. en anglais « to limp ») comparé à « marcher sur la pointe des pieds » (i.e. en

anglais « to tiptoe »). A cet égard, des informations subtiles quant aux informations motrices portées par les mots doivent être récupérées. Ainsi, les auteurs ont-ils rapporté que les jugements de similarité pour les verbes de déplacement étaient associés à une activation des aires situées à proximité ou dans le secteur de la jambe de l'homonculus moteur. De façon cohérente, les aires motrices du bras étaient activées lors du jugement des verbes de contact tandis que les régions motrices à proximité de l'aire de la main étaient activées lors du jugement sémantique des verbes relatifs aux maniements d'outils. Les auteurs ont ainsi suggéré que *récupérer les aspects moteurs du sens des verbes d'action implique la récapitulation des programmes moteurs nécessaires à l'exécution des actions décrites linguistiquement* (Kemmerer et al., 2008).

Bien que ces données soient très séduisantes pour indiquer que l'information sémantique motrice portée par les mots ou les concepts d'actions soit traitée et récupérée *au sein* des aires motrices impliquées dans la programmation et l'exécution des actions, leur obtention au travers d'études de neuroimagerie a suscité quelques réticences. En effet, certains auteurs (Mahon & Caramazza, 2005, 2008; Toni et al., 2008) ont postulé que du fait de la faible résolution temporelle de l'imagerie par résonance magnétique, les activations somatotopiques observées pouvaient être le résultat de phénomènes se produisant après la compréhension des mots, autrement dit qu'elles témoigneraient de processus d'imagerie motrice déclenchée par les participants à la suite du traitement lexical des mots. Selon cette logique, ces activations ne seraient donc pas liées *per se* à la récupération de l'information sémantique motrice au sein des régions cérébrales dévolues à l'action. Pour répondre à ces interrogations, des études focalisées sur le décours temporel de ces activations somatotopiques ont été menées (Pulvermüller et al. 2001, 2005; Hauk and Pulvermüller 2004; Shtyrov et al. 2004; Hauk et al. 2008 pour une revue) afin de déterminer si ces activations étaient effectivement tardives et pourraient donc résulter de phénomènes post-compréhension, ou bien précoces, fournissant ainsi des éléments en faveur de la participation des régions motrices au traitement sémantique lié à l'action.

2.1.2. Le décours temporel

Tandis que plusieurs auteurs ont questionné très vite la pertinence des résultats présentés ci-avant vis-à-vis d'une trace du traitement sémantique, l'équipe de Pulvermüller avait déjà rapporté des patrons de réponses électrophysiologiques distincts et précoces pour des mots décrivant des actions réalisées par différentes parties du corps. En effet, Pulvermüller et collaborateurs (2001) ont réalisé une étude EEG comportant une tâche de décision lexicale au cours de laquelle étaient présentés des mots d'actions de la bouche principalement et de la jambe. Tandis que les mots d'actions de la bouche étaient associés à une réponse maximale 250 ms après le début de la présentation des mots sur les électrodes frontales latérales, les mots d'actions de la jambe étaient associés à une réponse plus tardive, environ 300 ms après le début de la présentation, et cette fois sur les électrodes centrales situées sur le vertex (Pulvermüller et al., 2001). Bien que la résolution spatiale de l'EEG soit faible, l'on peut à partir de la localisation superficielle des réponses, faire le lien entre les réponses observées sur les électrodes frontales et la mise en jeu des aires cérébrales responsables des mouvements du visage d'une part, et entre celles observées sur les électrodes centrales et les régions motrices de la main d'autre part. De plus, Hauk et al. (2004) ont pu déterminer, en écho à leur expérience en lecture silencieuse de mots d'action en IRMf, que des différences dans les réponses électrophysiologiques vis-à-vis de mots d'actions réalisées par différentes parties du corps apparaissaient dès 220 ms après le début de leur présentation.

Pour aller plus loin, Shtyrov et collaborateurs (2004) ont cherché à mettre en évidence l'automatisme de ces activations somatotopiques du système moteur lors du traitement de mots d'actions. L'idée sous-jacente est que pour faire taire toute critique quant au rôle du cortex moteur dans la récupération du sens, son recrutement doit être, en plus de sa précocité et de sa somatotopie, indépendant de l'attention des participants. Pour cela, les auteurs ont réalisé une étude en EEG au cours de laquelle ils demandaient aux participants de focaliser leur attention sur des vidéos tandis que des mots d'action de la main ou du pied leur étaient présentés de façon auditive au sein d'une séquence continue de pseudo-mots. L'objectif des auteurs était d'observer les différences dans la MMN (i.e. Mismatch Negativity en anglais ; négativité de discordance) qui est une onde négative fronto-centrale observée lors de la détection automatique de tout changement dans une séquence auditive de stimuli dits standards, c'est-à-dire lors de la perception d'un stimulus dit déviant (Kraus et al., 1995; Picton et al., 2000). Ici les mots d'actions sont considérés comme « déviants » au contraire des pseudo-mots considérés comme « standards ». En accord avec la prédiction des auteurs, la perception des mots d'actions a entraîné l'apparition d'une onde négative sur les électrodes centrales et centro-pariétales. De façon intéressante, la latence d'apparition de cette onde différait en fonction du sens des mots. En effet, pour les mots d'action de la main celle-ci apparaissait dès 144 ms après leur présentation, tandis qu'elle était observée à partir de 174 ms post-stimulus pour les mots d'action du pied. Shtyrov et collaborateurs (2004) ont rapporté une autre différence significative relative à la topographie de la MMN. Si la MMN obtenue en réponse aux mots d'actions de la main était observée sur les électrodes centrales gauches, celle obtenue pour les mots d'actions du pied était maximale sur des électrodes plus dorsales (voir figure 4.2.). Encore une fois, l'EEG présente une résolution spatiale trop limitée pour pouvoir affirmer que ces réponses corticales correspondent bien au recrutement des aires motrices. Aussi le même paradigme a-t-il été adapté en MEG¹¹ (Pulvermüller et al., 2005). Dans cette étude, la perception des mots d'action de la bouche (e.g. « manger » / « eat ») était associée à l'apparition d'une MMNm (équivalent magnétique de la MMN) dès 176 ms après la présentation du mot et la détection de mots d'action du pied (e.g. « taper dans un ballon » / « kick ») à une MMNm apparaissant 200 ms après la présentation du mot. De plus, les auteurs ont pu montrer que les réponses obtenues pour les mots d'action de la bouche étaient maximales au niveau des régions fronto-centrales inférieures tandis que les réponses étaient plus fortes au niveau de régions plus centrales pour les mots d'actions du pied. Ces observations sont donc cohérentes avec les activations somatotopiques observées en IRMf (Aziz-Zadeh et al. 2004, 2006; Hauk et al. 2004; Tettamanti et al. 2005; Kemmerer et al. 2008; Boulenger et al. 2009).

¹¹ La MEG est une technique dont la résolution temporelle équivaut à celle de l'EEG. En revanche, son grand nombre de capteurs (plus de 300) permet un meilleur échantillonnage spatial tandis que la sélectivité spatiale de ces capteurs et une moindre distorsion des signaux permettent une reconstruction plus focale et plus réaliste de leur origine dans le cortex.

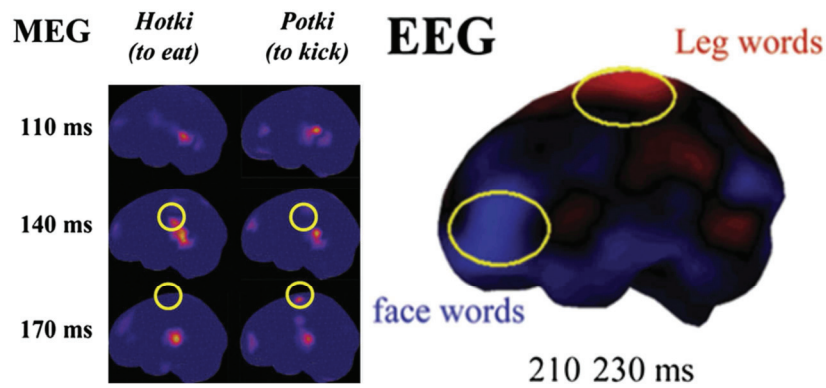


Figure 4.2. Les différents indices de l'automatisme et de la précocité des activations motrices somatotopiques pour les mots d'actions. *A gauche* : Activation rapide, observée en MEG, des aires fronto-centrales pour les mots d'action du visage (colonne de gauche) et de la jambe (colonne de droite) dès 120-200 ms après la présentation auditive des mots. *A droite* : Activation différentielle des aires frontales inférieures et centrales supérieures, observée en EEG, pour les mots d'actions du visage (en bleu) et de la jambe (en rouge) dès 200 ms après présentation visuelle des mots. Pris de Pulvermüller, 2011.

L'ensemble de ces résultats vient apporter des preuves supplémentaires quant au recrutement du système moteur dans la récupération du sens des mots d'actions. Les aires motrices, en étant activées dès 200 ms environ après la présentation du mot, doivent participer à la récupération de l'information sémantique portée par les mots d'action. De plus, leur recrutement est indépendant de l'attention des participants et ne peut donc être lié à des phénomènes post-compréhension d'imagerie mentale des actions décrites par les mots.

En résumé, si les aires motrices sont activées de façon somatotopique lors du traitement de mots (Hauk et al., 2004) ou de phrases (Tettamanti et al., 2005) référant à des actions réalisées par différentes parties du corps, ces activations sont précoces (Hauk and Pulvermüller, 2004) et automatiques (Shtyrov et al., 2004). En outre, associées aux études présentées dans le chapitre III montrant des effets d'interférence et/ou de facilitation du traitement des mots d'actions sur le comportement moteur (Glenberg and Kaschak, 2002; Boulenger et al., 2006; Nazir et al., 2008b; Dalla et al., 2009), ou encore aux études en TMS (Oliveri et al., 2004; Buccino et al., 2005; Pulvermüller, Hauk, et al., 2005), tous ces résultats démontrent que les aspects sémantiques les plus fins des mots d'actions sont représentés au travers des réseaux corticaux impliqués dans la programmation et l'exécution des actions. Par analogie, peut-on alors mettre en évidence le rôle d'autres régions à modalité spécifique dans la représentation de mots référant à d'autres expériences perceptuelles ?

2.2. Les autres modalités sensorielles

Comme je l'ai mentionné plus haut, la représentation des mots d'action a concentré une large part de la littérature. Toutefois, quelques études ont pu améliorer nos connaissances concernant les corrélats neuronaux du traitement conceptuel associé aux différentes propriétés des objets (Martin and Chao, 2001; Beauchamp & Martin, 2007; Martin, 2007) et au traitement des mots associés à d'autres sensations telles que les mots liés à l'audition, les mots liés au goût ou encore les mots dits « visuels » (Goldberg et al., 2006; González et al., 2006; Moscoso del Prado Martín et al., 2006; Kiefer et al., 2008; Hwang et al., 2009; Barrós-Loscertales et al., 2011). A cet égard, la

plupart des informations ont été obtenues via des études de neuroimagerie que nous allons décrire dans la suite de ce chapitre.

2.2.1. Apports de neuroimagerie

L'on trouve dans la littérature un certain nombre d'études visant à déterminer les bases neuronales de la représentation des concepts d'objets (Martin et al., 1995, 1996; Chao & Martin, 1999; Martin & Chao, 2001; Beauchamp & Martin, 2007; Martin, 2007). Ces études, souvent complexes, ont cherché à mettre en évidence que les mêmes réseaux neuronaux étaient impliqués, du moins en partie, dans la perception mais également dans la récupération de la connaissance relative aux caractéristiques des objets telles que leur forme, leur couleur ou encore leur fonction. Ainsi, Chao et Martin (1999) ont-ils observé que la dénomination de la couleur d'objets comparé à la dénomination des objets entraînait l'activation non seulement des régions occipitales actives lors de la perception de la couleur, mais également d'une région antérieure dans le gyrus fusiforme. De façon intéressante, cette région est active lors de la génération de mots désignant des couleurs. Notons que la même année, des preuves quant à un recrutement spécifique de certaines parties du cortex occipito-temporal à la fois lors de la perception de photographies d'objets et de tâches relatives au traitement conceptuel étaient rapportées (Chao et al., 1999). Dans leur étude menée en IRMf, Chao et collègues ont montré, par exemple, que la portion latérale du gyrus fusiforme était plus activée lors d'une tâche de vérification des propriétés pour les animaux comparés aux outils. Plus intéressant encore, cette région était plus activée lors de la perception de photographies d'animaux comparées aux photographies d'outils. Les auteurs ont par conséquent interprété ces résultats comme étant des indices qu'*il existerait un chevauchement des réseaux neuronaux impliqués dans la perception et dans la connaissance des propriétés spécifiques aux objets* (Chao et al., 1999 ; Chao & Martin, 1999 ; voir également Martin, 2007 pour une revue).

Déterminer le rôle des régions à modalité spécifique dans le traitement conceptuel revient en définitive à examiner le degré de correspondance entre l'activation de ces régions lors du traitement de percepts et lors de la récupération des informations conceptuelles correspondantes. Une propriété particulière des objets associée à la perception visuelle des mouvements a notamment fait l'objet d'un nombre conséquent d'investigations. Plusieurs études ont ainsi cherché à mettre en évidence que l'aire temporale médiane (MT/MST), impliquée dans le traitement de la perception visuelle (Smith et al., 1998), mais également le cortex temporal postérolatéral (PLTC), sur lequel projette MT/MST et qui est sensible aux formes plus complexes de mouvements (voir Giese et al., 2007 pour une revue), puissent être activés lors du traitement de mots d'action impliquant un type de mouvement. Pour ce cas particulier d'information perceptuelle, les études ne s'accordent pas forcément. En effet, tandis que certaines études ont dévoilé une activation de MT dans le traitement de mots d'action (Damasio et al., 2001 ; Tranel et al., 2005 ; Rueschemeyer et al., 2010), d'autres n'ont pas rapporté la même observation (Kable et al., 2002 ; 2005 ; Bedny et al., 2008 ; Kemmerer et al., 2008). En revanche, Kemmerer et collaborateurs (2008) ont été en mesure d'observer que le cortex temporal postérolatéral (PLTC) était activé lors du jugement sémantique relatif à divers verbes d'action. Cependant, comme les auteurs l'ont suggéré (voir également Bedny & Caramazza, 2011),

l'implication du PLTC, un cortex de haut-niveau (comparé à MT/MST considéré comme une aire de bas-niveau), n'est pas en soi une preuve de la participation des régions dévolues au traitement perceptuel du mouvement dans la reconnaissance des concepts associés au mouvement mais peut refléter l'association avec *des représentations multimodales impliquées dans la compréhension du sens des mots d'action* (Bedny & Caramazza, 2011).

L'une des premières études visant à démontrer que la récupération de différentes propriétés perceptuelles (mais aussi motrices) associées aux mots entraînaient des activations au sein des systèmes perceptuels et moteurs correspondants a été menée par Goldberg et collaborateurs (2006). Dans cette étude, les participants devaient déterminer si un mot concret comprenait une propriété appartenant à quatre modalités sensorielles incluant la couleur, le son, le toucher ou encore le goût. De façon pertinente, les auteurs ont rapporté l'activation d'un réseau de régions corticales supportant le traitement du toucher lors du traitement de mots associés à cette modalité (Rizzolatti & Luppino, 2001). Ainsi, le cortex somatosensoriel ainsi qu'une région ventrale prémotrice et une région du cortex moteur gauche étaient activés lors de la récupération des informations tactiles (Goldberg et al., 2006) (voir Figure 4.3.).

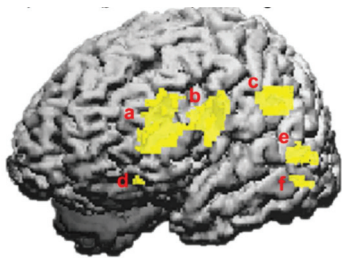


Figure 4.3. Activations corticales significatives dans les régions à modalité spécifique impliquées dans la récupération de la connaissance perceptuelle. Sont présentées les aires de la connaissance tactile dans les régions du cortex prémoteur (a), moteur (b) et somatosensoriel (c), de la connaissance gustative dans le cortex orbitofrontal (d), de la connaissance auditive dans le sillon temporal supérieur (e) et de la connaissance visuelle dans le cortex temporal ventral (f). Pris de Goldberg et al., 2006.

La récupération des informations gustatives entraînait l'activation du cortex orbitofrontal gauche (voir également Simmons et al., 2005 pour des observations similaires). Or, cette région a été identifiée comme ayant un rôle dans la représentation spécifique du goût et de l'odeur (Small et al., 1999) ainsi que dans les processus de récompense (Rolls, 2000). Notons que deux études ont depuis montré que le traitement de mots référant au goût (Barrós-Loscertales et al., 2011) et à l'olfaction (Gonzalez et al., 2006) déclenchait l'activation des régions impliquées dans le traitement des informations sensorielles correspondantes, à savoir des régions des cortex gustatif primaires et secondaires et le système olfactif respectivement. Par ailleurs, notons que Goldberg et collaborateurs ont également rapporté l'activation d'une région ventrale du cortex temporal gauche lors de la récupération des informations visuelles (voir Martin et al., 1995). Enfin, lors de la tâche de vérification des propriétés auditives de Goldberg et al. (2006), la récupération des informations auditives associées aux mots était liée à une activation du sillon temporal supérieur gauche (STS), à savoir des régions inférieures et postérieures au cortex auditif primaire (Goldberg et al., 2006). Une étude récente de Kiefer et al. (2008), sur laquelle nous reviendrons plus en détail dans le chapitre V, montre des résultats cohérents. Ces auteurs ont en effet montré que la reconnaissance de mots référant à des objets pour lesquels les informations acoustiques sont particulièrement pertinentes (e.g. « téléphone ») mais également la perception de sons activaient les mêmes régions cérébrales, à savoir les gyri temporal médian et postérieur supérieur (pSTS/MTG). L'ensemble de ces observations a conduit Goldberg et collègues (2006) à postuler que *les décisions sémantiques concernant les informations perceptuelles dépendaient des régions sensorielles du*

cerveau. Ces résultats sont donc en accord avec l'idée d'une organisation distribuée de la connaissance conceptuelle (Warrington & McCarthy, 1983 ; Allport, 1985 ; Mesulam, 1998 ; Martin & Chao, 2001). De plus, en montrant que les différentes régions cérébrales liées au toucher, au goût, à l'audition et à la vision sont activées lors de la récupération de la connaissance associée à ces percepts, ces données constituent des éléments forts en faveur du rôle des régions à modalité spécifique dans la représentation du sens.

Sur le versant de la génération (silencieuse et à voix haute) de mots référant à différentes sensations (i.e. visuelles, motrices et somatosensorielles), Hwang et collaborateurs (2009) ont observé des résultats similaires, à savoir le recrutement des régions sensorielles et motrices correspondantes. Dans leur étude, les participants recevaient une instruction auditive concernant la catégorie de mots qu'ils devaient générer (e.g. « Donne-moi des actions »). Ils devaient ensuite générer un mot à chaque fois qu'un point d'exclamation leur était présenté (12 au total par catégorie). Les auteurs ont alors montré que la génération de mots relatifs à des catégories pour lesquelles les informations visuelles sont particulièrement saillantes (e.g. couleurs, formes et animaux) était associée à l'activation d'une partie du cortex visuel extrastrié, à savoir le cortex occipital latéral bilatéral (aire de Brodmann 18). Ces observations s'accordent avec les résultats d'autres études ayant montré une activation du gyrus fusiforme gauche, associée à la perception des couleurs, lors de la récupération de l'information relative à la couleur (Simmons et al., 2007 ; Chao & Martin, 2001), ou encore une activation d'une partie du cortex visuel secondaire lors de l'écoute de phrases décrivant des événements visuels (Desai et al., 2001). En regard de la génération de mots comportant des informations motrices, Hwang et al. (2009) n'ont pas réitéré les observations faites par d'autres équipes (Hauk et al., 2004 ; Tettamanti et al., 2005) quant à une activation du cortex moteur. Remarquons que les catégories utilisées dans cette étude telles que « sports », « outils » et « transport » impliquent non pas des actions, mais plutôt des références à la perception visuelle de déplacements ou de mouvements. A ce titre, les auteurs rapportent une activation du gyrus temporal médian postérieur gauche (voir Chao et al., 2002 ; Martin et al., 1995 ; Noppeney et al., 2005 pour des résultats similaires), du gyrus angulaire gauche et du sillon intrapariétal droit. De façon intéressante, le pic d'activation obtenu dans le gyrus angulaire gauche était situé à proximité (moins de 7 mm) de l'aire MT connue pour son rôle dans la perception du mouvement. Enfin, de façon cohérente avec les études antérieures (Goldberg et al., 2006 ; Gonzalez et al., 2006 ; Simmons et al., 2007 ; Barrós-Loscertales et al., 2011), les gyri orbitofrontal bilatéral, supramarginal gauche et postcentral droit étaient activés lors de la génération de mots référant à des expériences somatosensorielles (Hwang et al., 2009). Ces résultats ont conduit les auteurs à suggérer que *la connaissance lexico-sémantique est, au moins partiellement, représentée au travers des régions sensori-motrices.*

En résumé, l'ensemble de ces données suggèrent que les observations décrites en regard des mots d'action peuvent être étendues à des mots ou concepts dont les attributs sémantiques reflètent d'autres expériences perceptuelles associées aux référents.

2.2.2. Apports électrophysiologiques

Dans le but de démontrer que les régions à modalité spécifique participent à la représentation du sens des mots ou des concepts, l'attrait pour les techniques d'électrophysiologie est faible en comparaison des techniques de neuroimagerie. En effet, la plupart des études ne

peuvent que montrer des disparités dans les processus impliqués dans la récupération du sens des mots sans pouvoir spécifier quelles régions sous-tendent ces différences (cf. section 1.2. de ce chapitre). Pour autant, deux études attirent notre attention et sont brièvement commentées ici. En effet, les critiques adressées par certains auteurs vis-à-vis des activations motrices somatotopiques pour les mots d'action pourraient également valoir pour les autres modalités sensorielles. En effet, ces activités dans les régions à modalité spécifique pourraient être le résultat de phénomènes post-compréhension (Mahon and Caramazza, 2008; Toni et al., 2008) qui ne seraient pas capturés du fait de la faible résolution temporelle de l'IRM. Nous avons vu que cette logique ne semblait pas valable pour les mots d'actions, mais a-t-on les mêmes informations pour les autres modalités ?

Moscoso del Prado Martin et collaborateurs (2010) ont ainsi mis en évidence des patrons spatio-temporels différents dans l'activation corticale en EEG, pour deux catégories de mots associés à des informations visuelles. Dans cette étude, les auteurs ont comparé les processus mis en jeu lors de la lecture passive de mots désignant des couleurs et des formes. Leurs résultats sont étonnants : Dès 200 ms après le début de la présentation des mots, des différences émergent entre mots de couleur et mots de forme. Tandis que le traitement des mots de couleur semble reposer sur les régions postérieures, c'est-à-dire les aires corticales temporales, les mots de formes semblent être représentés sur les régions plus frontales. Ces résultats démontrent qu'au sein d'une même « supra-catégorie » de mots reposant sur des informations perceptuelles similaires, ici visuelles, des différences de traitement émergent dès 200 ms après l'apparition des mots. L'on peut alors supposer que les différences observées en IRMf témoignent du traitement sémantique des mots plutôt que de phénomènes plus tardifs.

Kiefer et al. (2008) ont quant à eux associé l'IRMf et l'EEG afin de démontrer l'implication des régions auditives dans le traitement des concepts à fortes composantes auditives (tout comme lors de la perception de sons) et de déterminer le décours temporel de ces activations. De façon intéressante, une activité du sillon temporal supérieur postérieur (pSTS) et du gyrus temporal médian (MTG) a été rapportée en IRMf ; l'EEG a permis de montrer que cette activité était déclenchée dès 150 ms après le début de la présentation des mots pour lesquelles les informations auditives sont saillantes (e.g. « téléphone »).

Ainsi, de façon cohérente avec les observations réalisées pour les mots d'action, le recrutement des régions sensorielles lors du traitement de mots se référant à différentes modalités semble suffisamment précoce pour pouvoir considérer qu'elles jouent un rôle dans la représentation sémantique des mots et concepts.

2.3. Conclusion

Au vu de l'ensemble de ces résultats, certains aspects du sens des mots, comme sa référence, seraient sous-tendus par des liens cortico-corticaux spécifiques. Les preuves en faveur de cette hypothèse sont apportées par les études mentionnées dans ce chapitre mais également par les études de patients revues dans le chapitre II, et les données témoignant de liens fonctionnels entre le traitement du sens et la perception et l'action revues dans le chapitre III. Plusieurs modèles quant à la représentation du sens des mots ou des concepts ont alors été développés. Ainsi, comme je l'ai déjà mentionné dans le chapitre II (page 21), Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) a proposé que les mots d'actions soient représentés au travers de réseaux partagés

entre les aires périsylviennes du langage et le cortex moteur, qui plus est en respectant son organisation somatotopique. Les mots dits de « vision » seraient quant à eux représentés au travers des réseaux langagiers et visuels, où les mots de forme et de couleur seraient notamment sous-tendus par des réseaux différents correspondant aux réseaux impliqués dans le traitement de ces percepts (voir Figure 4.4.).

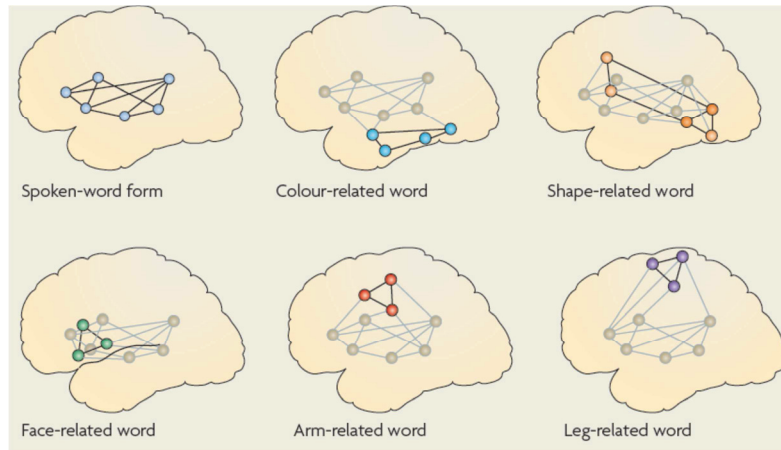


Figure 4.4. Illustration des circuits neuronaux sous-tendant la représentation du sens des mots.

Il existe un couplage des assemblées de neurones incluant les circuits liés à la forme du mot (dans les aires périsylviennes) et du sens (liés à la catégorie sémantique et portant les informations relatives aux actions ou aux objets que les mots décrivent). Ainsi, les circuits sémantiques des mots désignant des actions réalisées par le visage (en vert), le bras (en rouge) ou la jambe (en violet) impliquent les réseaux des cortex moteur et prémoteur, selon leur organisation somatotopique. Les circuits sémantiques des mots de couleur (en bleu) et de forme (en orange) sont basés sur des réseaux de la voie temporelle inférieure impliquée dans le traitement des objets. Pris de Pulvermüller & Fadiga, 2010.

J'attire cependant l'attention du lecteur sur le fait que nous avons mentionné dans le chapitre II qu'il existait des patients chez lesquels une lésion d'une région particulière du cerveau, au niveau des lobes temporaux antérieurs (ATL), conduisait à la perte d'un ensemble de concepts et ce, indépendamment des modalités sensorielles ou motrices associées (voir Hodges et al., 1992 ; Rogers et al., 2004; Patterson et al., 2007). Cette observation avait conduit plusieurs auteurs à formuler l'hypothèse que, bien que les concepts puissent être représentés au sein des régions dites à modalité spécifique, il existerait un connecteur amodal permettant de lier les différentes informations sensori-motrices entre elles afin de former des représentations conceptuelles cohérentes (Patterson et al., 2007; Mahon & Caramazza, 2008). Est-il possible d'apporter des indices quant à cette hypothèse par le biais d'études réalisées chez le participant sain ?

3. Un connecteur amodal ?

Mettre en évidence le rôle d'une région particulière lors du traitement de tout type de concept est par essence particulièrement difficile. En effet, la plupart des études qui ont rapporté l'existence de processus et de régions cérébrales spécifiques au traitement de certaines catégories ont comparé ces catégories entre elles. Ici, notre but est de décrire les études mettant en évidence qu'une région cérébrale est activée indépendamment de la catégorie d'entités à laquelle les concepts réfèrent.

En réalité, l'implication des lobes temporaux antérieurs (ATL) dans la représentation du sens n'a pas été clairement démontrée tant les investigations en TEP et IRMf n'ont pas fourni de résultats consistants. Ainsi, plusieurs études en IRMf usant de tâches sémantiques n'ont pas observé d'activation au niveau des ATL, mais rapportent des activations au sein des aires préfrontales et temporo-pariétales (Gold et al., 2006; Mechelli et al., 2006). Du fait que ces régions correspondent aux aires impliquées dans les déficits présentés par les patients souffrant d'aphasie sémantique (Martin, 2007), il a été suggéré que les corrélats neuronaux de la connaissance conceptuelle s'opéraient en dehors des ATL. Pourtant, plusieurs études menées en TEP ont démontré que les ATL étaient activés dans des tâches sémantiques incluant la dénomination d'objets (Tranel et al., 2005), la vérification des catégories (Rogers et al., 2006) ou encore la reconnaissance des mots (Damasio et al., 1996 ; voir Bright et al., 2004 ; Patterson et al., 2007 pour des revues). A l'aide d'une méta-analyse de 194 études d'IRMf et de TEP sur le traitement sémantique, Visser et collaborateurs (2010) ont quant à eux émis l'hypothèse que les artefacts de distorsions en IRMf à proximité des cavités ou le fait de ne pas inclure les ATL comme des régions d'intérêt dans les analyses des images étaient autant de facteurs confondants pour expliquer le peu de consensus entre les études en regard de l'activation des ATL (voir également Patterson et al., 2007). Cette hypothèse reçoit un appui certain grâce à l'étude menée par Devlin et collaborateurs (2000). Ces derniers avaient en effet pu mettre en évidence l'implication des ATL dans une même tâche sémantique en TEP mais pas en IRMf, ces deux techniques n'étant pas sensibles aux mêmes distorsions du signal. Visser et collaborateurs (2010) ont d'ailleurs récemment utilisé une méthode permettant d'atténuer et de corriger ces distorsions en IRMf et ont ainsi rapporté l'activation des ATL dans une tâche de catégorisation sémantique.

Il est évident que le peu de cohérence entre ces données n'apporte pas une démonstration claire de l'implication des ATL dans la représentation des concepts. En revanche, plusieurs études en TMS répétée (TMSr) ont pu démontrer qu'une lésion temporaire des ATL avaient des conséquences sur le traitement des concepts et ce, quelle que soit la catégorie à laquelle ils appartiennent (Pobric et al., 2007; Lambon Ralph et al., 2009; Pobric, Jefferies, and Lambon Ralph, 2010; Pobric, Jefferies, and Ralph, 2010a, 2010b). Ainsi, Pobric et collaborateurs (2010) ont-ils demandé à des participants sains de nommer différentes photographies d'objets ou de lire des nombres tout en stimulant (i.e. inactivation temporaire) différentes régions cérébrales : les ATL, le lobe pariétal inférieur (IPL) et une zone contrôle au niveau des aires occipitales. Les auteurs rapportent que les temps de réponses des participants étaient ralentis uniquement pour la tâche de dénomination d'images, et uniquement après stimulation des ATL. En comparant les temps de réponses obtenus pour les différentes catégories d'objets (vivant et non-vivant), les auteurs ont en outre montré que si la stimulation de l'IPL impactait les temps de réponses pour la catégorie « non-vivant » uniquement, la stimulation des ATL avait un effet négatif sur le traitement des deux catégories de façon équivalente.

Les auteurs ont alors interprété ces résultats comme des éléments en faveur de l'implication des ATL dans la représentation des concepts : au travers de l'utilisation de la rTMS chez des participants sains, la stimulation des ATL conduit à un ralentissement généralisé du traitement sémantique indépendant de la catégorie à laquelle appartiennent les concepts, résultats par ailleurs cohérents avec les observations faites chez les patients atteints de démence sémantique. De plus, la stimulation de l'IPL entraîne un déficit catégoriel spécifique pour les items non-vivants. Ces études apportent un soutien empirique chez le participant sain quant à l'idée que les ATL, en

formant un module amodal, ainsi que les régions à modalité spécifique contribuent conjointement à la représentation du sens (Pobric et al., 2007, 2010 ; voir Lambon-Ralph et al., 2010).

Notons que Pobric et collaborateurs (2009) avaient préalablement mis en évidence, toujours en rTMS, que la stimulation des pôles temporaux comprenant les ATL, conduisait à un ralentissement du traitement sémantique même pour des concepts dits abstraits, c'est-à-dire ne reposant pas fortement sur des informations sensorielles et motrices. Cette observation a été interprétée pour conforter le rôle amodal des ATL dans la représentation du sens (Pobric et al., 2009).

4. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons vu que les études convergeaient pour montrer une architecture distribuée des concepts et plus spécifiquement que les régions à modalité spécifique participaient à la représentation des concepts en fonction de leur attributs sémantiques. Ainsi, la connaissance conceptuelle associée à l'action semble être représentée au sein du cortex moteur de façon somatotopique (Hauk et al., 2004; Tettamanti et al., 2005; Aziz-Zadeh et al., 2006; Kemmerer et al., 2008), la connaissance associée à la vision au sein des structures visuelles (Goldberg et al., 2006; Hwang et al., 2009; Desai et al., 2010). Les concepts relatifs à des expériences somatosensorielles semblent, quant à eux, représentés dans les aires dévolues à la perception de ces expériences (Goldberg et al., 2006; Hwang et al., 2009). De plus, quelques indices viennent souligner qu'il existerait une région dite amodale servant à lier les différentes informations sensorielles et motrices (mais pas seulement) entre elles afin de former des représentations conceptuelles cohérentes (Patterson et al., 2007; Lambon Ralph et al., 2009, 2010). Toutefois, du fait du peu de consensus entre les études visant à mettre en évidence le rôle d'une région amodale dans la représentation des concepts, deux modèles s'affrontent. Le premier, un modèle dit distribué (auquel nous associons le modèle proposé par Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) suppose que la connaissance conceptuelle soit représentée uniquement au sein des régions à modalité spécifique, celles-ci étant connectées les unes aux autres afin de permettre la récupération de concepts regroupant différentes informations perceptuo-motrices (voir Figure 4.5.a).

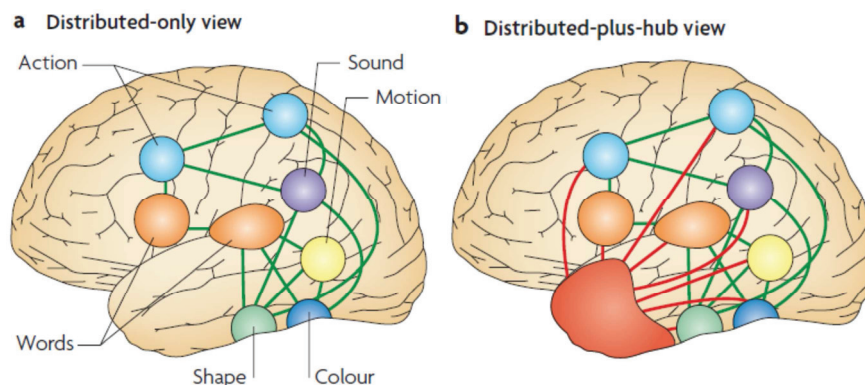


Figure 4.5. Illustrations des deux modèles de la représentation de la connaissance conceptuelle dans le cerveau. Ces deux modèles diffèrent en regard de l'absence (a) ou de la présence (b) d'une région amodale (en rouge) située dans le lobe temporal et servant de connecteur aux informations provenant des régions à modalité spécifique. Pris de Patterson et al., 2007.

Rappelons que pour le cas de la représentation du sens des mots en particuliers, ces différentes régions sont liées aux aires périsylviennes du langage (voir Pulvermüller, 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011 Figure 4.4). Le second modèle (Figure 4.5.b) soutient cette architecture distribuée mais considère les études de patients souffrant de démence sémantique ainsi que les quelques études revues ci-avant comme des preuves en faveur de la présence d'un module amodal qui permettrait d'unifier les représentations conceptuelles en s'extrayant des attributs spécifiques d'une ou plusieurs modalités sensori-motrices (voir Figure 4.5.b) (Rogers et al., 2006; Patterson et al., 2007; Mahon & Caramazza, 2008; Pobric, Jefferies, and Lambon Ralph, 2010).

A l'heure actuelle, il semble impossible de trancher entre ces deux positions. En regard de la question posée au début de cette introduction, à savoir celle du rôle des expériences sensori-motrices dans la formation et la compréhension du sens, les deux modèles intègrent l'idée que ces dernières soient à la base de la représentation du sens. Rappelons toutefois que nous avons présenté à la fin du chapitre I deux approches contradictoires du sens. Pour l'une, les représentations sémantiques, qu'il s'agisse de mots ou de concepts, sont amodales, c'est-à-dire indépendantes des expériences sensori-motrices liées aux référents du monde environnant, tandis que pour l'autre les concepts sont enracinés dans ces expériences. Dans le chapitre suivant, nous tenterons donc d'unifier l'ensemble des données recueillies chez les patients et dans les études comportementales et d'imagerie concernant l'enracinement du sens vis-à-vis des interactions avec le monde extérieur, afin de mettre en évidence que la littérature s'organise selon un continuum de théories qui diffèrent en fonction de la place que prennent les expériences sensori-motrices dans les représentations conceptuelles. Cette synthèse nous conduira à aborder la question principale qui a été posée au cours de cette thèse, à savoir que le degré avec lequel les expériences sensori-motrices participent aux représentations du sens et à leur récupération subséquente doit être étudié en intégrant la dimension d'apprentissage des concepts et des processus sous-jacents.

CHAPITRE V

De divergences en zones de convergences

L'approche classique du sens et des concepts postule que les concepts sont générés de façon abstraite, arbitraire, sous forme de symboles dits amodaux, c'est-à-dire indépendants des systèmes périphériques que sont les systèmes dévolus à la perception et à l'action (Fodor, 1980 ; Pylyshyn, 1984). Comme le souligne Prinz & Clark (2004), dans la pensée de Fodor, en aucun lieu posséder un concept dépend des systèmes dévolus à la perception et à l'action. Il s'agit alors uniquement d'être capable de *penser* aux éléments en lien avec le concept. De ce point de vue, les capacités sensori-motrices d'un individu, ce qu'il peut faire, percevoir ou au contraire ce qui l'en empêche n'est pas de nature à influencer ses représentations conceptuelles. Alternativement, plusieurs approches dites « incarnées » ou « enracinées » (Glenberg, 1997; Barsalou, 1999, 2008; Pulvermüller, 1999, 2005; Gallese et al., 2004; Keysers & Perrett, 2004; Pecher & Zwaan, 2005; Gallese & Lakoff, 2005; Clark, 2006, 2009; Fischer and Zwaan, 2008; Kiefer & Pulvermüller, 2011; Gallese & Sinigaglia, 2011) ont cherché à rétablir le lien initial entre la façon dont notre corps agit sur le monde extérieur, le cerveau qui le contrôle et les processus cognitifs (Clark, 2009) Par opposition à l'approche classique, ce courant de pensée suggère que les expériences perceptuelles et motrices dirigent d'une certaine manière la représentation du sens dans le cerveau et sont mises en jeu lors de l'acquisition des concepts.

L'ensemble des études que nous avons revues dans les chapitres précédents nous permet de rejeter l'approche classique quant à la représentation du sens. En effet, que ce soit les données recueillies chez les patients, les données comportementales ou encore les données d'imagerie et d'électrophysiologie, la grande majorité semble indiquer des effets de catégories et suggèrent un rôle des régions à modalité spécifique dans la représentation des concepts et du sens des mots. Toutefois, plusieurs études questionnent l'approche selon laquelle les régions à modalité spécifique constituent *de facto* la représentation sémantique des mots et des concepts. L'on voit alors s'affronter diverses approches quant au degré de dépendance des représentations conceptuelles vis-à-vis des expériences sensori-motrices associées. Meteyard et collaborateurs (2010) ont récemment décrit que l'on pouvait organiser les différentes théories de la représentation de la connaissance conceptuelle selon un continuum en regard du rôle des expériences perceptuelles et motrices. Dans ce chapitre, nous présenterons uniquement trois approches divergentes. La première est basée sur l'idée que la co-activation des assemblées de neurones impliquées lors des expériences sensori-motrices en jeu lors de l'acquisition des concepts conduit au développement de réseaux partagés à la base des représentations sémantiques (Pulvermüller, 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011). La seconde approche propose que le sens soit représenté principalement au sein d'un centre amodal, associé cependant aux régions à modalité spécifique (Patterson et al., 2007 ; Mahon & Caramazza, 2008). Enfin, nous présenterons une approche postulant l'existence de zones de convergences à l'interface ou dans les régions à modalité spécifique permettant la représentation du sens (Damasio, 1989 ; Simmons & Barsalou, 2003 ; Thompson-Schill, 2003 ; Meyer & Damasio, 2009).

1. L'apprentissage de corrélation – Rôle fondamental des régions à modalité spécifique

Comme nous l'avons mentionné dans la section 2.4 du chapitre IV, dès 1999, Pulvermüller propose que le sens des mots d'action soit représenté au travers de réseaux neuronaux partagés entre les régions impliquées dans la programmation et l'exécution des actions et les aires périsylviennes du langage. Les mots dits de vision seraient, quant à eux représentés au travers d'un réseau distribué comprenant les aires occipitales dédiées au traitement visuel et les régions classiques du langage (voir également Pulvermüller, 2001 ; 2005 ; 2011 ; Kiefer & Pulvermüller, 2011). Selon Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011), la cooccurrence pendant l'acquisition du langage du nom d'un objet et de l'objet en question (« c'est un éléphant ») ou d'un verbe et de l'action décrite par le verbe (« ferme la porte ») conduirait à la formation de tels circuits partagés. Notons qu'il est bien admis qu'au cours de l'enfance, les mots d'action sont produits dans le contexte de l'exécution de l'action (i.e. mots produits avant, pendant ou après l'action ; Goldfield, 2000). Ce modèle se base sur le postulat de Hebb selon lequel l'activité synchrone de plusieurs neurones conduirait à la formation d'une assemblée de cellules sous-tendant les processus cognitifs de haut niveau (Hebb, 1949). Ces neurones, aussi bien adjacents que situés dans des aires corticales distantes, agiraient alors en tant qu'unité fonctionnelle, l'activation d'une fraction de l'unité conduisant à l'activation de l'unité toute entière.

De récents résultats viennent d'ailleurs conforter cette prédiction. En effet, il semble que les circuits partagés se forment rapidement avec un apprentissage adéquat (Catmur et al., 2007, 2008; Lahav et al., 2007). Dans leur étude, Lahav et collègues ont, par exemple, montré que lorsque des sujets non musiciens écoutaient, sans faire aucun mouvement, un morceau de musique qu'ils avaient appris à jouer au piano (durant les cinq jours précédant l'examen IRMf), l'activation cérébrale incluait, outre les cortex auditif primaire et secondaire, les régions motrices fronto-pariétales. Cette activation n'était pas retrouvée lorsque les sujets écoutaient passivement un morceau qu'ils n'avaient pas appris à jouer. De cette façon, il semble bien que les circuits partagés puissent se développer rapidement grâce à une corrélation sensori-motrice entre l'exécution répétée et l'observation ou l'écoute d'actions.

En définitive, ce modèle de Pulvermüller prévoit que les informations sémantiques soient ancrées dans les expériences sensori-motrices impliquées lors de l'acquisition des mots ou des concepts, expériences qui sont par la suite « rejouées » lors de la récupération du sens. L'on prédit alors que la simple perception d'un mot ou la récupération d'un concept entraîne l'activation des circuits sémantiques qui comprennent les régions à modalité spécifique.

2. Représentation amodale et régions à modalité spécifique associées secondairement

Par opposition au modèle de Pulvermüller, d'autres auteurs proposent que le format des représentations sémantiques est par essence amodal, autrement dit n'est pas fonction de la modalité sensorielle ou motrice (Patterson et al., 2007 ; Mahon & Caramazza, 2011 ; Bedny & Caramazza, 2011). Pour autant, du fait des nombreuses observations témoignant de l'activation de régions à modalité spécifique dans des tâches sémantiques ou conceptuelles, ces auteurs n'introduisent pas une frontière infranchissable entre les représentations sémantiques et le

contenu sensori-moteur (voir Meteyard et al., 2010) où le lien les unissant ne serait pas arbitraire. Ainsi, les représentations seraient amodales, mais dérivées des entrées sensori-motrices (Patterson et al., 2007). Pour Mahon et Caramazza (2008 ; 2003), les représentations conceptuelles amodales sont activées par la récupération des informations sensorielles et motrices. Dans les deux cas, le système sémantique est indépendant des expériences sensori-motrices mais directement associé aux informations correspondantes. De ce point de vue, il y a un enracinement du sens par interaction (en anglais «*grounding by interaction*»), à savoir que les attributs spécifiques sensoriels et moteurs accompagnent la récupération d'un concept mais n'en sont pas pour autant constitutifs. Néanmoins, cela ne signifie pas que ces informations ne sont pas importantes d'une façon ou d'une autre à la représentation des concepts (Mahon & Caramazza, 2008). Ces auteurs affirment d'ailleurs que *les informations sensorielles et motrices «colorent» le traitement conceptuel, et l'enrichissent*. L'activation des régions à modalité spécifique durant le traitement des concepts permettrait d'enraciner les représentations abstraites et symboliques dans les expériences perceptuelles et motrices qui articulent nos interactions avec le monde extérieur. Il faut alors nécessairement qu'une (ou plusieurs) région(s) cérébrale(s) permette(nt) ces représentations amodales. Pour cela, plusieurs pistes existent dont la plus pertinente a été apportée par les études de patients souffrant de démence sémantique (voir chapitre II) et les études en TMS (voir chapitre IV). En effet, les lobes temporaux antérieurs (ATLs) constitueraient un bon candidat de région dévolue au traitement sémantique, située à l'interface des différentes régions à modalité spécifique codant l'information de différents domaines (Rogers et al., 2004 ; Patterson et al., 2007). Cette région jouerait le rôle d'une zone de convergence de haut-niveau (Damasio, 1989 ; voir Patterson et al., 2007) supportant la récupération interactive des informations modales de toutes les catégories.

En définitive et contrairement à ce qu'on a vu dans le paragraphe précédent (Pulvermüller, 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011 ; Kiefer & Pulvermüller, 2011), cette approche ne considère pas les représentations sensori-motrices comme constitutives du sens. Le sens serait d'abord traité au sein d'un complexe amodal et les régions à modalité spécifique codant les attributs sensori-moteurs liés à l'expérience mise en jeu lors de l'acquisition des concepts seraient associées secondairement à la représentation amodale.

3. Un réseau de zones de convergence

A l'interface de ces deux hypothèses, une approche a récemment refait surface en suggérant l'implication de *zones de convergence* (ZC) multiples. Le principe sous-jacent est que dans l'objectif de représenter une entité, il faut pouvoir récupérer une collection d'informations visuelles, auditives ou somato-sensorielles suffisantes, signifiant cette entité (Meteyard et al., 2010) et permettant d'en former une image mentale (Meyer & Damasio, 2009). Telles qu'énoncées il y a plus de vingt ans par Damasio (1989), les zones de convergence sont des aires cérébrales localisées dans les cortex hétéro-modaux, et qui ne seraient pas intrinsèquement représentationnelles mais permettraient de constituer des représentations ou «*événements*» cohérents, en liant les informations provenant des différentes régions à modalité spécifique. Ainsi, ces zones de convergence seraient par essence *amodales*, mais capables d'appeler les schémas permettant la reconstitution des représentations conceptuelles (Damasio, 1989 ; Meyer & Damasio, 2009). La localisation et le contenu de telles zones de convergence suscitent néanmoins de nombreuses questions. Ainsi, bien qu'elles soient dans leur formulation originelle

dépourvues de contenu spécifique, Simmons & Barsalou (2003) étendent l'idée de ZC en suggérant que celles-ci soient constituées de neurones conjonctifs ayant des fonctionnements dépendant des modalités (Barsalou et al., 2003 ; Simmons & Barsalou, 2003). Lorsque des objets ou des entités sont perçus, ceux-ci activent des « détecteurs » appropriés dans les aires sensori-motrices (Simmons & Barsalou, 2003). Différents patrons d'activation se mettent alors en place au travers d'un système distribué permettant de représenter à quoi l'entité ressemble, ou encore quels sons ou actions y sont associés (Simmons & Barsalou, 2003). D'un point de vue « fonctionnel », localement les ZC situées à proximité d'une région à modalité spécifique seraient capables de capturer les patrons d'activation dont cette région spécifique est le siège. De cette manière, l'on suggère que les aires associatives proches des aires du traitement visuel captureraient les patrons d'activation visuels tandis que les aires associatives proches des aires motrices y captureraient les activations correspondantes (Simmons & Barsalou, 2003). Des ZC modales participeraient ainsi à la récupération des informations sensori-motrices correspondant à une modalité spécifique tandis que des ZC multi-modales formeraient des représentations cohérentes de concepts plus complexes. En effet, plus les entités sont complexes, plus l'assemblée de schémas ou d'informations requise pour une représentation cohérente devient complexe. La cooccurrence répétée des différentes représentations sensori-motrices conduirait à l'établissement de ZC de haut-niveau, résultant de la projection des ZC modales (voir Figure 5.1).

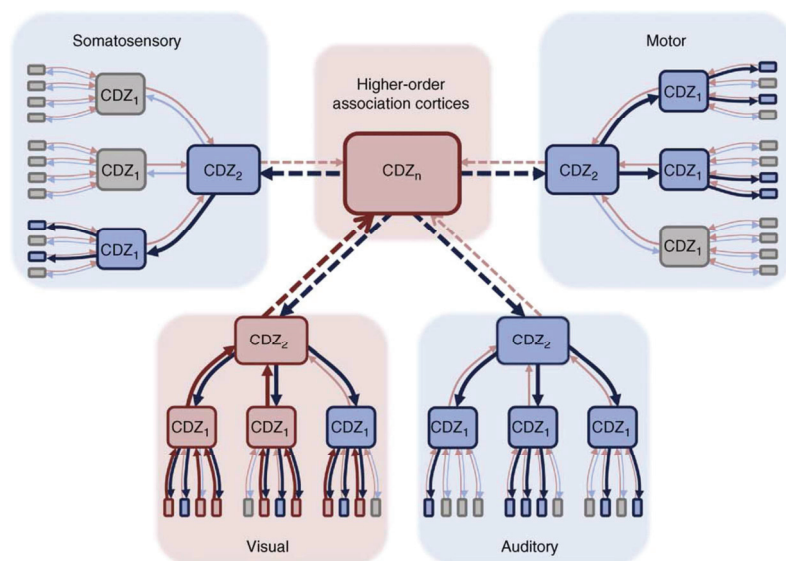


Figure 5.1. Modélisation de l'organisation hiérarchique des zones de convergence (ZC). Les assemblées de neurones dans les cortex sensori-moteurs de différentes modalités (visuelle, auditive ou encore motrice) convergent sur des ZC de 1^{er} ordre qui projettent à leur tour sur des ZC de 2nd ordre. Ces différentes ZC convergent enfin vers des ZC multi-modales jusqu'à une ZC de haut-niveau. Notons ici que des projections divergentes sont également figurées, indiquant des projections réciproques entre les ZC de différents ordres. Pris de Meyer & Damasio, 2009.

Pourquoi une telle proposition refait-elle surface plus de vingt ans après son énoncé ? Bien qu'elle ne soit pas exclusive de l'approche détaillée dans le paragraphe précédent (l'implication des régions à modalité spécifique et d'une région amodale dans la représentation du sens), cette idée repose sur le fait que la démonstration, par exemple, que les mêmes aires cérébrales codant la programmation et l'exécution des actions participent à la récupération des mots d'actions n'a pas réellement été fournie (Willems & Hagoort, 2007). En effet, ces auteurs ont récemment pointé du doigt le fait que la plupart des données de la littérature disponibles montrent

simplement que les aires motrices adjacentes à celles impliquées dans l'exécution des actions sont engagées dans le traitement des mots d'actions. D'ailleurs, dans l'étude de Hauk et collaborateurs (2004) rapportant une activité somatotopique dans les aires motrices durant la lecture de mots référant à des actions réalisées par différentes parties du corps, peu de recouvrement entre les aires impliquées dans l'exécution des actions et le traitement des mots était observé. Dans une étude visant à déterminer le degré de recouvrement entre les systèmes moteurs et langagiers, Willems et collaborateurs (2010) ont rapporté que les activations dans des parties du cortex prémoteur durant la lecture de mots d'actions et durant une tâche d'imagerie motrice des actions dénotées par les mots étaient spécifiques de la tâche et ne se chevauchaient pas (voir également Tremblay & Small, 2010). Quant à Kiefer et collaborateurs (2008), ils ont révélé que le traitement de mots dénotant des objets pour lesquels les caractéristiques auditives sont particulièrement pertinentes, activait les cortex auditifs associatifs mais pas les cortex primaire et secondaire. Tel que suggéré par ces observations, le lien entre les concepts ou le sens des mots et les processus perceptuels et moteurs engagés durant les expériences perceptuo-motrices correspondantes ne seraient pas aussi directs que supposés par Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005) notamment. De récentes perspectives tendent ainsi à interpréter de telles observations comme étant le résultat de l'action de ces zones de convergence.

L'idée de zones de convergence rappelle un phénomène proposé par Thompson-Schill (2003) et décrit sous le terme de « déplacement antérieur » (i.e. « anterior shift » en anglais). Il est alors proposé que le fait que la récupération d'attributs particuliers active des régions antérieures à celles impliquées lors de la perception de ces attributs, soit le reflet d'un processus graduel de transformation des représentations à modalité spécifique en représentations amodales. Or, un tel déplacement antérieur correspondrait assez bien à un phénomène de réactivation incomplète des états modaux mis en jeu lors de l'encodage d'une entité (Simmons & Barsalou, 2003). La conséquence étant la formation de *représentations amodales, ou plus abstraites, stockées au sein d'autres aires cérébrales : les zones de convergence*. Bien qu'en accord avec la suggestion de Simmons et Barsalou (2003), un tel phénomène de déplacement antérieur est fondamentalement contradictoire à l'hypothèse initiale de Damasio et collaborateurs. En effet, selon ces derniers (Damasio, 1989 ; Meyer & Damasio, 2009), les informations ne sont pas « transférées » des aires sensori-motrices à des aires corticales de plus haut niveau. Les ZC enregistrent plutôt les fragments d'activations liées à la perception des entités pour ensuite les combiner.

En définitive, il y aurait une certaine *dépendance des représentations sémantiques vis-à-vis des informations sensorielles et motrices, mais pas au niveau des aires corticales primaires. Le traitement sémantique impliquerait par conséquent des aires adjacentes aux aires dévolues à la perception et à l'action et ces aires seraient directement et réciproquement liées entre elles* (voir Meteyard et al., 2010). Il est évident que cette idée de ZC est séduisante, cependant, des preuves empiriques manquent cruellement pour en décrire le fonctionnement. Remarquons que si les ZC sont façonnées au travers de l'expérience (Meyer & Damasio, 1989), il n'existe à notre connaissance aucune étude ayant cherché à mettre en évidence le développement de telles zones de convergence lors de l'encodage et de la récupération subséquente des entités.

4. Conclusion

En conclusion, il n'existe pas de théorie unifiée de la représentation du sens et des concepts dans le cerveau tant plusieurs approches apportent des hypothèses théoriques et des prédictions neuronales différentes plus ou moins étayées par les observations empiriques. Dans l'ensemble, ces théories diffèrent quant au rôle concédé aux expériences perceptuelles et motrices, impliquées durant l'acquisition des concepts, dans la récupération subséquente du sens. La littérature ne s'oppose donc pas réellement entre une approche amodale et une approche incarnée du sens, mais plutôt sur le degré de dépendance du sens vis-à-vis des régions cérébrales impliquées lors de l'expérience sensori-motrice. Les théories dites hybrides, c'est-à-dire incorporant des hypothèses issues des différentes approches, semblent les plus à même d'expliquer les observations décrites jusqu'à présent. Cependant, si à l'heure actuelle la quantité d'informations sur les aires cérébrales activées lors du traitement sémantique et sur le décours temporel associé, chez le participant sain mais également chez les patients, est très conséquente, aucun consensus ne semble émerger. Il semble par conséquent difficile de décider en faveur d'une approche ou d'une autre. Quant aux modèles incluant l'existence de zones de convergence, celles-ci restent encore spéculatives et semblent avoir été développées principalement pour pallier les incohérences révélées entre les études ; le manque de preuves empiriques est en outre à déplorer.

Il apparaît évident au vu des différentes théories présentées au cours de cette introduction et en particulier dans ce chapitre, que la question centrale de la représentation du sens tient au degré de dépendance entre les processus impliqués lors de l'acquisition du sens et ceux « rejoués » ou mis en jeu lors du traitement sémantique. Pour autant, nous attirons l'attention du lecteur sur le fait que la plupart des études développées pour répondre à cette question se sont majoritairement intéressées aux processus sous-tendant le traitement des concepts et des mots bien appris chez le participant sain, ou encore ceux ayant conduit à la perte d'une ou de plusieurs catégories de concepts chez les patients cérébro-lésés ou atteints de pathologies neurodégénératives. La négligence du versant de l'acquisition de nouveaux mots chez l'adulte est ainsi criante. Au travers de l'étude de l'acquisition du sens des mots, c'est pourtant le rôle des informations sensori-motrices, le caractère stable ou bien labile de leur participation, ainsi que le rôle du langage lui-même dans l'élaboration des représentations sémantiques qui pourraient être déterminés. C'est précisément de cette question que traite le présent travail de thèse.

CHAPITRE VI

Synthèse et problématique générale

1. Synthèse

La façon dont sont représentés le sens des mots et les concepts dans le cerveau est encore aujourd'hui l'objet de bon nombre d'études. Marquées par une antériorité des philosophes et des linguistes jusqu'à la seconde moitié du XX^{ème} siècle (pour des revues voir (Barsalou, 1999, 2008; Solomon et al., 1999; Markman & Dietrich, 2000; Barsalou et al., 2003; Gibbs, 2003; Dove, 2009, 2010; Kiefer & Pulvermüller, 2011), étendre ces réflexions au cerveau a constitué un défi majeur dans la communauté scientifique. L'on a vu dans un premier temps s'opposer deux vues contradictoires, l'une supposant que les concepts sont représentés de façon abstraite, sous forme de symboles dits amodaux, c'est-à-dire indépendants des systèmes dévolus à la perception et à l'action (Fodor, 1980, 1987 ; Pylyshyn, 1984), l'autre cherchant à rétablir le lien initial entre la cognition et le corps qui guide les interactions avec le monde extérieur (Clark, 2009) et proposant que les concepts soient représentés au travers des régions sensorielles et motrices (Glenberg 1997; Barsalou 1999, 2008; Pulvermüller 1999, 2005; Gallese et al. 2004; Keysers & Perrett 2004; Pecher & Zwaan 2005; Gallese & Lakoff 2005; Clark 2006, 2009; Fischer & Zwaan 2008; Kiefer & Pulvermüller 2011; Gallese & Sinigaglia 2011). De multiples observations, qu'il s'agisse de cas de patients, d'observations comportementales ou d'investigations en neuroimagerie, sont venues témoigner du fait qu'une approche entièrement amodale n'était pas envisageable. En effet, nombreux ont été les cas de patients cérébro-lésés présentant des déficits sélectifs pour une ou plusieurs catégories de concepts tandis que d'autres étaient relativement épargnées (Capitani et al., 2003 ; Caramazza & Mahon, 2003). Malgré une certaine variabilité des lésions cérébrales, des déficits sélectifs au traitement des entités du Vivant telles que les animaux ont été associés à des lésions temporales ou temporo-occipitales (Warrington & Shallice, 1984; Humphreys et al., 1997; voir Capitani et al., 2003 pour une revue exhaustive), tandis que des déficits affectant les entités du non-Vivant telles que les outils étaient observés chez les patients souffrant de lésions fronto-pariétales (Warrington & McCarthy, 1983; voir Capitani et al., 2003). Ces déficits catégoriels spécifiques peuvent être expliqués en termes de lésion des aires cérébrales impliquées dans le traitement, par exemple, des informations visuelles chez les patients présentant des déficits pour les entités du Vivant ou des informations motrices ou liées à l'action pour les patients présentant des déficits pour les outils. De nombreuses études d'imagerie cérébrale ont apporté des preuves que le traitement des mots référant à expériences gustatives (Barrós-LoCERTALES et al., 2011), olfactives (Gonzalez et al., 2006) ou auditives (Kiefer et al., 2008) déclenchait une activation des régions impliquées dans la perception de ces sensations. D'autres études ont montré que les aires visuelles étaient engagées dans le traitement de phrases ou de mots décrivant des événements visuels (Desai et al., 2010; Pulvermüller & Hauk, 2006; Martin et al., 1995; Martin et al., 1996; Martin & Chao, 2001). Par ailleurs, l'étude de la représentation des concepts et du sens des mots dans le cerveau a largement bénéficié des études relatives aux mots d'action. Profitant de l'explosion de l'intérêt pour les processus liés à l'action à la suite de la découverte des neurones « miroir », un grand nombre d'études ont montré que la compréhension

des mots ou phrases désignant des actions et l'exécution d'actions s'opéraient au travers de ressources cérébrales communes (Glenberg & Kaschak, 2002 ; Boulenger et al., 2006; Meteyard et al., 2007 ; Gentilucci & Dalla Volta, 2008 ; Aravena et al., 2010 ; Frak et al., 2010; voir Fischer & Zwaan, 2008; Meteyard et al., 2010 pour des revues). Des études de neuroimagerie sont venues confirmer ces observations en montrant que les mots dénotant des actions réalisées par différentes parties du corps activaient les régions cérébrales impliquées dans la programmation et l'exécution des actions décrites par ces mots (Aziz-Zadeh et al., 2004 ; Hauk et al., 2004; Tettamanti et al., 2005; Boulenger et al., 2009; voir Pulvermüller et al., 2005; Pulvermüller & Fadiga, 2010; Kiefer & Pulvermüller, 2011 pour des revues). L'ensemble de ces données a été interprété en faveur d'une représentation distribuée de la connaissance conceptuelle (Allport, 1985; Barsalou et al., 2003) ou du sens des mots dans le cerveau (Vigliocco & Vinson, 2007).

Du fait de ces nombreuses observations, la littérature ne s'oppose plus réellement entre une approche amodale et une approche incarnée du sens, mais plutôt sur le degré de dépendance du sens vis-à-vis des régions cérébrales impliquées lors de l'expérience sensori-motrice. En revanche, des divergences demeurent puisque certains auteurs postulent que le traitement sémantique est d'abord réalisé au sein d'une structure dite amodale, qui est tout de même associée aux régions à modalité spécifique codant les aspects sensori-moteurs de l'expérience liée à l'acquisition des concepts (Mahon & Caramazza, 2008 ; Patterson et al., 2007). D'autres suggèrent que les représentations sensori-motrices sont constitutives du sens et que les mots sont représentés au travers d'assemblées neuronales distribuées entre les aires classiques du langage (Broca & Wernicke) et les régions à modalité spécifique (Pulvermüller, 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011). Enfin, des théories récentes dites hybrides supposent une certaine dépendance des représentations sémantiques vis-à-vis des informations sensorielles et motrices, non pas au niveau des aires primaires ni secondaires mais au sein de zones de convergence localisées dans les cortex hétéromodaux, et permettant de constituer des représentations ou événements cohérents en liant les informations provenant des différentes régions à modalité spécifique (Damasio, 1989 ; Simmons & Barsalou, 2003 ; Barsalou, 2008 ; Meyer & Damasio, 2009 ; Vigliocco et al., 2004 ; Binde & Desai, 2011). A l'heure actuelle, les études se concentrant majoritairement sur les processus sous-jacents au traitement sémantique de mots ou de concepts bien appris ou encore sur les déficits observés chez les patients cérébro-lésés, il ne semble pas possible de décider en faveur de l'une ou l'autre des théories. Toutefois, jusqu'à présent, très peu d'études se sont focalisées sur l'acquisition de nouveaux mots ou de concepts. Cette absence de prise en compte des études sur l'apprentissage apparaît étonnante quand la question centrale la représentation du sens tient au degré de dépendance entre les processus impliqués lors de l'acquisition du sens et ceux « simulés » ou mis en jeu lors du traitement sémantique subséquent.

2. Problématique générale

Ce travail de thèse a été réalisé avec trois grands objectifs : i) Tester l'hypothèse théorique d'apprentissage Hebbien de Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) afin de déterminer dans quelle mesure les processus mis en jeu lors de l'acquisition de nouveaux mots d'action, à savoir l'exécution d'actions, sont « rejoués » lors de la perception ultérieure de ces mots ; ii) Déterminer l'impact de la nature du stimulus auditif sur le développement des circuits neuronaux partagés à la base des représentations sémantiques et enfin ; iii) déterminer si la verbalisation de mots d'action

favorise la performance motrice par le biais du recrutement de ces circuits neuronaux partagés entre action d'une part et langage d'autre part.

Dans une première étude, nous testerons spécifiquement l'hypothèse de Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) d'apprentissage Hebbien (Hebb, 1949). Dans une tâche d'apprentissage de nouveaux mots d'action associant la perception d'un pseudo-mot inconnu à l'exécution d'une action, nous chercherons à mimer l'apprentissage des verbes dans le contexte de l'exécution des actions. Dans le cas de mots de « vision », les participants devront associer des pseudo-mots inconnus à l'observation d'images animées. Nous chercherons alors à mettre en évidence que les mots perçus dans le contexte d'une action (« mots d'action ») sont représentés par des réseaux corticaux comprenant les aires langagières et les régions motrices, tandis que des mots rencontrés dans le cadre de la perception visuelle d'un objet (« mots de vision ») sont représentés par des assemblées neuronales distribuées sur les aires périsylviennes du langage et les régions impliquées dans le traitement visuel (Pulvermüller, 2005). Pour cela, nous avons choisi d'utiliser la technique de l'EEG afin d'étudier la dynamique temporelle de cet apprentissage. Du fait de la faible résolution spatiale de l'EEG et de notre besoin de quantifier l'activité motrice induite par le langage, nous étudierons la dynamique des oscillations cérébrales du rythme μ appartenant à la bande de fréquence 8-12 Hz. Ce rythme cérébral présente la caractéristique d'être présent lorsque le sujet est au repos et supprimé lors de l'exécution d'un mouvement, lors de l'observation du mouvement (voir Pineda, 2005 pour une revue), lors de la perception d'un son relatif à une action (Caetano et al., 2007) ou encore lors du traitement de mots d'actions (van Elk et al., 2010), et constitue par conséquent un bon indice du comportement moteur. Ainsi, si l'observation d'actions (comme l'exécution d'actions) entraîne l'activation du système moteur, ce dernier peut-il être activé lors de la perception de pseudo-mots ayant été associés, durant une phase d'apprentissage, à l'exécution d'actions ?

Dans une deuxième étude, nous comparerons les potentiels évoqués en réponse à la perception des nouveaux mots d'action et de vision afin de déterminer dans quelle mesure l'émergence de catégories sémantiques divergentes repose sur des processus différents. De plus, nous chercherons à mettre en évidence l'intérêt de l'utilisation d'une nouvelle méthode d'analyse des données, l'analyse factorielle des correspondances (Benzécri, 1980). L'analyse factorielle des correspondances appliquée aux ERP permet d'identifier les électrodes et les intervalles temporels qui expliquent l'organisation des données sous forme d'un système d'axes orthogonaux (Ploux et al., 2012). Chan et al. (2011) ont récemment utilisé une méthode similaire de décodage du traitement des mots et des catégories sémantiques à partir des signaux EEG et MEG (voir Mitchell et al., 2008 pour une étude en IRMf).

Dans une troisième étude, nous chercherons à déterminer spécifiquement, en EEG et via l'étude des oscillations cérébrales du rythme Beta également associé au comportement moteur, le degré de correspondance entre les processus impliqués lors de la perception de verbes d'action, de nouveaux mots d'action (appris de façon similaire à la première étude) et lors de l'observation des actions. De plus, nous examinerons si la nature du stimulus auditif appris en association avec l'exécution d'une action a des répercussions sur la formation subséquente de réseaux neuronaux partagés. Pour cela, nous utiliserons des pseudo-mots, des stimuli verbaux inversés temporellement et des tons.

Enfin, dans une dernière étude, nous examinerons l'impact de la verbalisation de mots d'action sur la performance motrice. Cette étude menée en cinématique permettra de déterminer si la production du mot d'action « attraper » - en comparaison d'un mot n'étant pas lié à l'action (i.e. « papillon » ; « un ») - avant la réalisation d'un mouvement de préhension, affecte différents paramètres du mouvement tels que l'amplitude du pic de vitesse ou d'accélération du poignet. Nous chercherons également à déterminer si un tel effet pourrait dépendre de la congruence sémantique du mot avec l'action qu'il dénote, en comparant notamment les effets de la verbalisation du mot « attraper » au mot « accroupir ».

L'ensemble de ces études et des résultats obtenus seront discutés afin de proposer un modèle de la représentation du sens des mots dans le cerveau.

PARTIE B :
APPORTS EXPERIMENTAUX

CHAPITRE VII

*« Ainsi, quand il aperçut pour la première fois mon avion (je ne dessinerai pas mon avion, c'est un dessin beaucoup trop compliqué pour moi) il me demanda :
– Qu'est-ce que c'est que cette chose-là ?
– Ce n'est pas une chose. Ça vole. C'est un avion. C'est mon avion.
Et j'étais fier de lui apprendre que je volais. »*

Antoine de Saint-Exupéry, *Le petit prince*, 1943.

Du fait de nombreuses observations revues dans les chapitres précédents, Pulvermüller (1996 ; 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) a proposé que les circuits sémantiques dédiés à la représentation des mots d'action comprenaient à la fois les régions périsylviennes du langage et les aires motrices responsables de l'exécution des mouvements, tandis que ceux dédiés à la représentation des mots de vision incluaient, outre les régions périsylviennes, les aires visuelles. La cooccurrence, pendant l'acquisition du langage, du nom d'un objet et de l'objet en question (« c'est un avion ») ou d'un verbe et de l'action décrite par le verbe (« ferme la porte ») (voir Goldfield, 2000) conduirait à la formation de ces circuits sémantiques distincts, au travers de l'apprentissage associatif. D'un point de vue neural, cette proposition s'appuie sur le postulat de Hebb « *Cells that fire together, wire together* » selon lequel *les neurones qui déchargent simultanément renforcent leurs connexions synaptiques réciproques* (Hebb, 1949).

Ainsi, la simple perception de nouveaux mots appris dans le contexte de l'exécution d'actions est-elle en mesure de conduire à l'activation des régions motrices ? Dans ce chapitre, nous rapportons les résultats de notre première étude pour laquelle nous avons créé un paradigme d'apprentissage, sur deux jours consécutifs, de nouveaux mots d'action et de nouveaux mots de vision. Pour cela, afin de mimer l'apprentissage de mots d'action et de mots de vision, nous avons demandé à des participants d'apprendre à associer de nouveaux stimuli verbaux inconnus (i.e. pseudo-mots) respectivement avec l'exécution de mouvements de préhension ou l'observation d'images animées. Afin de déterminer si, après entraînement, la simple écoute des nouveaux mots d'action, comparé aux nouveaux mots de vision, était associée au recrutement du système moteur, nous avons utilisé la technique de l'EEG. Compte-tenu de la faible résolution spatiale de l'EEG, nous avons choisi d'examiner un indice indirect de l'activation du système moteur : les oscillations du rythme mu (μ). Le rythme cérébral μ fait partie de la gamme de fréquence 8-12 Hz (Gastaud, 1952) et présente la caractéristique d'être présent lorsque le sujet est au repos et supprimé lors de l'exécution et de l'observation d'un mouvement (Babiloni et al., 2002 ; Pfurtsheller et al., 1997 ; Muthukumaraswamy et al., 2004 ; voir Hari, 1997 ; Pineda, 2005 pour des revues). La perception de son relatif à une action tel que le son d'un claquement de doigt est aussi de nature à désynchroniser les oscillations du rythme μ (Caetano et al., 2007). Quant à van Elk et collaborateurs (2010), ces derniers ont récemment mis en évidence que la suppression du rythme μ pouvait être associée au recrutement des aires motrices dans le traitement lexico-sémantique de mots d'action placés en contexte phrastique. Il apparaît donc que la désynchronisation des oscillations du rythme μ constitue un indice pertinent de l'activation des régions motrices.

Dans cette étude, les entraînements du premier et du second jour étaient précédés et suivis d'une séquence « test » au cours de laquelle les différents stimuli auditifs ainsi que les vidéos de mouvements de préhension d'objets et les vidéos d'images animées étaient présentés. Dans notre étude les prédictions étaient les suivantes : Si le modèle d'apprentissage associatif hebbien proposé par Pulvermüller est correct, alors l'écoute de mots d'action, appris dans le contexte de l'exécution d'un mouvement de préhension, devrait conduire à une suppression des oscillations du rythme μ (i.e. activation du système moteur), absente avant l'apprentissage, et spécifique aux mots d'action comparé aux mots de vision. Cette suppression des oscillations du rythme μ devrait être similaire à celle induite par l'observation des mouvements de préhension d'objets.

Une différence dans les modulations des oscillations du rythme μ entre nouveaux mots de vision et nouveaux mots d'action pourrait être significative du développement de réseaux neuronaux distincts et témoignerait de l'implication des régions motrices dans la représentation du sens de nouveaux mots d'action et non dans la représentation du sens des nouveaux mots de vision.

Cette étude fait l'objet d'un article publié dans la revue *Cortex*.

Learning to associate novel words with motor actions: Language-induced motor activity following short training

Raphaël Fargier¹, Yves Paulignan¹, Véronique Boulenger², Padraic Monaghan³, Anne Reboul¹, and Tatjana A. Nazir¹

1. I2C2-Institut des Sciences Cognitives, CNRS/UCBL, 67 Bd Pinel, Université Claude Bernard Lyon1, 69675 Bron Cedex, France

2. Laboratoire Dynamique du Langage, UMR 5596 CNRS – Université de Lyon, Institut des Sciences de l'Homme, 14 Avenue Berthelot, 69363 Lyon Cedex 07, France

3. Department of Psychology, Lancaster University, Fylde College, Lancaster LA1 4YF, United Kingdom

Abstract

Action words referring to face, arm or leg actions activate areas along the motor strip that also control the planning and execution of the actions specified by the words. This EEG study aimed to test the learning profile of this language-induced motor activity. Participants were trained to associate novel verbal stimuli to videos of object-oriented hand and arm movements or animated visual images on two consecutive days. Each training session was preceded and followed by a test-session with isolated videos and verbal stimuli.

We measured motor-related brain activity (reflected by a desynchronization in the μ frequency bands; 8-12 Hz range) localized at centro-parietal and fronto-central electrodes. We compared activity from viewing the videos to activity resulting from processing the language stimuli only. At centro-parietal electrodes, stable action-related μ suppression was observed during viewing of videos in each test-session of the two days. For processing of verbal stimuli associated with motor actions, a similar pattern of activity was evident only in the second test-session of day 1. Over the fronto-central regions, μ suppression was observed in the second test-session of day 2 for the videos and in the second test-session of day 1 for the verbal stimuli.

Whereas the centro-parietal μ suppression can be attributed to motor events actually experienced during training, the fronto-central μ suppression seems to serve as a convergence zone that mediates underspecified motor information. Consequently, sensory-motor reactivations through which concepts are comprehended seem to differ in neural dynamics from those implicated in their acquisition.

1. Introduction

In their seminal work, Hauk et al. (2004; see also Pulvermüller et al., 2001; Shtyrov et al., 2004) demonstrated that words referring to face, arm or leg actions differentially activated areas along the motor strip that are adjacent to or overlapping with areas activated by the movement described by the words. This result was taken to suggest that the referential meaning of action words has a correlate in the somatotopic activation of motor and premotor cortex. A number of imaging studies have since reported related findings (Aziz-Zadeh et al., 2006; Boulenger et al., 2009; Kemmerer et al., 2008; Tettamanti et al., 2005) but disagreements about how to interpret these observations have also accumulated. Essentially, the debate focuses on the question as to whether language-induced cortical motor activity is a source or, rather, a consequence of language understanding (see Mahon and Caramazza, 2008 for a stimulating discussion). While advocates of “embodied theories” of semantics interpret the results as evidence that we use our motor system to understand language about actions (e.g., Allport, 1985; Fischer and Zwaan, 2008; Gallese and Lakoff, 2005; Martin et al., 1996; Pulvermüller, 1999), opponents of this view suggest that language-induced motor activity is an “after-effect” of language understanding that follows computations of abstract conceptual representations of action words performed elsewhere in the brain (Damasio, 1989; Mahon and Caramazza, 2008; see also Kiefer and Pulvermüller, 2011, Patterson et al., 2007; Simmons and Barsalou, 2003 for hybrid models that combine modality-specific embodied representations with a supramodal convergence zone or hub that integrates distributed sensory-motor conceptual representations). Given the difficulty of isolating the functional role of motor activity during language processing, this debate seems as yet irresolvable. However, studies that probe the trajectory of learning of motor-language associations may provide insight into the causal role of motor activity for language processing.

The arbitrary relationship between the phonological forms of words and their meaning necessarily entails that cortical motor activity observed during the processing of verbal action description is the result of learning. In fact, according to an idea first put forward by Pulvermüller (1999, 2005), links between brain regions involved in language processing and brain regions involved in action planning/execution could develop through Hebbian associative learning. Since “action words” (mostly verbs) are often acquired and experienced in the context of execution of the depicted actions (Goldfield, 2000), and given Hebb’s postulate that synchronous activity of neurons leads to the formation of neuronal assemblies (Hebb, 1949), Pulvermüller suggested that neural networks including perisylvian language areas and motor areas emerge with experience. By means of these shared circuits, perceiving an action word will then automatically trigger activity in motor regions of the brain (see also Del Giudice et al., 2008, and Keyser & Perret, 2004, for similar ideas regarding potential links between action execution and observation systems).

The assumption that association learning can rapidly generate such shared neural circuits is supported by studies showing that the selectivity of the brain’s motor response to a given perceptual stimulus changes with learning. In a study by Catmur et al. (2008), a group of participants were trained over three consecutive days to perform an action with the hand while observing a similar hand action. Another group of participants were trained to perform the hand action while observing an action with the foot. After training, motor areas that showed greater responses to the observation of hand actions in the first group, responded more strongly to observation of foot actions in the second group (see also Catmur et al., 2007). Relatedly, Lahav et

al. (2007) showed that shared circuits between auditory processes involved in music perception and motor processes involved in piano playing can emerge rapidly with training. In this study, non-musicians were trained to play a piano piece over a five day training period. When playing the piano, auditory feedback is naturally induced by each of the player's movements leading to a tight coupling between perception and action. Following training, simply listening to the newly acquired piece of music triggered activity in cortical motor regions. McNamara et al. (2008) reported similar results for sound-gesture associations. Finally, in a complex learning experiment, Kiefer et al. (2007) taught participants over a period of three weeks to categorize a large number of novel objects into different object categories by either pantomiming a functional action that could be associated with the object or by simply pointing to the objects. Following training, presentation of the objects triggered activity in visuo-motor and frontal motor regions when training involved pantomiming but not when it involved pointing (see also Weisberg et al., 2007 for similar results for novel tool use).

All these learning experiments clearly demonstrate that cortical motor responses to perceptual stimuli can rapidly change with experience. Consequently, it should not be surprising to find similar effects when we learn to associate novel word-forms with self-performed motor actions. Indeed, Revill et al. (2008), using fMRI, trained participants to associate novel verbal stimuli with motion changes of objects and demonstrated that following training, participants showed greater language-induced activation in cortical regions that had been linked to the processing of motion and to the processing of motion-related real words (e.g., left MT/V5 and its anterior part; Kable et al., 2002, 2005; Martin et al. 1995). However, the low temporal resolution of fMRI means it is unclear exactly when this language-induced motor activity becomes evident and how it evolves during training. To align the findings of Hauk et al. (2004) with research on the acquisition of word-referent relations, we therefore propose to monitor the temporal dynamics of learning word-action associations in adult participants, from the beginning of training to the point when associations are well established in behavior. Following the prediction by Pulvermüller (1999) and in line with previous learning experiments, we assume that associating novel verbal stimuli with a novel hand/arm movement (but not with a novel animated visual image) will lead to co-activation of perisylvian language regions and motor regions of the brain. Subsequent to training, the verbal stimuli alone should thus trigger activity in motor regions.

To study the dynamics of word-action associations, we analyzed oscillations of EEG (electroencephalogram) in the 8-12 Hz frequency range (i.e., " μ rhythms"; Gastaut, 1952) while participants listened to initially novel verbal stimuli, at four periods during training over two consecutive days. μ rhythms are typically present at rest but are suppressed, for instance, when performing a movement. This suppression is believed to reflect an event-related desynchronization of the EEG caused by an increase of neural activity in somato-sensory cortex (Hari et al., 1997). In line with fMRI studies that indicated neural motor activity while listening to action sounds or observing actions (Buccino et al., 2004; Kilner et al., 2009; Rizzolatti et al., 1996), μ suppression has also been observed when participants hear the sound of actions (Caetano et al., 2007) or when they observe a movement performed by others (see Pineda, 2008, for a review). In the present study we therefore first identified EEG electrodes for which μ suppression was evident during movement observation, then we subsequently focused on these

“electrodes of interest” for the analysis of μ suppression during processing of newly acquired action words.

2. Materials and method

2.1. Participants

Sixteen right-handed (scores 0.79 ± 0.2 ; Oldfield, 1971) French native speakers participated in the study (9 females; mean age 24.2 ± 4 years). None of the participants had a history of psychiatric or neurological disorders and all had normal or corrected-to-normal vision. Participants gave written consent to take part in the study in accordance to the Helsinki declaration (1968). They were paid for their participation.

2.2. Stimuli

The stimuli consisted of 20 different video clips (presented on a computer screen 80 cm from the participants) and 20 novel verbal stimuli. Half of the clips consisted in reaching-and-grasping movements towards a horizontally or vertically oriented cylinder. The object-directed movement was performed with the right hand. Each movement started from a rest position (the hand on a table in front of the actor’s torso) and ended with the grasping of the object. Movements differed in the way the hand moved towards the object (e.g. a zigzag movement). The other half of the clips consisted of animated artificial images, which differed in shapes, colors and animations (see Figure 7.1). Ten pseudo-words and their temporally reversed counterparts (backward speech¹²) served as spoken verbal stimuli. Pseudo-words were bisyllabic and were obtained by changing one or two letters in frequent (written) French words without violating phonotactic rules of French (e.g. “sapin” [ʒapɛ̃] → “napon” [napɔ̃]). We then recorded pseudo-words from a male speaker. Average length of the verbal stimuli was 665 msec (± 123). Average length of video clips was 4600 msec (± 1170) for movement-clips and 3900 msec (± 1290) for image-clips. Verbal stimuli were presented binaurally through loudspeakers.

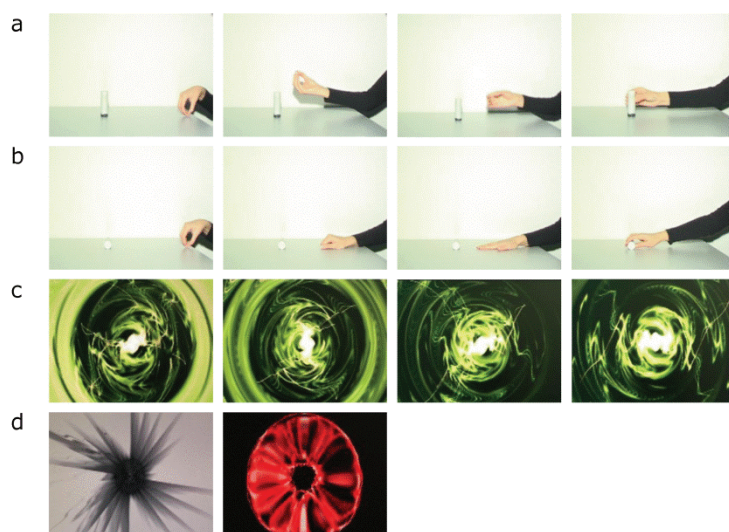


Figure 7.1: Examples of videos used in the experiment. *Four screen-shots of two videos of hand/ arm movements: a) a “zig-zag” movement with a vertically oriented cylinder and b) a “crawling” movement with an horizontally oriented cylinder. c) Four screen-shots of an image video and two more examples of the images used in the*

¹² Backward speech was used to determine effects of stimulus familiarity. However, for these stimuli associations were not fully acquired even at the end of Day 2. Therefore, data for these stimuli are difficult to interpret and were not further considered.

2.3. Procedure

The experiment was conducted over two consecutive days. Each day included three sessions. Day 1 started with a test-session in which participants were instructed to listen attentively to the verbal stimuli and watch the video clips one by one. This first test-session was followed by a training-session in which participants learned to associate verbal stimuli and video clips. The training session was followed by a second test-session, which was identical to the first. Finally, a behavioral test assessed the effectiveness of learning. Day 2 started with a test-session followed by a training-session, a further test-session and the behavioral test. The exact procedure of each part of the experiment is described below. Note that EEG was recorded throughout all sessions. However, during training EEG recordings resulted in noisy signals and were thus not analyzed.

2.3.1. Day 1

2.3.1.1. First test session.

During the test-sessions the 20 verbal stimuli (pseudo-words and backward speech) and the 20 video clips (image or reaching/grasping movement) were presented in isolation in a pseudo-random order. For each trial, participants were requested to fixate on a crosshair at the center of the computer screen, which lasted for 500 msec, and to pay attention to the auditory or visual stimuli presented subsequently. At the end of each trial a grey screen appeared for 1sec, allowing participants to blink. Each stimulus was presented 5 times for a total of 200 trials.

2.3.1.2. Training session.

Each training trial started with a fixation cross, presented for 500 msec at the centre of the screen. The cross was followed by the presentation of a video clip (image or reaching/grasping movement). Participants were instructed to watch the video. A white screen of 500 msec marked the end of the clip. The same clip was then displayed again together with the verbal stimulus, which was presented shortly after the onset of the clip. When the clip depicted a movement (movement condition) the onset of the verbal stimulus coincided with the beginning of the movement and participants were requested to imitate the movement while listening to the verbal stimulus. When the clip showed an animated image, participants simply observed the image again while listening to the verbal stimulus (image condition). Participants were explicitly instructed to associate the verbal stimulus with the movement or the image depicted in the clip. To ensure that participants had finished imitating the movement before the beginning of the next trial, the experimenter triggered the trials manually. Each verbal stimulus/video clip pairing was displayed 15 times and the 300 trials in total were presented in pseudo-random order. A break was proposed to the participants after every 100 trials. The coupling of a given verbal stimulus with a given video clip was counter-balanced between participants such that the same verbal stimulus was associated with a movement for one participant and with an image for another.

2.3.1.3. Second test session.

Identical to 2.3.1.1.

2.3.1.4. Behavioral task.

In order to quantify learning performance, a behavioral test was performed as the final session on each day. For this, the 20 verbal stimuli were presented one by one and participants were requested to indicate if the stimulus was associated with an image or a movement in the previous

training session. For verbal stimuli coupled with a movement, participants were asked to reproduce the movement. For verbal stimuli coupled with an image, they were asked to describe shapes, colors and animations.

2.3.2. Day 2

Day 2 started with a test-session, followed by a training-session, another test-session and the behavioral test. Except for a reduction in the number of repetitions in the training session (10 instead of 15) all experimental procedures were identical to those described for day 1.

2.4. Data acquisition

EEG data were recorded using BrainAmp amplifiers (Brain Vision recorder software, Brain Products GmbH, Munich, Germany). EEG was recorded from 32 scalp sites using the international 10-20 system (American Encephalographic Society, 1994), with a forehead ground. Impedance was 10 K Ω or less at the start of the recording. All scalp sites were referenced to the left mastoid. Horizontal and vertical eye movements were monitored using electro-oculograms (EOG) with a bipolar recording from electrodes placed on the outer canthi of the left eye. ERPs were sampled at 500 Hz.

2.5. Data analysis

EEG activity was analyzed using BrainVision Analyzer 2.0 software (Brain Vision analyzer software, Brain Products GmbH, Munich, Germany). First, a notch filter (>50 Hz) was applied. The EEG was then re-referenced to an average reference (Bertrand et al., 1985) excluding both hEOG and vEOG. A manual inspection of the raw data was performed before the application of an ocular correction ICA (512 ICA steps; convergence bound of 1.10^{-7}). Data were grouped according to the six conditions (movement video-clips; image video-clips; pseudo-words associated with an image; pseudo-words associated with a movement; backward speech associated with an image; backward speech associated with a movement) and epoched from -500 msec to 1500 msec relative to stimulus onset. Trials were baseline corrected (200 msec pre-stimulus baseline). Wavelet transformation in the 1-30 Hz domain (frequency steps of 20) was computed for each trial by convolving a Morlet wavelet with the signal with a width of 7 cycles (van Elk et al., 2010). Trials were averaged for each condition. Grand-averages were then calculated over all participants.

2.6. Statistical analysis

To test for statistical significance, the average amplitude of μ oscillations (8-12 Hz range) was computed for each condition and test-session over successive segments of 50 msec, starting from 0 msec to 1000 msec after stimulus onset (van Elk et al., 2010). Repeated-measures analyses of variance (ANOVAs) that contrasted μ oscillations in the “movement condition” to the “image condition” were then performed for all time-windows. Main factors included: *day* (first and second day of the experiment), *test-session* (first and second test-session of the day), *condition* (movement and image) and *electrode* (see Results section for the identification of “electrodes of interest”). Note that to reduce false positives, several consecutive intervals should show

significant effects ($p < .05$) (see van Elk et al. 2010). Post-hoc (LSD-Fisher) analyses for test-sessions were therefore performed only when three or more consecutive time-bins showed a significant effect of the factor *test-session* and only within the time interval identified in the main analysis.

3. Results

3.1. Behavioral data

Participants had acquired all associations between verbal stimuli and depicted movements or images at the end of Day 1 and remained at ceiling at Day 2.

3.2. EEG data

3.2.1. Videos: Electrodes of interest

The onset of all videos triggered μ suppression over large parts of the electrode array. To identify “electrodes of interest”, we thus contrasted the topography of μ oscillations to videos that depicted the reaching-and-grasping movements to those that depicted the animated artificial images. Figure 7.2 shows spatial cartographies that present the difference in μ oscillations (in the 8-12 Hz frequency range) between the two conditions (movement-condition minus image-condition) within a time window of 250-1000 msec after video onset. Data are plotted separately for the four test-sessions. In line with previous studies showing reduced μ activity during preparation or observation of finger/hand movements over centro-parietal sites contra-lateral to the performing hand (e.g. Pfurtscheller et al., 1997; Babiloni et al. 2002), the contrast between movement-condition and image-conditions revealed a centro-parietal site over the left hemisphere at which stronger μ suppression was observed in the movement-condition. This pattern, which despite some variations could be restricted to electrodes CP1, CP3, P3 and Pz (Centro-Parietal cluster), was already present prior to training (i.e., during the first test-session of Day 1) and was observed in the remaining three test-sessions. Moreover, in agreement with data recently reported by van Elk et al. (2010), a cluster of electrodes over fronto-central regions showed stronger movement- than image-related μ suppression, especially at the second test-session of each day. This second region of interest involved electrodes F3, F4, Fz, FC1, FC3, FC2 and FC4 (Fronto-Central cluster).

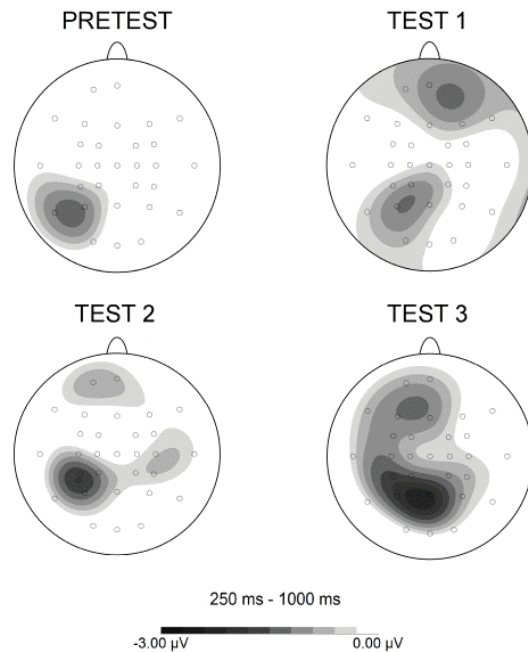


Figure 7.2. Topography of μ oscillations (8-12 Hz range) averaged over a time window of 250-1000msec after stimulus onset while watching videos. Data shows the difference between the movement- and the image-condition for each of the four test sessions (pretest, test1, test2 and test3).

Figure 7.3. illustrates time-frequency analyses (pooled over the previously identified electrodes for the left centro-parietal region (A) and for the fronto-central region (B)), for the first and second test session of each day. Data are plotted separately for the movement-condition (upper row) and the image condition (middle row). The third row shows the difference between the two conditions (movement-condition minus image-condition). Figure 3C plots μ activity (8-12Hz only) for each of the involved electrodes (black curves represent data for the movement-condition, red curves for the image-condition). These figures show that in the movement-condition as well as in the image-condition μ suppression started to become evident between 200-400 msec after video onset. However, at centro-parietal electrodes, a tendency for stronger μ suppression during viewing of videos depicting the reaching-and-grasping movements was evident in all test-sessions. The ANOVA for this cluster of electrodes revealed no main effects, but a significant interaction between factors *electrode* x *condition* was observed for seven consecutive time-bins (from 450-850 msec post-stimulus onset; all $p < .05$). The interaction between *electrode* x *condition* was due to variations of the effects at the different electrodes; see Suppl. Material- Annexes). This analysis thus indicates that at centro-parietal electrodes the effect of *condition* was present prior to training and was maintained throughout all test-sessions.

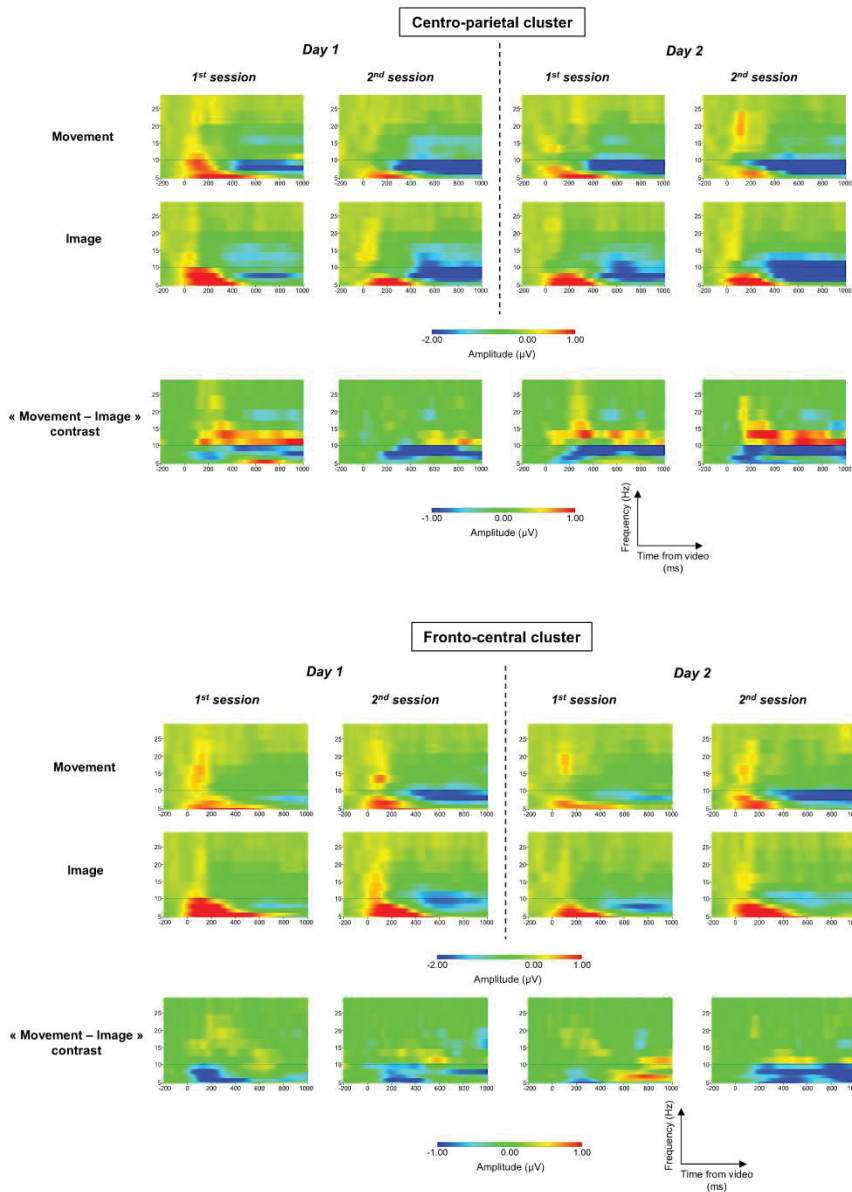


Figure 7.3: Time-frequency analysis (5-30 Hz domain) performed over two clusters during presentation of videos:

A) centro-parietal cluster (CP1, CP3, P3 and Pz) and B) fronto-central cluster (Fz, F3, F4, FC1, FC3, FC2 and FC4). Data are plotted from -200 msec to 1000 msec post-video onset for the four test-sessions. Top row: “Movement condition”. Middle row: “Image condition”. Lower row: “Movement minus Image” contrast. As indicated by the scale, a blue shaded area corresponds to a reduction of the amplitude of oscillations in a given frequency band while a red shaded area corresponds to an enhancement of the amplitude of oscillations.

At the fronto-central site, display of videos had little impact on μ activity prior to training. However, μ suppression intensified in the test-session that followed training, with a tendency for stronger μ suppression in the movement-condition. This pattern was observed on both days. The ANOVA confirmed the effect of *test-session* in sixteen consecutive time-bins from 200-1000 msec post-stimulus onset (all $p < .05$). A significant interaction between *electrode* \times *condition* was also seen during five consecutive time-bins from 600-850 msec after stimulus onset (all $p < .05$), confirming that μ suppression was stronger during viewing of videos depicting motor actions. Finally, a significant *day* \times *test-session* \times *condition* \times *electrode* interaction in fourteen consecutive time

bins from 300-1000 msec post-stimulus onset (all $p < .05$) was found, suggesting that the effect of condition was stronger on Day 2 compared to Day 1. In separate ANOVAs for each of the two days no significant effect of *condition* was evident on Day 1. However, on Day 2 a significant interaction between *test-session* \times *condition* \times *electrode* was observed for five consecutive time-bins (from 750-1000 msec post stimulus onset; all $p < .05$). Post-hoc analyses showed that the effect of *condition* was restricted to the second test-session of Day 2 (from 750-1000 msec; all $p < .05$).

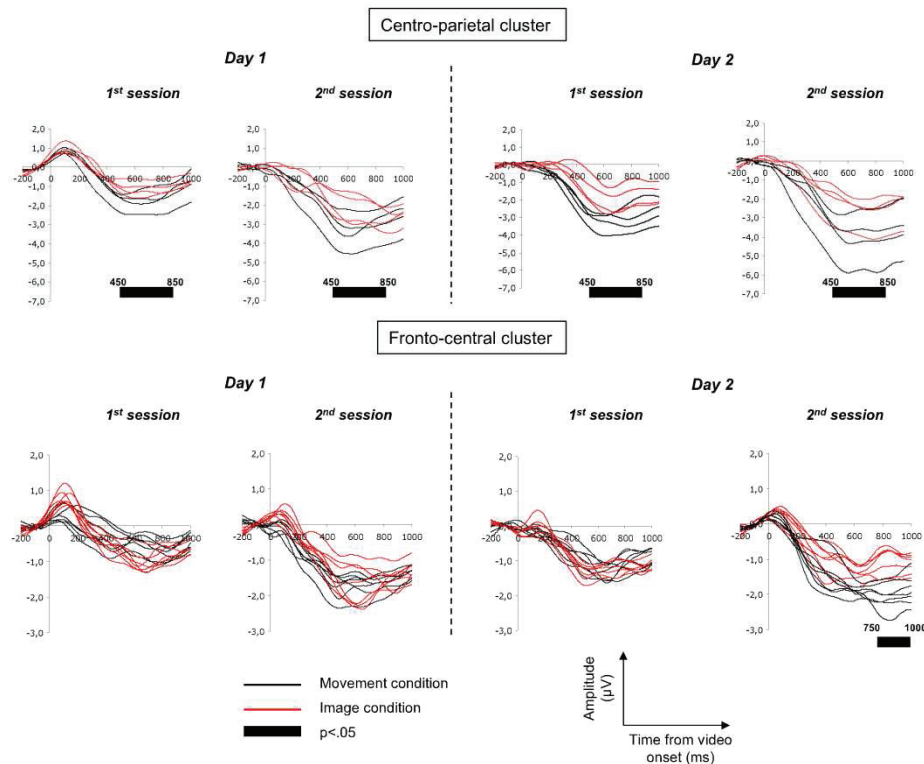


Figure 7.3: C) Time-course of μ oscillations during presentation of videos at both centro-parietal (top row) and fronto-central (lower row) clusters for the four test sessions. Data are plotted from -200msec to 1000msec relative to video onset. Red curves represent data for the image condition, black curves for the movement condition. For both conditions, each curve represents one electrode.

3.2.2. Verbal Stimuli

Figure 7.4 plots the corresponding data for verbal stimuli. As expected, no μ suppression was observed prior to training. However, during the second test-session of Day 1 μ suppression became evident at centro-parietal electrodes in the movement-condition. No such effects were observed for stimuli associated with animated images. On Day 2 this language-induced μ suppression was no longer evident, neither before nor after further training. The ANOVA for the centro-parietal electrode cluster did not reveal any significant effects, but a t-test (pooled over electrodes) for the second test-session of Day 1 showed significant effects of *condition* for eleven consecutive time-bins (from 400-950 msec after stimulus onset; all $p < .05$).

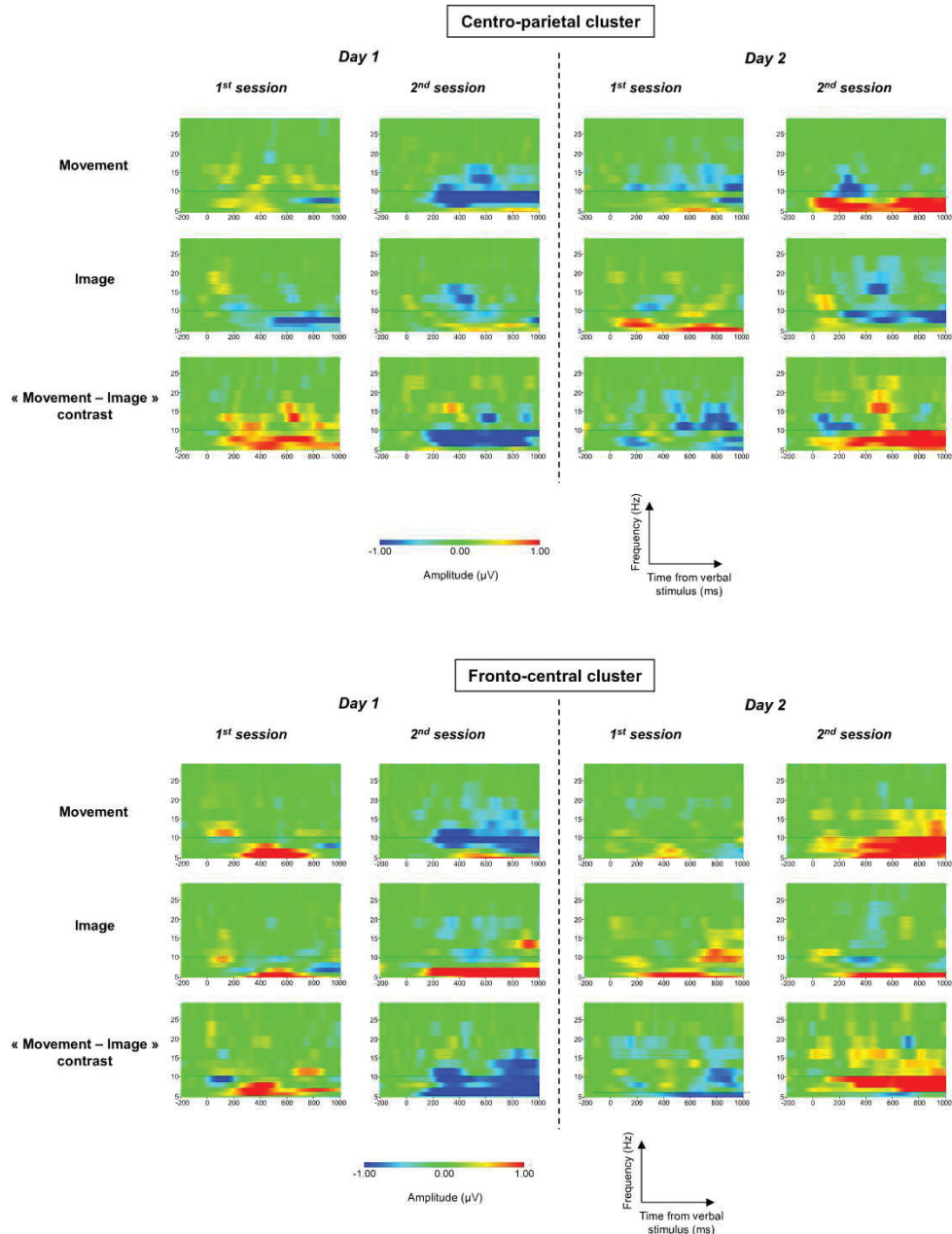


Figure 7.4: Time-frequency analysis (5-30 Hz domain) performed over two clusters during presentation of verbal stimuli: A) centro-parietal cluster (CP1, CP3, P3 and Pz) and B) fronto-central cluster (Fz, F3, F4, FC1, FC3, FC2 and FC4). Data are plotted from -200 msec to 1000 msec post-stimulus onset and for all test sessions. Top row: Movement condition. Middle row: Image condition. Lower row: “Movement minus Image” contrast. As indicated by the scale, a blue shaded area corresponds to a reduction of the amplitude of oscillations in a given frequency band while a red shaded area corresponds to an enhancement of the amplitude of oscillations.

Comparable to what was observed for the videos, modulation of μ activity at fronto-central electrodes was also mainly observed in the second test-session of each day.

However, whereas on Day 1 stimuli associated with a motor movement resulted in μ suppression, on Day 2 a tendency for an increase of μ activity was observed. The ANOVA indicated a significant main effect of *electrode* and a significant interaction between *day* x *condition* for three consecutive time-bins (from 300-450 msec post stimulus onset; all $p < .05$). The three-

way interaction between *day* x *condition* x *test-session*, indicating a potential reversal of μ activity between the second test-session of Day 1 and Day 2, reached significance in one time bin only (from 300-350 msec after stimulus onset). A separate ANOVA for Day 1 indicated a significant interaction between *test-session* x *condition* in three time-bins (from 300-450 msec post stimulus onset; all $p < .05$) and post-hoc analyses restricted the effect of *condition* to the second test-session (from 300-450 msec; all $p < .05$). For Day 2 the ANOVA (or t-test) did not reveal any significant effects.

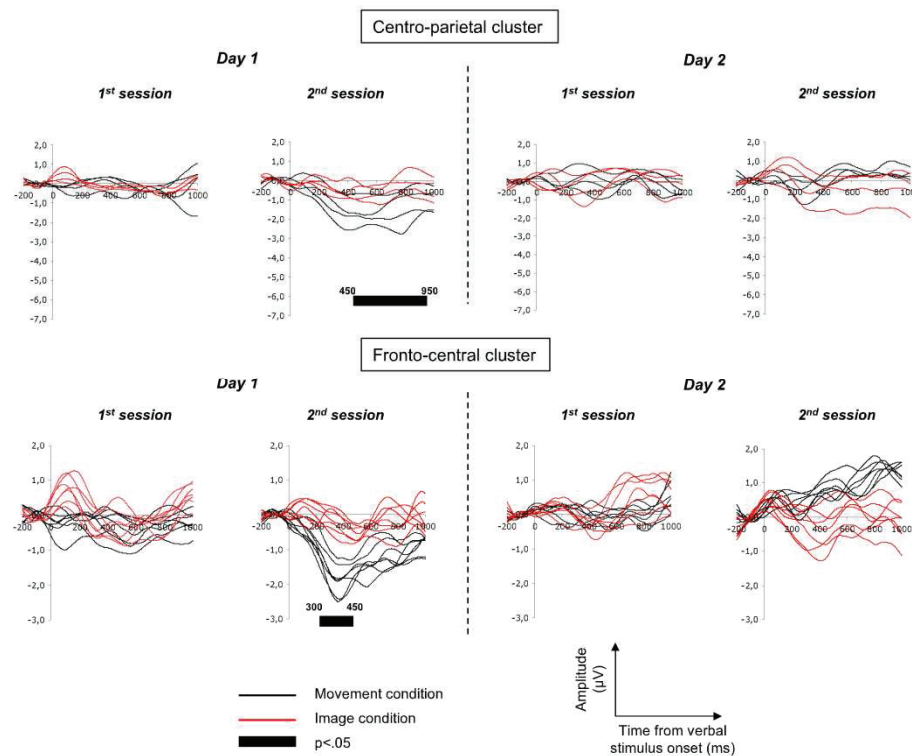


Figure 7.4: C) Time-course of μ oscillations during presentation of verbal stimuli at both centro-parietal (top row) and fronto-central (lower row) clusters for the four test sessions. Data are plotted from -200msec to 1000msec relative to video onset. Red curves represent data for the image condition, black curves for the movement condition. For both conditions, each curve represents one electrode.

4. Discussion

By analyzing action-related μ oscillations in the EEG of adult participants, the present study monitored the temporal dynamics of learning word-action associations from the beginning of training to the point when associations are well established in behavior. In agreement with previous associative-learning experiments (e.g., Catmur et al., 2008; Kiefer et al., 2007; Lahav et al., 2007; McNamara et al., 2008; Reville et al., 2008; Weisberg et al., 2007), our behavioral data revealed that links between verbal stimuli and motor actions or images are rapidly established with training. At the end of training on Day 1, all participants correctly described the actions or images the novel verbal stimuli referred to. Performance stayed at ceiling on the following day. Moreover, during viewing of videos, strong and stable action-related μ suppression was seen over a centro-parietal region of the hemisphere contra-lateral to the performing arm during all four test-sessions. In line with results from previous studies (e.g., Pfurtscheller et al., 1997; Babiloni et al. 2002) this pattern of μ suppression thus seemed a good indicator of motor activity triggered

by the observation/execution of actions depicted in the videos. Despite the fact that the topography of the identified region hinged on the specific contrast we performed (movement-condition minus image-condition), the pure association account by Pulvermüller (Pulvermüller, 1999; Gallese and Lakoff, 2005) predicted that after training, simply listening to verbal stimuli should trigger the pattern of brain activity that was seen during viewing of videos. Consistent with this prediction, once associations with verbal stimuli were established, a similar but weaker pattern of μ suppression was observed over the centro-parietal region during listening to verbal stimuli. This language-induced μ suppression was observed on Day 1 but not on Day 2.

Action-related μ suppression was also seen at electrodes over fronto-central regions of the two hemispheres. Yet, the pattern of μ oscillations at these electrodes was more complex and did not directly follow the prediction of the association account. Prior to training, activity at these electrodes was little affected by stimulus display. Moreover, action-related μ suppression for videos was not observed before the end of training on Day 2. Hence, it is unlikely that μ suppression at these electrodes was directly triggered by the observation/execution of actions depicted in the videos. This view is further supported by the fact that at fronto-central electrodes action-related μ suppression for verbal stimuli was seen *prior* to that of videos, that is, on Day 1. Then, on Day 2, training induced a tendency for an increase of action-related μ activity to verbal stimuli.

Hence, while language-induced motor activity seen at centro-parietal electrodes could be attributed to motor events actually experienced during training, the same does not hold for fronto-central electrodes. Rather, the observed pattern of training-dependent and action-related μ oscillations to videos and verbal stimuli could imply that these electrodes capture activity from regions that serve as “convergence zones” (Damasio, 1989) between language and motor structures. According to Damasio (1989), convergence zones are local brain areas in association cortices that do not by themselves contain refined representations. Instead, these zones receive/send signals from/to different modalities and enable correlated activity to occur in different regions of the brain. By way of these convergence zones - which evolve through learning - the brain can bind information represented in distinct regions into coherent events (e.g. sound and action), and can enact formulas for the reconstitution (remembering) of representations of events in sensory and motor cortices. The fact that action-related μ suppression for verbal stimuli as well as for videos emerged concurrently with the acquisition of word-action associations, suggests that activity at fronto-central electrodes reflects the development of such convergence zones in modality-specific association cortex.

The possibility that language-induced sensory and motor activity originates from convergence zones in association cortices has also been suggested by Kiefer et al. (2008). In their study, processing words denoting objects for which acoustic features are relevant (e.g., telephone) activated the auditory association cortex without activating the primary and secondary auditory cortex. According to Kiefer et al. (2008), conceptual processing only involves a partial reinstatement of brain activity during perceptual experience because the modality-specific experience of sensory conceptual features (e.g., experience a “ringing” sound when reading the word “telephone”) would interfere with action planning processes. Other researchers have developed similar arguments. Willems et al. (2010), for instance, compared brain activity during reading action words and during explicit motor imagery of the actions described by the words.

Their results revealed task-specific, non-overlapping and uncorrelated activity in parts of the premotor cortex. Based on this observation, the authors concluded that in contrast to motor imagery, language-induced motor activity might reflect underspecified rather than explicit motor representations. The underspecified nature of this representation would assure rapid and flexible accommodation of incoming information during on-line sentence processing. Thus, an explicit action plan for a word like “grasp” would differ depending on whether the word refers to grasping a baseball or grasping a needle. In support of this assumption, van Elk et al. (2010) showed that the strength of μ suppression over fronto-central regions varies when the sentential context offers more explicit information about the designated action: μ suppression observed while reading the verb “jumped” differed depending on whether the verb indicated an action performed by an animal (“the deer jumped over the stream”) or by a human (“the athlete jumped over the fence”).

Our results are not directly comparable to results obtained in studies that investigated language-induced sensory-motor activity for well-known words because our study captured dynamic processes that occur during word-referent acquisition and prior to memory consolidation. However, the basic features of our findings are compatible with the proposals made by Kiefer and colleagues. Hence, early during training the pattern of the language-induced μ suppression observed at centro-parietal electrodes resembled the pattern that was observed during perceptual experience. This motor-activity, which could be interpreted as reinstatement of brain activity during perceptual experience, reduced as training progressed. Concurrently, action-related μ suppression emerged at electrodes that seemed to capture activity from convergence zones (c.f. over fronto-central regions). At these electrodes motor-activity was not present prior to training but developed for both type of stimuli (verbal stimuli and videos) with the acquisition of word-action associations¹³. Our training did not last long enough to capture a final, stable pattern. However, it is likely that over a more extensive training period, language-induced μ suppression would no longer be observed at centro-parietal electrodes, while at fronto-central electrodes solid patterns of action-related μ suppression would emerge for both verbal stimuli and videos.

Conclusion

According to embodied theories of semantics, cognitive processes are rooted in the body’s interactions with the world. Within this theoretical frame, the present study probed the trajectory of learning motor-language associations to understand the functional role of neural motor activity observed during language processing (e.g. Hauk et al., 2004). By associating novel verbal stimuli with motor actions or animated images, our results demonstrated that brain responses to verbal stimuli change rapidly with training (see also Shtyrov et al., 2010 for related results) and form distinctions between the associated stimulus categories. Furthermore, verbal stimuli associated with motor actions trigger activity in motor regions of the brain. However, while this language-induced motor activity was initially very similar to motor activity observed during the perception of action, this pattern changed with training and suggested that overlapping activity between

¹³ Note that the delay in the emergence of action-related μ suppression for verbal stimuli and for videos could be related to our task. Given that our participants were requested to recall the action associated with the verbal stimuli and not the verbal stimuli associated with the action, action-related μ suppression in convergence zones might emerge first for verbal stimuli and then for videos.

language and motor processes is confined to convergence zones between language and motor structures.

In line with suggestions made by other researchers (e.g., Kiefer et al., 2008; Thompson-Schill, 2003; van Elk et al., 2010; Willems et al., 2010), the present findings imply that language-induced motor activity observed for well-established words reflects underspecified rather than explicit motor representations. Such under-specification leads to a relative independence of the concepts in relation to its content that is identified in the similar but distinct well-described motor activity for action concepts or words. As a consequence, sensory-motor reactivations, through which concepts are comprehended, differ in neural dynamics from those implicated in the acquisition of such concepts. Yet, even if these results might be interpreted as showing the first step of a gradual process of abstracting away from modality-specific representations (see Thompson-Schill, 2003), our findings nonetheless imply that, fundamentally, concepts are grounded in perception and action.

5. Acknowledgments

This research was supported by the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), a grant from CIBLE2009-Région Rhône-Alpes (EOTP INV 2896410) and a PhD fellowship from the Université Claude Bernard Lyon1.

We thank Friedemann Pulvermüller and two anonymous reviewers for their helpful comments on earlier versions of this article. We also thank Anne Cheylus for her help in data analyses.

Reprint requests should be sent to Raphaël Fargier, L2C2-CNRS, Institut des Sciences Cognitives, 67 bd Pinel, 69675 Bron Cedex, France, or via e-mail: raphael.fargier@isc.cnrs.fr.

6. References

- Allport A. Distributed memory, modular subsystems and dysphasia. *In: Current perspectives in dysphasia* (Newman SK, Epstein R, eds), Edinburgh: Churchill Livingstone, 1985: 207-244.
- Aziz-Zadeh L, Wilson SM, Rizzolatti G, and Iacoboni M. Congruent embodied representations for visually presented actions and linguistic phrases describing actions. *Current Biology*, 16 (18): 1818-1823, 2006.
- Babiloni C, Babiloni F, Carducci F, Cincotti F, Coccozza G, Del PC, Moretti DV, and Rossini PM. Human cortical electroencephalography (EEG) rhythms during the observation of simple aimless movements: a high-resolution EEG study. *Neuroimage*, 17 (2): 559-572, 2002.
- Bertrand O, Perrin F, and Pernier J. A theoretical justification of the average reference in topographic evoked potential studies. *Electroencephalography & Clinical Neurophysiology*, 62 (6): 462-464, 1985.
- Boulenger V, Hauk O, and Pulvermuller F. Grasping ideas with the motor system: semantic somatotopy in idiom comprehension. *Cerebral Cortex*, 19 (8): 1905-1914, 2009.
- Buccino G, Lui F, Canessa N, Patteri I, Lagravinese G, Benuzzi F, Porro CA, and Rizzolatti G. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: an FMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16: 114-126, 2004.
- Caetano G, Jousmaki V, and Hari R. Actor's and observer's primary motor cortices stabilize similarly after seen or heard motor actions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 104 (21): 9058-9062, 2007.
- Catmur C, Gillmeister H, Bird G, Liepelt R, Brass M, and Heyes C. Through the looking glass: counter-mirror activation following incompatible sensorimotor learning. *European Journal of Neuroscience*, 28 (6): 1208-1215, 2008.
- Catmur C, Walsh V, and Heyes C. Sensorimotor learning configures the human mirror system. *Current Biology*, 17 (17): 1527-1531, 2007.
- Damasio AR. Time-locked multiregional retroactivation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition. *Cognition*, 33(1-2):25-62, 1989.
- Del GM, Manera V, and Keyzers C. Programmed to learn? The ontogeny of mirror neurons. *Developmental Science*, 12 (2): 350-363, 2009.
- Fischer MH and Zwaan RA. Embodied language: a review of the role of the motor system in language comprehension. *Quarterly Journal of Experimental Psychology (Colchester.)*, 61 (6): 825-850, 2008.
- Gallese V and Lakoff G. The Brain's Concepts: The Role of the Sensory-Motor System in Reason and Language. *Cognitive Neuropsychology*, 22 (3): 455-479, 2005.
- Gastaut H. [Electrocorticographic study of the reactivity of rolandic rhythm.]. *Revue Neurologique (Paris)*, 87: 176-182, 1952.

- Goldfield BA. Nouns before verbs in comprehension vs. production: the view from pragmatics. *Journal of Child Language*, 27 (3): 501-520, 2000.
- Hari R, Salmelin R, Makela JP, Salenius S, and Helle M. Magnetoencephalographic cortical rhythms. *International Journal of Psychophysiology*, 26 (1-3): 51-62, 1997.
- Hauk O, Johnsrude I, and Pulvermuller F. Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron*, 41 (2): 301-307, 2004.
- Hebb DO. *The Organization of Behavior. A Neuropsychological Theory*. New York: Wiley, 1949.
- Kable JW, Kan IP, Wilson A, Thompson-Schill SL, and Chatterjee A. Conceptual representations of action in the lateral temporal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17 (12): 1855-1870, 2005.
- Kable JW, Lease-Spellmeyer J, and Chatterjee A. Neural substrates of action event knowledge. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14 (5): 795-805, 2002.
- Kemmerer D, Castillo JG, Talavage T, Patterson S, and Wiley C. Neuroanatomical distribution of five semantic components of verbs: evidence from fMRI. *Brain and Language*, 107 (1): 16-43, 2008.
- Keysers C and Perrett DI. Demystifying social cognition: a Hebbian perspective. *Trends in Cognitive Sciences*, 8 (11): 501-507, 2004.
- Kiefer M and Pulvermuller F. Conceptual representations in mind and brain: Theoretical developments, current evidence and future directions. *Cortex*, in press.
- Kiefer M, Sim EJ, Herrnberger B, Grothe J, and Hoenig K. The sound of concepts: four markers for a link between auditory and conceptual brain systems. *Journal of Neuroscience*, 28 (47): 12224-12230, 2008.
- Kiefer M, Sim EJ, Liebich S, Hauk O, and Tanaka J. Experience-dependent plasticity of conceptual representations in human sensory-motor areas. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19 (3): 525-542, 2007.
- Kilner JM, Neal A, Weiskopf N, Friston KJ, and Frith CD. Evidence of mirror neurons in human inferior frontal gyrus. *Journal of Neuroscience*, 29 (32): 10153-10159, 2009.
- Lahav A, Saltzman E, and Schlaug G. Action representation of sound: audiomotor recognition network while listening to newly acquired actions. *Journal of Neuroscience*, 27 (2): 308-314, 2007.
- Mahon BZ and Caramazza A. A critical look at the embodied cognition hypothesis and a new proposal for grounding conceptual content. *Journal of Physiology-Paris*, 102 (1-3): 59-70, 2008.
- Martin A, Haxby JV, Lalonde FM, Wiggs CL, and Ungerleider LG. Discrete cortical regions associated with knowledge of color and knowledge of action. *Science*, 270 (5233): 102-105, 1995.
- Martin A, Wiggs CL, Ungerleider LG, and Haxby JV. Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature*, 379 (6566): 649-652, 1996.

McNamara A, Buccino G, Menz MM, Glascher J, Wolbers T, Baumgartner A, and Binkofski F. Neural dynamics of learning sound-action associations. *PLoS.One.*, 3 (12): e3845, 2008.

Oldfield RC. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9: 97-113, 1971.

Patterson K, Nestor PJ, and Rogers TT. Where do you know what you know? The representation of semantic knowledge in the human brain. *Nature Reviews. Neuroscience*, 8 (12): 976-987, 2007.

Pfurtscheller G, Neuper C, Andrew C, and Edlinger G. Foot and hand area mu rhythms. *International Journal of Psychophysiology*, 26 (1-3): 121-135, 1997.

Pineda JA. Sensorimotor cortex as a critical component of an 'extended' mirror neuron system: Does it solve the development, correspondence, and control problems in mirroring? *Behavioral and Brain Functions*, 4: 47, 2008.

Pulvermuller F. Words in the brain's language. *Behavioral and Brain Sciences*, 22 (2): 253-279, 1999.

Pulvermuller F, Harle M, and Hummel F. Walking or talking? Behavioral and neurophysiological correlates of action verb processing. *Brain and Language*, 78 (2): 143-168, 2001.

Pulvermuller F. Brain mechanisms linking language and action. *Nature Reviews. Neuroscience*, 6 (7): 576-582, 2005.

Pulvermuller F, Shtyrov Y, and Ilmoniemi R. Brain signatures of meaning access in action word recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17 (6): 884-892, 2005.

Revill KP, Aslin RN, Tanenhaus MK, and Bavelier D. Neural correlates of partial lexical activation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 105 (35): 13111-13115, 2008.

Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, and Fogassi L. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Research Cognitive Brain Research*, 3 (2): 131-141, 1996.

Shtyrov Y, Hauk O, and Pulvermuller F. Distributed neuronal networks for encoding category-specific semantic information: the mismatch negativity to action words. *European Journal of Neuroscience*, 19 (4): 1083-1092, 2004.

Shtyrov Y, Nikulin VV, and Pulvermuller F. Rapid cortical plasticity underlying novel word learning. *Journal of Neuroscience*, 30 (50): 16864-16867, 2010.

Simmons WK and Barsalou LW. The similarity in topography principle: Reconciling theories of conceptual deficits. *Cognitive Neuropsychology*, 20 (3/4/5/6), 451-486, 2003.

Tettamanti M, Buccino G, Saccuman MC, Gallese V, Danna M, Scifo P, Fazio F, Rizzolatti G, Cappa SF, and Perani D. Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17 (2): 273-281, 2005.

Thompson-Schill SL. Neuroimaging studies of semantic memory: inferring "how" from "where". *Neuropsychologia*, 41 (3): 280-292, 2003.

van EM, van Schie HT, Zwaan RA, and Bekkering H. The functional role of motor activation in language processing: motor cortical oscillations support lexical-semantic retrieval. *Neuroimage*, 50 (2): 665-677, 2010.

Weisberg J, van TM, and Martin A. A neural system for learning about object function. *Cerebral Cortex*, 17 (3): 513-521, 2007.

Willems RM, Toni I, Hagoort P, and Casasanto D. Neural dissociations between action verb understanding and motor imagery. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22 (10): 2387-2400, 2010.

CHAPITRE VIII

Probablement du fait d'hypothèses cognitives et neuroanatomiques plus spécifiques vis-à-vis des informations motrices relatives à leurs représentations sémantiques, une grande majorité de la Littérature s'est focalisée sur l'étude des mots d'action (Bedny & Caramazza, 2011). Néanmoins, la proposition d'apprentissage associatif hebbien (Pulvermüller, 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) s'applique de façon équivalente aux mots de vision. En effet, les circuits sémantiques dédiés aux mots de vision comprendrait les régions périsylviennes mais également les aires du traitement visuel et ce, parce que les mots de vision sont appris dans le contexte de l'observation des objets qu'ils dénotent. Dans le chapitre VII, l'étude en temps-fréquence des oscillations du rythme μ a permis de montrer que le système moteur était activé lors de la simple écoute de nouveaux mots appris dans le contexte de l'exécution de mouvements de préhension d'objets. En effet, l'écoute des nouveaux mots d'action a conduit, après apprentissage, à une désynchronisation des oscillations du rythme μ , sur une région centro-pariétale, similaire à celle déclenchée par l'observation des mouvements. Cette observation indique que les régions motrices participent à la représentation du sens des mots d'actions, dès l'acquisition des relations mots-référents. En revanche, le fait que les mots de vision soient représentés au travers de circuits sémantiques distincts n'est mis en valeur que par défaut, à savoir par une absence d'activation des régions motrices. Dans ce chapitre, une analyse des potentiels évoqués (PE) de la même étude en apprentissage a été menée afin de déterminer si une trace spécifique de l'association de nouveaux mots à l'observation d'images pouvait être mise en évidence sur des électrodes traditionnellement associées au traitement d'informations visuelles. Nous avons également adapté à l'EEG une méthode habituellement utilisée pour déterminer les relations de proximité ou de distance sémantique entre des mots dans un corpus: l'analyse factorielle des correspondances (AFC) (Benzécry, 1980 ; Ploux et al., 2012). L'analyse factorielle des correspondances permet de rendre compte, au travers d'un plan orthogonal, de ces relations de proximité ou de différences. Appliquée à l'EEG, cette méthode permet de mettre en exergue des relations de similarités relatives dans les signaux, en incorporant les dimensions ou facteurs tels que les électrodes, les intervalles temporels et les conditions intrinsèques à l'expérience menée (ici, les séquences « test » au cours de l'apprentissage). A l'aide de cette méthode computationnelle, nous avons ainsi cherché à déterminer si une distance cartographique entre les mots appris en association avec l'exécution de mouvements ou l'observation d'images pouvait émerger au cours de l'apprentissage. Afin de valider l'utilisation de cette méthode, nous avons conduit une analyse plus « classique » des potentiels évoqués sous l'hypothèse que le traitement lexico-sémantique des nouveaux mots sera indiqué par des effets induits par l'apprentissage et intervenant sur des régions frontales pour les mots d'action et sur des régions occipito-temporales pour les mots de vision.

Cette étude fait l'objet d'un article soumis pour publication dans la revue *Journal of Cognitive Neuroscience*.

Differentiating semantic categories using ERPs during the acquisition of novel words

Raphaël Fargier, Sabine Ploux, Anne Cheylus, Yves Paulignan, Anne Reboul and Tatjana A. Nazir

L2C2-Institut des Sciences Cognitives, CNRS/UCBL, Université Claude Bernard Lyon1, Lyon, France

Abstract

There is growing evidence that semantic knowledge is represented in distributed networks in the brain. Here, we examined the processes that underlie the acquisition of words that form divergent semantic categories to provide further insights with respect to the brain organization of the lexicon.

Using a novel tool, Correspondence Analysis (CA), combined with Event-Related Potentials (ERP) analyses, we asked whether the emergence of visual-based and action-based semantic categories can be tracked back to their acquisition and whether their encoding relies on different neural processes. Participants learned novel action words by associating the execution of object-directed hand/arm movements with novel verbal stimuli (i.e., pseudo-words). In contrast, learning novel visual words was accomplished by associating novel verbal stimuli with the observation of animated visual images. Using electroencephalographic recordings (EEG), participants were tested before (pretest) and after (1st test session) training on the first day and again on the second day (2nd test session) of the experiment.

We used CA to uncover any correspondence between the semantic categories of words and the ERPs associated with the processing of those words. Although both types of words could not be differentiated before training, we found that visual-based and action-based novel words became segregated after training. Furthermore, classical ERP analyses revealed learning-induced specific activity between 100 and 400 ms post-stimulus onset on frontal or occipito-temporal regions for novel action-based or visual-based words, respectively.

The results obtained with both the ERPs and the correspondence analyses indicate that the neural processes underlying action-words and visual-words encompass distinct neural circuits that can be traced back to the acquisition of word-referent relationships. Therefore, we believe that CA can be used as a tool to investigate the neural correlates of word processing. The learning-induced effects reported here seem to reflect retrieval of the perceptual and motor information experienced during the acquisition of words.

1. Introduction

Brain imaging studies have brought forth compelling arguments for a distributed view of conceptual representation (Allport, 1985) by showing category-specific activities in distributed yet localised brain regions in healthy participants (Martin et al. 1995, 1996; Goldberg et al. 2006; Hoenig et al. 2008; Hwang et al. 2009; see Binder and Desai 2011; Kiefer and Pulvermüller 2011 for reviews). It is well-known, for instance, that object-concept representations and the specific sensory and motor properties on which they rely are stored throughout the brain in the corresponding sensory-motor systems (Tranel et al. 1997; Martin and Chao 2001; Beauchamp and Martin 2007; see Martin 2007 for an exhaustive review).

However, perhaps the most impressive demonstration of such a distributed account of conceptual knowledge came from studies that examined the neural correlates of word retrieval (Binder and Desai 2011). With regards to the relationship between concepts and word-meanings, it is assumed that concepts comprise distributed feature representations (Barsalou 2008; Kiefer and Pulvermüller 2011) while word-meanings bind these distributed representations for the purpose of language use (Vigliocco & Vinson, 2007). Hence, processing words that refer to gustatory (Barrós-Loscertales et al. 2011), olfactory (González et al. 2006) or auditory (Kiefer et al. 2008) sensations trigger activity in the brain regions involved in the perception of such sensations (see Goldberg et al. 2006). In the same manner, it has been shown that the visual areas are active during the processing of colour and shape words (Pulvermüller and Hauk 2006; Simmons et al. 2007) or of sentences with visual content (Desai et al. 2010). Crucially, processing words or sentences that denote actions executed by various parts of the body elicits activity in the brain areas that are responsible for the planning and programming of the actions depicted by the words (Hauk et al. 2004; Shtyrov et al. 2004; Tettamanti et al. 2005; Aziz-Zadeh et al. 2006; Kemmerer et al. 2008; Boulenger et al. 2009). All of these observations have been taken to account for embodied theories of semantics (Pulvermüller 2005; Barsalou 2008; Pulvermüller and Fadiga 2010; Gallese and Sinigaglia 2011; Kiefer and Pulvermüller 2011), which emphasise roles for sensory and motor experiences in word-meaning representations.

The study of word-meaning or concept representations in the brain benefited from Evoked Response Potential (ERP) studies that detailed the neural correlates of processing divergent semantic categories, such as concrete words vs. action words (Pulvermüller et al. 1996; Pulvermüller 1999, 2005; Vigliocco et al. 2011). Furthermore, studies primarily investigated how verbs and nouns were processed, given that nouns tend to refer preferentially to objects and verbs to actions or events (Preissl et al. 1995; Koenig and Lehmann 1996; Pulvermüller et al. 1996; Pulvermüller, Lutzenberger, et al. 1999; Pulvermüller, Mohr, et al. 1999; Barber et al. 2010). Pulvermüller and colleagues (1999), for instance, using ERPs, compared how action verbs, action nouns and visual nouns were represented in the brain. Using Current Source Density (CSD) analysis, they showed that the spatial topographies of these words varied as a function of grammatical class, but, more crucially, the differences between the visual nouns and the action nouns were comparable to those between action verbs and visual nouns (Pulvermüller, Mohr, et al. 1999). This suggests that differences between verbs and nouns go well beyond mere grammatical properties. In an attempt to clarify this issue, Barber et al. (2010) manipulated the grammatical class of words for words referring to different sensations (e.g., “the smell” vs. “to

sniff”; “the run” vs. “to run”). They reported gradual modulations of the ERP waves in the N400 temporal window (an index of semantic processing; see (Kutas and Hillyard 1984; Kutas and Federmeier 2011 for a review) with respect to the sensory attributes of the words. Because the authors were not able to distinguish these effects from grammatical effects, they argued for a single generator for semantic and grammatical interpretations (see also Vigliocco et al., 2011 for discussion). Kiefer and colleagues (Kiefer 2001; Sim and Kiefer 2005), for example, showed that words from natural categories were associated with more positive potentials at the occipito-parietal electrodes (the Late Positive Component, LPC) than words from artefactual categories. Additionally, Pulvermüller and collaborators (2006) were able to distinguish colour words from form words as early as 200 ms post-word onset. According to these authors, words related to colours are related to activity in the temporal cortical areas, whereas form-related words elicited greater activation in the frontal areas (Pulvermüller 2001; Moscoso del Prado Martín et al. 2006).

Eventually, investigating how divergent semantic categories are learned and how words that have acquired different meanings are processed in the brain will shed light on the representation of word-meanings and provide insight into the organisation of the lexicon in the brain. Pulvermüller’s influential model of semantic representation (Pulvermüller, 2011; Pulvermüller 1999, 2005) states that action word semantic circuits include the motor and premotor cortices because action words are often acquired and experienced in the context of action execution (Goldfield 2000). Visual word semantic circuits, in contrast, are thought to include the occipito-temporal visual regions. Following this idea, and given Hebb’s postulate that the synchronous activity of neurons leads to the formation of novel neuronal assemblies (Hebb, 1949), associating sensory-motor information with a novel word-form would lead to a distributed representation of the meaning of the newly acquired word. Coherent with this prediction, several studies showed that association learning could rapidly generate novel (semantic) neural circuits. The fact that the selectivity of the brain’s motor response to a given perceptual stimulus changes as a function of learning has been demonstrated previously (Catmur et al. 2007, 2008; Lahav et al. 2007; McNamara et al. 2008; Reville et al. 2008). Reville and colleagues (2008) trained participants to associate novel verbal stimuli with motion changes of objects. Using functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI), they reported language-induced activation after training in the cortical regions that support motion processing. Note that most of the available data on this learning-topic focused on only one modality of experience. Indeed, in a previous study we demonstrated that, through analysis of mu oscillations, merely listening to novel words that have been associated with the execution of actions triggered activity in the motor regions of the brain (Fargier et al. 2012). However, although we also trained word-image associations, we were not able to determine whether visual regions responded to novel words associated with the observation of images.

Therefore, the purpose of the present study was to monitor the acquisition of new word-meanings from sensory-motor experiences through the emergence of two semantic categories: a visual-based word semantic category and an action-based word semantic category. More precisely, we sought to examine whether, similarly to action words (Fargier et al., 2012), visual word semantic circuits can be traced back from the acquisition of novel word-referent relationships. To accomplish this, we re-analysed the data obtained by Fargier et al. (2012), in which participants were asked to learn novel action words (action-based semantic category) by

associating the execution of object-directed hand/arm movements with novel verbal stimuli (i.e., pseudo-words). As for novel visual words (visual-based semantic category), learning was accomplished by associating the observation of animated visual images with novel verbal stimuli. Using electroencephalographic recordings (EEG), participants were tested before (pretest) and after (1st test session) training on the first day and again on the second day of the experiment (2nd test session). Importantly, we used a novel tool, Correspondence Analysis (CA), which allowed us to dissociate the acquired semantic categories across several occasions, not only during the learning time-course but also across surface brain locations. Correspondence analysis is a computational method (see Benzécri, 1980) usually used in computational linguistics to reveal distance relationships between words in a corpus (see Ploux & Victorri, 1998). Applied to ERPs, this method allows for the identification of electrodes and temporal intervals that explain the organisation of the data that is represented through a system of orthogonal axes (Ploux et al., 2012). By establishing correspondence between two variables, this method can be extended to EEG signals to uncover correspondence between semantic categories of words and the ERPs associated with the processing of these words (Ploux et al., 2012). Note that Mitchell and collaborators (2008) used a similar computational method to predict neural activity related to the processing of different nouns, based on the contextual use of the nouns. These authors showed that neural activity for a word such as *celery* can be predicted by the neural activity of other words that are semantically related, such as *eat*, *taste* and *fill* (Mitchell et al. 2008). In a similar manner, Chan et al. (2011) recently used machine-learning algorithms to demonstrate that in addition to individual words, semantic categories can be decoded from EEG and MEG recordings. Here, we propose the use of Correspondence Analysis (CA) in combination with classical ERP analyses to monitor the emergence of divergent semantic categories (action-based vs. visual-based semantic categories) as a function of learning.

2. Materials and methods

2.1. Participants

Sixteen right-handed (scores 0.79 ± 0.2 ; Oldfield, 1971), native French volunteers participated in the study (9 females; mean age 24.2 ± 4 years). None of the participants had a history of psychiatric or neurological disorders, and all had normal or corrected-to-normal vision. All participants gave written consent to take part in the study in accordance with the Helsinki declaration (1968). The volunteers were paid for their participation.

2.2. Stimuli

The stimuli consisted of 20 different video clips (presented on a computer screen located 80 cm from the participants) and 20 novel verbal stimuli. Half of the clips consisted of reaching-and-grasping movements towards a horizontally or vertically oriented cylinder. The object-directed movement was performed with the right hand. Each movement started from a rest position (the hand on a table in front of the actor's torso) and ended with the grasping of an object (e.g., a zigzag movement). The other half of the clips consisted of animated artificial images, which differed in shape, colour and animation. Ten pseudo-words and their temporally

reversed counterparts (backward speech¹⁴) served as spoken verbal stimuli. The pseudo-words were bisyllabic and were obtained by changing one or two letters of frequently written French words without violating the phonotactic rules of the French language, (e.g., “sapin” [sapɛ̃] → “napon” [napɔ̃]). The pseudo-words were recorded by a male speaker. The average lengths of the verbal stimuli were 665 msec (± 123). The average lengths of the video clips were 4600 msec (± 1170) for movement clips and 3900 msec (± 1290) for image clips. Verbal stimuli were presented binaurally through loudspeakers (see Fargier et al., 2012 for a more detailed explanation of the study).

2.3. Procedure

The experiment was conducted over two consecutive days, and each day included three sessions. Day 1 began with a test session in which the participants were instructed to listen attentively to the verbal stimuli and to watch the video clips one by one. This first test session was followed by a training session in which the participants learned to associate the verbal stimuli with the video clips. The training session was followed by a second test session, which was identical to the first. Finally, a behavioural test assessed the effectiveness of learning. Day 2 began with a test session followed by a training session, a further test session and the behavioural test. Note that EEGs were recorded throughout all of the sessions. For a more in-depth explanation of the study design, the reader can refer to Fargier et al., 2012.

2.4. Data acquisition

EEG data were recorded using BrainAmp amplifiers (Brain Vision recorder software, Brain Products GmbH, Munich, Germany). EEGs were recorded from 32 scalp sites using the international 10-20 system (American Encephalographic Society, 1994), with a forehead ground. Impedance was 10 K Ω or less at the start of the recording. All scalp sites were referenced to AFz and to the left mastoid. Horizontal and vertical eye movements were monitored using electro-oculograms (EOG) obtained from bipolar recordings from electrodes placed on the outer canthi of the left eye. ERPs were sampled at 500 Hz and were filtered online using a 0.016-200 Hz frequency band.

2.5. Data analysis

2.5.1. EEG data pre-processing

EEG activity was analysed using BrainVision Analyzer 2.0 software (Brain Products GmbH, Munich, Germany). To begin, a notch filter (>50 Hz) was applied. The EEG was then re-referenced to an average reference (Bertrand et al., 1985), excluding both the hEOG and the vEOG. A manual inspection of the raw data was performed before the application of an ocular correction ICA (512 ICA steps; convergence bound of 1.10^{-7}). Data were grouped according to six conditions (pseudo-words associated with an image and pseudo-words associated with a movement at pretest, test1 and test2) and were epoched from -500 msec to 1500 msec relative to stimulus onset. The trials were baseline corrected (200 msec pre-stimulus baseline) and then averaged. Grand-averages were calculated across participants.

¹⁴ Backward speech was used to determine effects of stimulus familiarity. As in Fargier et al., 2012, data for these stimuli are not further considered.

2.5.2. Correspondence Analysis

Correspondence analysis (CA) is a computational method that describes correlations between participants and conditions. When applied to ERP segments, CA identifies the first n factors of a system of orthogonal axes that contribute to the largest variance between the tested conditions. The first factor captures the largest variation, the second factor captures the second largest variation and so on. Conditions that tend to be similar can thus be determined by analogy. The input consists of a matrix that contains the ERPs from all electrodes for a chosen time-period. Electrodes and temporal intervals are identified as regions of interest that explain the organisation of the data. This organisation is represented through a system of orthogonal axes with a small number of factors (two factors) that combine the original variables. CA was computed using Matlab (The MathWorks, Inc. 1994-2011) (Figure 8.1).

2.5.2.1. Application of the Correspondence Analysis

Correspondence analysis was performed on a matrix $\mathbf{M}_{100-400}^{mean}$ that contained 6 lines (one for each condition) and 4500 columns (see Figure 1). The columns corresponded to a 2 ms sampling of the amplitude of the ERP between 100 and 400 ms post word-onset¹⁵ over the 30 electrodes (all electrodes except EOG_h and EOG_v). This first CA used grand-averages and resulted in a map upon which the results from all the subjects were projected (see below).

2.5.2.2. Significance of map topology

Statistical analysis of the topology of the map consisted of calculating the coordinates of the conditions for each subject into the orthogonal plane given by the first CA. These coordinates are the result of the matrix product $\mathbf{M}_{100-400}^{t\ subject\ i} \times \mathbf{Coord}_{elec,time}$, where $\mathbf{M}_{100-400}^{t\ subject\ i}$ is the transpose matrix of $\mathbf{M}_{100-400}^{subject\ i}$, similar to $\mathbf{M}_{100-400}^{mean}$, and $\mathbf{Coord}_{elec,time}$ is the matrix of the vector column of $\mathbf{M}_{100-400}^{mean}$ in the orthogonal plane. Repeated-measures analyses of variance (ANOVAs) were performed to test the predictability of the categories using the coordinates of the conditions on the first axis (X dimension) and on the second axis (Y dimension) for each subject. Main factors included *learning* (pretest, test1 and test2) and *semantic category* (action-based and visual-based).

¹⁵ The method can be applied on temporal-intervals of all lengths, from very short to long periods. In the present study however, we chose a medium time-window that encompasses lexico-semantic processing (Frak et al., 2010; Boulenger et al., 2012; Hauk et al., 2008). As such, the chosen time-window was [100-400] ms post-stimulus onset.

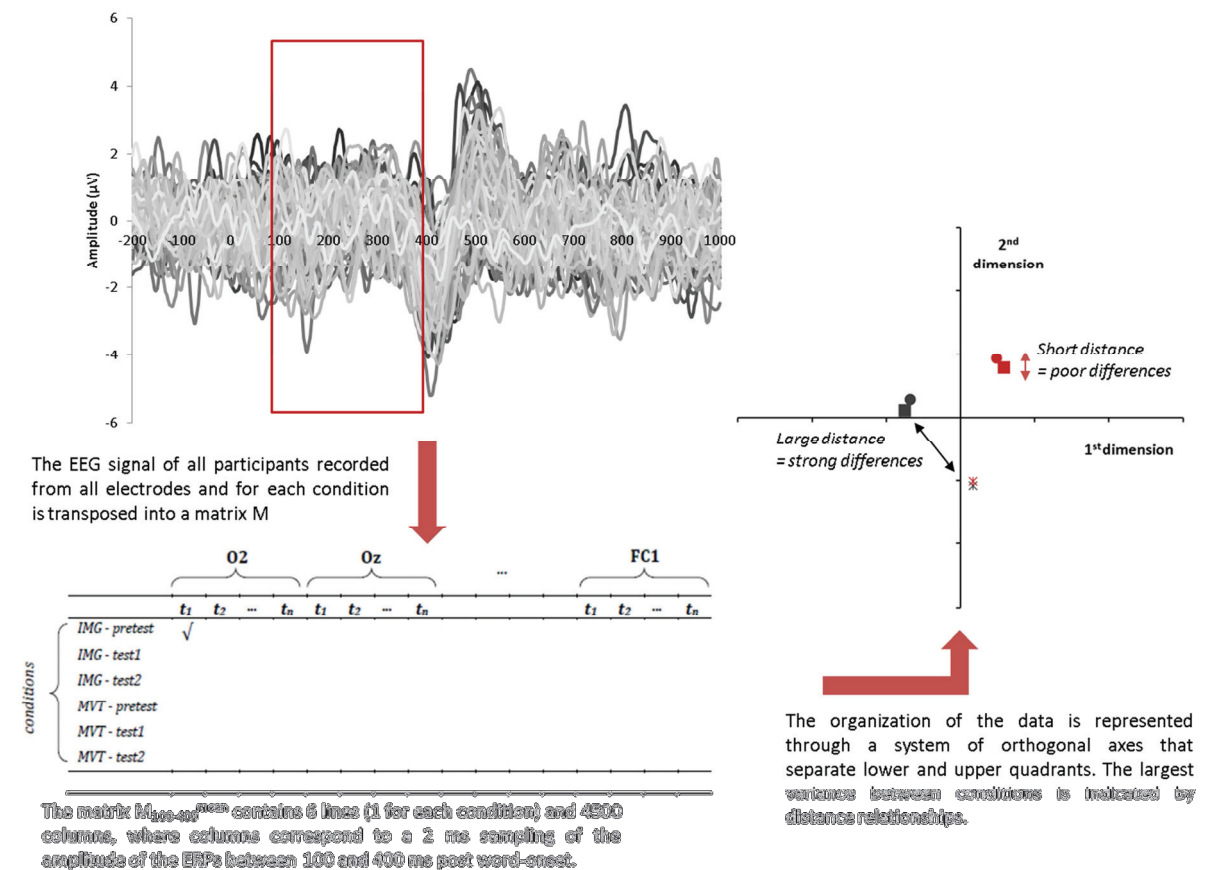


Figure 8.1: Schematic representation of the correspondence analysis. *Applied on ERPs-segments, the CA identifies factors that contribute to the largest variance between the conditions tested. The CA is performed on the matrix $M_{100-400}^{mean}$ that contains 6 lines (1 for each condition) and 4500 columns, where columns correspond to a 2 ms sampling of the amplitude of the ERPs between 100 and 400 ms post word-onset. The result of this analysis is that the organization of the data is represented through a system of orthogonal axes that separate lower and upper quadrants.*

2.5.3. ERP analysis

ERP analysis focused on two temporal windows: an early interval from 100 msec to 400 msec post-stimulus onset, given by the CA analysis (see below), and the Late Positive Component (LPC) temporal interval between 500 msec and 700 msec post-stimulus onset. Statistical analyses were computed using the averaged mean amplitudes of the ERPs in these two temporal intervals for different clusters of electrodes (see Results section). Repeated-measures analyses of variance (ANOVA), including the factors *learning* (pretest, test1; test2), *semantic category* (action-based; visual-based), *region-of-interest* (see Results) and *electrodes*, were applied. Note that data from test3 was excluded because, as reported in Fargier et al. (2012), the effects disappeared following prolonged training.

3. Results

3.1. Correspondence analysis

The Correspondence Analysis (CA) computed over the 100-400 msec post-stimulus onset time-window produced a graphical display of the relationship between the variables (i.e., the conditions). Here, we examined the relationship between the ERPs for action-based and visual-

based novel semantic categories at three points across learning: before (pretest) and after (test1 on Day1; test2 on Day2) training. The relationships between the conditions are reflected by the distances that separate the variables on the principal plane given by the CA. The horizontal and vertical axes that form the orthogonal plane separate the graph into upper and lower quadrants. Therefore, the close proximity of two variables in a quadrant reflects a strong correlation between the variables, whereas distance between the two variables represents a strong difference. As evident in Figure 8.2, the CA analysis did not find any differences at pretest, as reflected by the proximity of the two conditions in the bottom left quadrant (grey circles). At test1, however, the action-based category and the visual-based category segregate from each other, compared to pretest, with the action-based category located in the top left quadrant (black dotted circle) and the visual based-category in the top right quadrant (red dotted circle). This distance between the action-based and the visual-based categories persists at test2, with the former located in the top left quadrant (black circle) and the latter based in the middle of the right hemi plane (red circle). To test the significance of the map, repeated-measures analyses of variance (ANOVAs) were performed on the coordinates of the conditions on the first axis (X dimension) and on the second axis (Y dimension) for each subject. Main factors included: *dimension* (first axis X; second axis Y), *learning* (pretest, test1 and test2) and *semantic category* (action-based and visual-based).

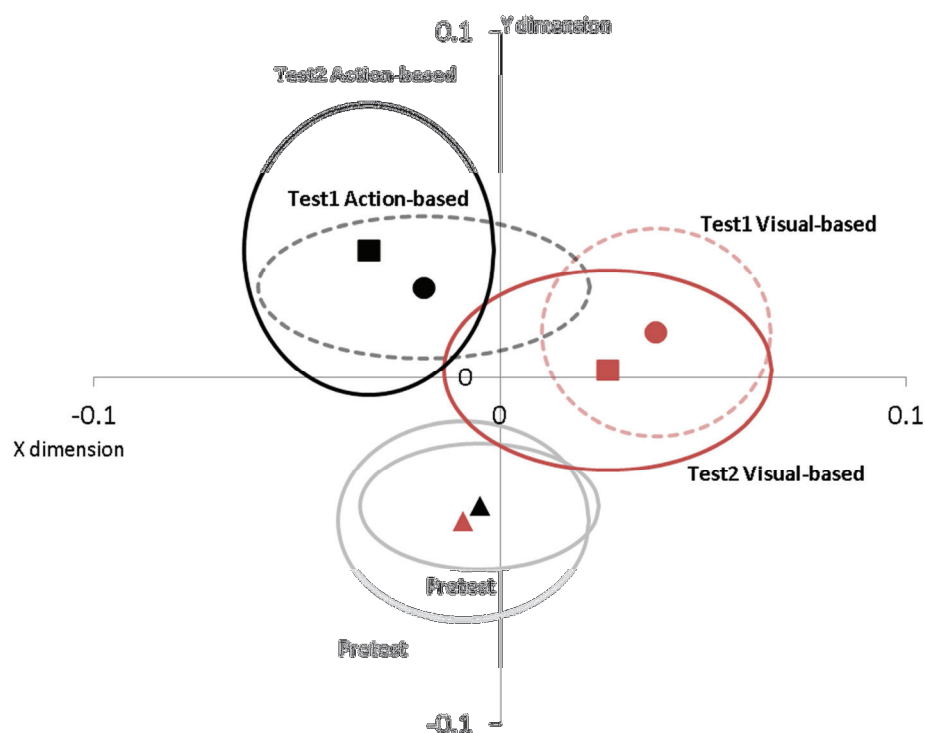


Figure 8.2: Map topography of the correspondence analysis. Triangles, circles and squares correspond to the average data for all participants at pretest, test1 and test2 respectively. Data are presented for the action-based category (black) and the visual-based category (red). Variability between subjects is represented by ellipses obtained for X and Y axes ($X \text{ axis} = X_{\text{mean}} + X_{\text{Std}} * \cos(\theta)$ | $Y \text{ axis} = Y_{\text{mean}} + Y_{\text{Std}} * \sin(\theta)$). These ellipses allowed the identification of various clusters.

The ANOVA revealed significant main effects of *dimension* ($F(1,15) = 7.90$; $p < 0.05$), *learning* ($F(2,30) = 19.95$; $p < 0.01$) and *semantic category* ($F(1,15) = 8.54$; $p < 0.05$). The ANOVA also

indicated significant interactions of *learning*dimension* ($F(2,30) = 7.63$; $p < 0.05$), *semantic category*dimension* ($F(1,15) = 20.93$; $p < 0.01$) and *learning*semantic category*dimension* ($F(2,30) = 10.41$; $p < 0.01$). Post-hoc analyses (LSD Fischer) reported significant differences between the locations of the action-based category and the visual-based category on the first dimension at test1 ($p < 0.01$) and on both dimensions at test2 (all $p < 0.01$). Effects of learning were also found for each semantic category. For the visual-based category, both dimensions segregated pretest from test1 and test2 (all $p < 0.01$). For the action-based category, the first dimension discriminated pretest from test2 ($p < 0.01$), whereas the second dimension discriminated pretest from test1 and test2 (all $p < 0.01$). Note that a general examination of Figure 8.2 shows that the first dimension discriminates both semantic categories independently of the test sessions (post-hoc: pretest vs. test1 $p < 0.01$; pretest vs. test2 $p < 0.01$), whereas the second dimension predicts learning effects with pretest on the bottom and conditions after learning on the top (post-hoc: $p < 0.01$). Therefore, the CA performed on the data from the 100-400 msec post-stimulus onset time window discriminated the ERPs as functions of learning and of the semantic categories that result from learning. Considering these observations, there might be markers in the 100-400 msec time window that led to the formation of such a map.

3.2. Electrophysiological data

Analyses of the ERP data focused on two temporal windows: the early 100-400 msec interval identified by the CA and the LPC component (500-700 msec) used by Sim & Kiefer (2005) for identifying visual categories. We investigated whether category-specific effects emerged as a function of learning. ERP topographies that displayed the test session of Day2 (test2) and the first test session of Day1 (pretest) were calculated for both semantic categories (Figure 8.3) and for the two selected temporal intervals of interest. As evident from the spatial cartographies (Figure 8.3A), the action-based category was associated with larger negative waves at test1 and test2, compared to pretest, from 100 msec to 400 msec post-word onset over the fronto-central electrodes, whereas the visual-based category was associated with smaller positive waves for test1 and test2, compared to pretest, over the occipito-parietal electrodes. Coherent with data that reported category-specific effects in ERPs (Kiefer, 2001; Sim & Kiefer, 2005), two clusters of electrodes were thus extracted from the spatial cartographies for further analyses: the fronto-central cluster (FC1, Fz, FC2, FC4 and F4) and the occipito-parietal cluster (P7, O1, Oz, O2 and P8). Figure 8.3B plots the mean amplitudes of the ERPs across the three test sessions according to semantic categories over the two regions of interest. A repeated-measures analysis of variance (ANOVA) that contrasted the mean amplitudes of the ERPs in the 100-400 msec post-word onset time-window as functions of learning and region of interest was performed. Main factors included *learning* (pretest vs. test1 vs. test2), *semantic category* (action-based vs. visual-based), *region-of-interest* (fronto-central vs. occipito-parietal) and *electrodes*. The ANOVA revealed significant main effects of *learning* ($F(2,30) = 4.60$; $p < 0.05$), *region-of-interest* ($F(1,15) = 11.93$; $p < 0.01$), and *electrodes* ($F(4,60) = 3.72$; $p < 0.01$). The ANOVA also indicated a significant interaction of *learning*region-of-interest*semantic category* ($F(2,30) = 4.12$; $p < 0.05$). Post-hoc analyses revealed different effects as a function of region of interest. In the fronto-central region, a significant effect of *learning* was observed (pretest vs. test2; $p < 0.05$) for the action-based category only and an effect of *semantic category* was observed for test2 ($p < 0.05$). In the occipito-parietal region, significant effects of

learning were observed for the visual-based category (pretest vs. test2; $p < 0.05$ and for test1 vs. test2; $p < 0.05$).

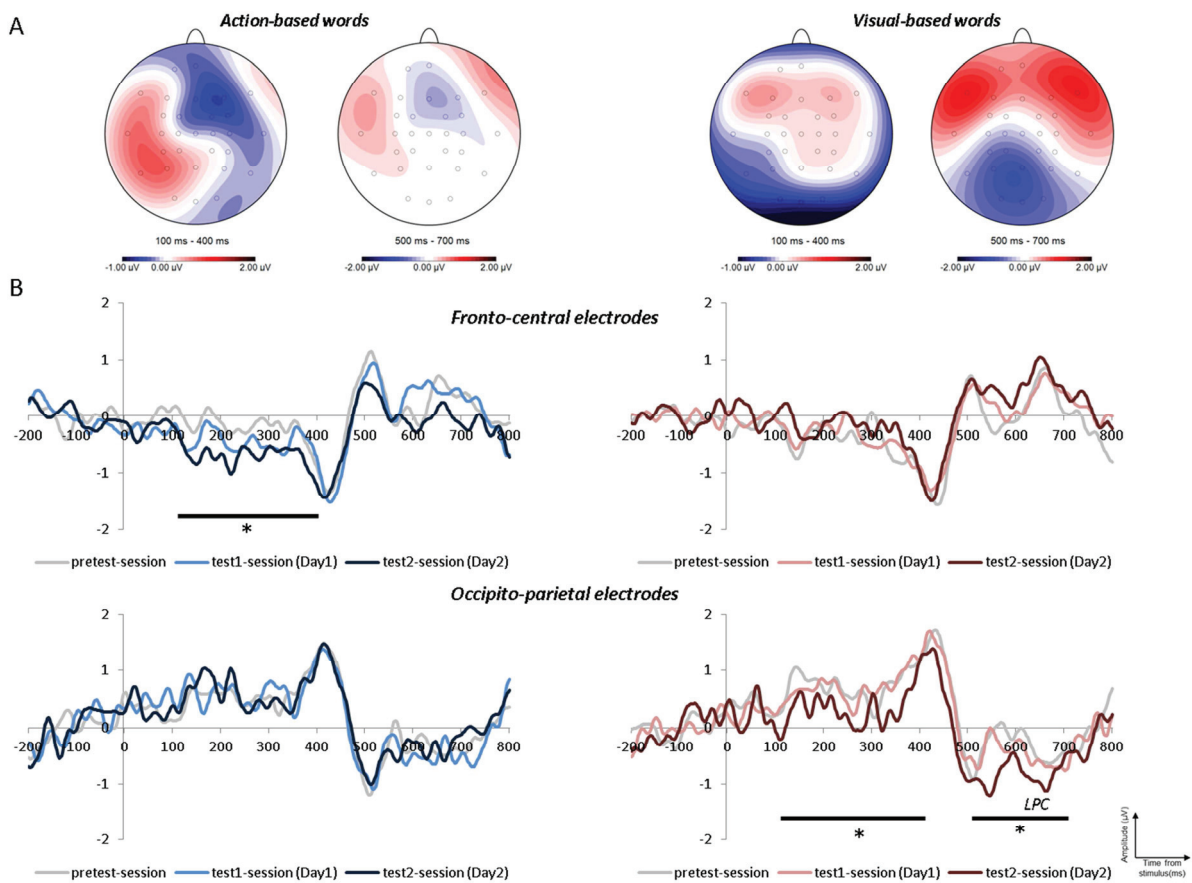


Figure 8.3: Event-related potentials data. *A) Spatial cartographies of the ERPs that contrast the test2-session with the pretest-session for the 100-400 msec and 500-700 intervals for action-based words (left) and visual-based words (right). B) Grand average ERPs pooled over fronto-central (FC1, Fz, FC2, FC4 and F4; upper row) and occipito-parietal (P7, O1, Oz, O2 and P8; lower row) electrodes for action-based words (left) and visual-based words (right). Data are plotted as a function of the session (pretest; test1; test2) from -200 to 800 msec post-word onset. Positivity is plotted upwards.*

Interestingly, the amplitudes of the ERPs in the LPC temporal window (500-700 msec post-word onset) were affected by learning only for the visual-based category and over the occipito-parietal electrodes. Similar to the early time-window, an ANOVA that contrasted the mean amplitudes of the ERPs in the LPC time-window was performed. Main factors included *learning* (pretest vs. test1 vs. test2), *semantic category* (action-based vs. visual-based), *region-of-interest* (fronto-central vs. occipito-parietal) and *electrodes*. The ANOVA revealed significant main effects of *learning* ($F(2,30) = 6.60$; $p < 0.01$), *region-of-interest* ($F(1,15) = 12.12$; $p < 0.01$) and *electrodes* ($F(4,60) = 6.53$; $p < 0.01$). The ANOVA also revealed significant interactions between *region-of-interest*electrodes* ($F(4,60) = 5.81$; $p < 0.01$), *region-of-interest*learning*semantic category* ($F(2,30) = 5.1$; $p < 0.05$) and *learning*region-of-interest*electrodes*semantic category* ($F(8,120) = 3.2$; $p < 0.01$). Post-hoc analyses indicated significant effects only for the occipito-parietal region. A significant effect of *semantic category* was observed for test2 ($p < 0.05$), while significant effects of *learning* were observed only in the visual-based category between test1 and test2 ($p < 0.05$) and between pretest and test2 ($p < 0.05$).

As evident from these observations, learning-induced increases in the distance relationship indicated by the CA between the action-based and visual-based categories can be related to learning-induced specific activities in the frontal and occipito-temporal regions. These effects were observed from 100 to 400 ms post-stimulus onset. Moreover, a specific effect was found in the interval of the LPC for the visual-based category. These data show that the neural processes underlying action-words and visual-words encompass different neural circuits and can be traced back from the acquisition of word-referent relations.

4. Discussion

How semantic categories are encoded in the brain has traditionally been investigated through patient cases or in healthy participants. However, investigating the processes that underlie the acquisition of words from divergent semantic categories would provide insight into the organisation of the lexicon in the brain. Therefore, the purpose of this study was to visualise how a visual-based word semantic category and an action-based word semantic category that were acquired through a sensory-motor experience were processed in the time-course of learning. We used a novel tool, Correspondence Analysis (CA), in combination with classical ERP analyses, to show that the emergence of divergent semantic categories can be monitored from acquisition and that their encoding relies on different neural processes.

As evident from our data, CA shows that visual-based and action-based novel words are segregated after training, as indicated by a significant distance relationship, although both types of words could not be differentiated before training. Recently, Ploux and colleagues (2012) showed, using a semantic decision task, that CA applied to ERPs separated categories associated with living entities from categories associated with non-living entities. Moreover, in our study, classical ERP analyses revealed specific learning-induced activity for newly acquired action-based and visual-based words in the frontal and occipito-temporal regions, respectively. The present results are thus compatible with numerous reports of category-specific effects during word processing (Pulvermüller et al. 1996; Pulvermüller, Lutzenberger, et al. 1999; Pulvermüller, Mohr, et al. 1999; Kiefer 2001; see Pulvermüller 2001, 2011; Vigliocco et al. 2011 for reviews). Previous ERP studies have indicated that words with strong visual associations (mostly nouns) and words with strong motor associations (mostly verbs) are related to electrocortical activity over the occipital and anterior frontal regions, respectively (Pulvermüller, Lutzenberger, et al. 1999; Pulvermüller, Mohr, et al. 1999; Hauk and Pulvermüller 2004). There is a general agreement that these differences are a consequence of neural activity in or close to the motor and visual cortices that underlie the processing of corresponding sensory-motor information (Pulvermüller 1999). Indeed, several fMRI experiments investigated the precise locus of these differences. Crucially, it has been shown that words that refer to actions executed by different body parts (e.g., with the face, arms or legs) activate the motor and premotor cortices in a somatotopic fashion (Hauk et al. 2004; Shtyrov et al. 2004; Tettamanti et al. 2005; Kemmerer et al. 2008; Boulenger et al. 2009). In contrast, words with strong visual attributes tend to activate the visual areas (Goldberg et al. 2006; Hwang et al. 2009; Desai et al. 2010).

Still, do such observations reflect the involvement of modality-specific regions in semantic processing? The significance of language-induced sensory-motor activity has previously been questioned (Mahon and Caramazza 2005, 2008; Tomasino et al. 2007, 2008; Toni et al. 2008). However, it is well known that lexico-semantic processes are rapid and occur within the

first 250 ms post-stimulus presentation (Friederici 2002; Pulvermüller et al. 2005; Hauk et al. 2006, 2008). Interestingly, several studies reported differential activation of the sensory-motor areas as early as 200 ms post-stimulus onset (Pulvermüller et al. 2001, 2005; Hauk and Pulvermüller 2004; Shtyrov et al. 2004; Kiefer et al. 2008; Boulenger et al. 2011). These observations have been associated with reports of a functional influence of action word processing on overt motor behaviour (Boulenger et al. 2006, 2008; Nazir et al. 2008) in the same temporal interval. Coherent with these studies, we report differential electrocortical activity between 100 and 400 ms post-stimulus onset that is difficult to link to post-comprehension effects or imagery strategies. Note that our specific effects for visual-based words in the LPC interval can still be interpreted as after effects. However, the LPC effects reported here are coherent with a previous study by Sim & Kiefer (2005) in which a superiority of natural over artefactual categories was found. Nonetheless, this gives further support for the contributions from the visual regions to processing words that have been associated with observations of visual percepts during training.

The various observations made in the aforementioned studies have been taken to account in the embodied theory of semantic representation (Gallese and Lakoff 2005; Barsalou 2008; Binder and Desai 2011; Gallese and Sinigaglia 2011; Kiefer and Pulvermüller 2011), which argues that perceptual and motor systems support conceptual knowledge. Following the embodied theory, the involvement of modality-specific regions in word-meaning retrieval is likely to reflect the sensory and motor experiences associated with the referent of the words. Here, we show that motor and visual events experienced during the acquisition of novel words led to the formation of different semantic circuits, as indicated by differential activity in the frontal and occipito-temporal regions. Hence, the apparent gradual learning-induced effects, which were maximal on the second day of the experiment for both semantic categories, might reflect the strengthened contribution of the modality-specific regions to semantic representation over time. This idea is coherent with previous learning experiments that showed that brain responses to verbal stimuli change rapidly with training (Shtyrov et al. 2010) and that brain regions previously associated with the representation of common nouns and verbs enable the mapping of corresponding meanings to novel words (Mestres-Missé et al. 2007, 2010; Dobel et al. 2010).

Note that hybrid models of semantic representation in the brain tend to include amodal “symbolic” and secondary sensory-motor representations (Patterson et al. 2007; Mahon and Caramazza 2008). Recently, it has been proposed that high-level amodal, as well as modal, representations could be mediated by convergence zones (Damasio 1989; Simmons and Barsalou 2003; Meyer and Damasio 2009; Binder and Desai 2011). In the present study, we did not find any modality-invariant learning-induced activity that could support the assumption of amodal representations. Nonetheless, we have argued elsewhere that convergence zones could mediate underspecified motor information of newly acquired action words (Fargier et al. 2012; see Nazir et al., in press).

Conclusion

In the present study, we investigated the neural processes underlying visual-based and action-based word learning through ERP analyses. We showed that visual-based and action-based words could be distinguished early after learning using differential activity in the frontal and

occipito-temporal regions. Furthermore, we introduced a novel tool for ERP data analysis, Correspondence Analysis. By combining information from ERP amplitudes, electrodes and temporal intervals, this computational method was used to reveal the different neural processes that were associated with the representation of divergent semantic categories. Classical ERP analyses confirmed these results and showed the relevance of this method, indicating that the neural processes underlying action-words and visual-words encompass different neural circuits and can be traced back from the acquisition of word-referent relations. Thus, we believe that CA is a useful tool for investigation of the neural correlates of word processing. The learning-induced effects reported here reflect the retrieval of perceptual and motor information experienced during the acquisition of words, which is mediated by modality-specific regions. Finally, we present supplementary arguments for the idea that the sensory and motor information associated with the referent of a word contributes to its representation in the brain.

5. Acknowledgments:

We would like to thank Clément Graindorge and Sonia Dupin for the implementation of the correspondence analysis on Matlab.

6. References

- Allport A. Distributed memory, modular subsystems and dysphasia. In: *Current perspectives in dysphasia* (Newman SK, Epstein R, eds), Edinburgh: Churchill Livingstone, 1985: 207-244.
- Aziz-Zadeh L, Wilson SM, Rizzolatti G, Iacoboni M. 2006. Congruent embodied representations for visually presented actions and linguistic phrases describing actions. *CurrBiol.* 16:1818–1823.
- Barber HA, Kousta S-T, Otten LJ, Vigliocco G. 2010. Event-related potentials to event-related words: grammatical class and semantic attributes in the representation of knowledge. *Brain Res.* 1332:65–74.
- Barrós-Loscertales A, González J, Pulvermüller F, Ventura-Campos N, Bustamante JC, Costumero V, Parcet MA, Avila C. 2011. Reading Salt Activates Gustatory Brain Regions: fMRI Evidence for Semantic Grounding in a Novel Sensory Modality. *Cereb Cortex.*
- Barsalou LW. 2008. Grounded cognition. *Annu Rev Psychol.* 59:617–645.
- Beauchamp MS, Martin A. 2007. Grounding object concepts in perception and action: evidence from fMRI studies of tools. *Cortex.* 43:461–468.
- Benzecri, J.-P. (1980). *L'Analyse des Données : l'Analyse des Correspondances* [Data analysis : Correspondence Analysis]. Paris: Bordas.
- Binder JR, Desai RH. 2011. The neurobiology of semantic memory. *Trends Cogn Sci (Regul Ed).* 15:527–536.
- Boulenger V, Hauk O, Pulvermüller F. 2009. Grasping ideas with the motor system: semantic somatotopy in idiom comprehension. *Cereb Cortex.* 19:1905–1914.
- Boulenger V, Roy AC, Paulignan Y, Deprez V, Jeannerod M, Nazir TA. 2006. Cross-talk between language processes and overt motor behavior in the first 200 msec of processing. *J Cogn Neurosci.* 18:1607–1615.
- Boulenger V, Shtyrov Y, Pulvermüller F. 2011. When do you grasp the idea? MEG evidence for instantaneous idiom understanding. *Neuroimage.*
- Boulenger V, Silber BY, Roy AC, Paulignan Y, Jeannerod M, Nazir TA. 2008. Subliminal display of action words interferes with motor planning: a combined EEG and kinematic study. *J Physiol Paris.* 102:130–136.
- Catmur C, Gillmeister H, Bird G, Liepelt R, Brass M, Heyes C. 2008. Through the looking glass: counter-mirror activation following incompatible sensorimotor learning. *EurJNeurosci.* 28:1208–1215.
- Catmur C, Walsh V, Heyes C. 2007. Sensorimotor learning configures the human mirror system. *Curr Biol.* 17:1527–1531.
- Chan AM, Halgren E, Marinkovic K, Cash SS, 2011. Decoding word and category-specific spatiotemporal representations from MEG and EEG. *Neuroimage* 54, 3028–3039.

- Damasio AR. 1989. Time-locked multiregional retroactivation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition. *Cognition*. 33:25–62.
- Desai RH, Binder JR, Conant LL, Seidenberg MS. 2010. Activation of sensory-motor areas in sentence comprehension. *Cereb Cortex*. 20:468–478.
- Dobel C, Junghöfer M, Breitenstein C, Klauke B, Knecht S, Pantev C, Zwitserlood P. 2010. New names for known things: on the association of novel word forms with existing semantic information. *J Cogn Neurosci*. 22:1251–1261.
- Fargier R, Paulignan Y, Boulenger V, Monaghan P, Reboul A, Nazir TA. 2012. Learning to associate novel words with motor actions: language-induced motor activity following short training. *Cortex*. 48:888–899.
- Friederici AD. 2002. Towards a neural basis of auditory sentence processing. *Trends Cogn Sci (Regul Ed)*. 6:78–84.
- Gallese V, Lakoff G. 2005. The Brain's concepts: the role of the Sensory-motor system in conceptual knowledge. *Cogn Neuropsychol*. 22:455–479.
- Gallese V, Sinigaglia C. 2011. What is so special about embodied simulation? *Trends Cogn Sci (Regul Ed)*. 15:512–519.
- Goldberg RF, Perfetti CA, Schneider W. 2006. Perceptual knowledge retrieval activates sensory brain regions. *JNeurosci*. 26:4917–4921.
- Goldfield BA. 2000. Nouns before verbs in comprehension vs. production: the view from pragmatics. *JChild Lang*. 27:501–520.
- González J, Barros-Loscertales A, Pulvermüller F, Meseguer V, Sanjuán A, Belloch V, Avila C. 2006. Reading cinnamon activates olfactory brain regions. *Neuroimage*. 32:906–912.
- Hauk O, Davis MH, Ford M, Pulvermüller F, Marslen-Wilson WD. 2006. The time course of visual word recognition as revealed by linear regression analysis of ERP data. *Neuroimage*. 30:1383–1400.
- Hauk O, Johnsrude I, Pulvermüller F. 2004. Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron*. 41:301–307.
- Hauk O, Pulvermüller F. 2004. Neurophysiological distinction of action words in the fronto-central cortex. *HumBrain Mapp*. 21:191–201.
- Hauk O, Shtyrov Y, Pulvermüller F. 2008. The time course of action and action-word comprehension in the human brain as revealed by neurophysiology. *J Physiol Paris*. 102:50–58.
- Hebb DO. *The Organization of Behavior. A Neuropsychological Theory*. New York: Wiley, 1949.

- Hoening K, Sim EJ, Bochev V, Herrnberger B, Kiefer M. 2008. Conceptual flexibility in the human brain: dynamic recruitment of semantic maps from visual, motor, and motion-related areas. *J Cogn Neurosci*. 20:1799–1814.
- Hwang K, Palmer ED, Basho S, Zadra JR, Muller RA. 2009. Category-specific activations during word generation reflect experiential sensorimotor modalities. *Neuroimage*. 48:717–725.
- Kemmerer D, Castillo JG, Talavage T, Patterson S, Wiley C. 2008. Neuroanatomical distribution of five semantic components of verbs: evidence from fMRI. *Brain Lang*. 107:16–43.
- Kiefer M. 2001. Perceptual and semantic sources of category-specific effects: event-related potentials during picture and word categorization. *Mem Cognit*. 29:100–116.
- Kiefer M, Pulvermüller F. 2011. Conceptual representations in mind and brain: Theoretical developments, current evidence and future directions. *Cortex*.
- Kiefer M, Sim EJ, Herrnberger B, Grothe J, Hoening K. 2008. The sound of concepts: four markers for a link between auditory and conceptual brain systems. *J Neurosci*. 28:12224–12230.
- Koenig T, Lehmann D. 1996. Microstates in language-related brain potential maps show noun-verb differences. *Brain Lang*. 53:169–182.
- Kutas M, Federmeier KD. 2011. Thirty years and counting: finding meaning in the N400 component of the event-related brain potential (ERP). *Annu Rev Psychol*. 62:621–647.
- Kutas M, Hillyard SA. 1984. Brain potentials during reading reflect word expectancy and semantic association. *Nature*. 307:161–163.
- Lahav A, Saltzman E, Schlaug G. 2007. Action representation of sound: audiomotor recognition network while listening to newly acquired actions. *J Neurosci*. 27:308–314.
- Mahon BZ, Caramazza A. 2005. The orchestration of the sensory-motor systems: Clues from Neuropsychology. *Cogn Neuropsychol*. 22:480–494.
- Mahon BZ, Caramazza A. 2008. A critical look at the embodied cognition hypothesis and a new proposal for grounding conceptual content. *J Physiol Paris*. 102:59–70.
- Martin A. 2007. The representation of object concepts in the brain. *Annu Rev Psychol*. 58:25–45.
- Martin A, Chao LL. 2001. Semantic memory and the brain: structure and processes. *Curr Opin Neurobiol*. 11:194–201.
- Martin A, Haxby JV, Lalonde FM, Wiggs CL, Ungerleider LG. 1995. Discrete cortical regions associated with knowledge of color and knowledge of action. *Science*. 270:102–105.
- Martin A, Wiggs CL, Ungerleider LG, Haxby JV. 1996. Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature*. 379:649–652.
- McNamara A, Buccino G, Menz MM, Gläscher J, Wolbers T, Baumgärtner A, Binkofski F. 2008. Neural dynamics of learning sound-action associations. *PLoS ONE*. 3:e3845.

- Mestres-Missé A, Rodriguez-Fornells A, Münte TF. 2007. Watching the brain during meaning acquisition. *Cereb Cortex*. 17:1858–1866.
- Mestres-Missé A, Rodriguez-Fornells A, Münte TF. 2010. Neural differences in the mapping of verb and noun concepts onto novel words. *Neuroimage*. 49:2826–2835.
- Meyer K, Damasio A. 2009. Convergence and divergence in a neural architecture for recognition and memory. *Trends Neurosci*. 32:376–382.
- Mitchell TM, Shinkareva SV, Carlson A, Chang K-M, Malave VL, Mason RA, Just MA. 2008. Predicting human brain activity associated with the meanings of nouns. *Science*. 320:1191–1195.
- Moscoso del Prado Martín F, Hauk O, Pulvermüller F. 2006. Category specificity in the processing of color-related and form-related words: an ERP study. *Neuroimage*. 29:29–37.
- Nazir TA, Boulenger V, Roy A, Silber B, Jeannerod M, Paulignan Y. 2008. Language-induced motor perturbations during the execution of a reaching movement. *Q J Exp Psychol (Hove)*. 61:933–943.
- Nazir TA, Fargier R, Aravena A, Boulenger V. in press. When words trigger activity in the brain's sensory and motor systems: It is not Remembrance of Things past, in *Language and action in cognitive neuroscience*, Coello, Y. & Bartolo, A. (eds), Psychology Press
- Oldfield RC, 1971. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9, 97–113.
- Patterson K, Nestor PJ, Rogers TT. 2007. Where do you know what you know? The representation of semantic knowledge in the human brain. *NatRevNeurosci*. 8:976–987.
- Ploux S, Dabic S, Paulignan Y, Cheylus A, Nazir TA. 2012. Toward a neurolexicology. A method for exploring the organization of the mental lexicon by analyzing electrophysiological signals. *Mental Lexicon*
- Ploux S & Victorri B. 1998. Construction d'espaces sémantiques à l'aide de dictionnaires informatisés des synonymes [Semantic space construction using computerized synonym dictionaries]. *Traitement Automatique des Langues*, 39(1), 161–182.
- Preissl H, Pulvermüller F, Lutzenberger W, Birbaumer N. 1995. Evoked potentials distinguish between nouns and verbs. *Neurosci Lett*. 197:81–83.
- Pulvermüller F. 1999. Words in the brain's language. *BehavBrain Sci*. 22:253–279.
- Pulvermüller F. 2001. Brain reflections of words and their meaning. *Trends Cogn Sci (Regul Ed)*. 5:517–524.
- Pulvermüller F. 2005. Brain mechanisms linking language and action. *NatRevNeurosci*. 6:576–582.
- Pulvermüller F. n.d. Meaning and the brain: The neurosemantics of referential, interactive, and combinatorial knowledge. *Journal of Neurolinguistics*.

- Pulvermüller F, Fadiga L. 2010. Active perception: sensorimotor circuits as a cortical basis for language. *Nat Rev Neurosci.* 11:351–360.
- Pulvermüller F, Harle M, Hummel F. 2001. Walking or talking? Behavioral and neurophysiological correlates of action verb processing. *Brain Lang.* 78:143–168.
- Pulvermüller F, Hauk O. 2006. Category-specific conceptual processing of color and form in left fronto-temporal cortex. *Cereb Cortex.* 16:1193–1201.
- Pulvermüller F, Lutzenberger W, Preissl H. 1999. Nouns and verbs in the intact brain: evidence from event-related potentials and high-frequency cortical responses. *Cereb Cortex.* 9:497–506.
- Pulvermüller F, Mohr B, Schleicher H. 1999. Semantic or lexico-syntactic factors: what determines word-class specific activity in the human brain? *Neurosci Lett.* 275:81–84.
- Pulvermüller F, Preissl H, Lutzenberger W, Birbaumer N. 1996. Brain rhythms of language: nouns versus verbs. *EurJNeurosci.* 8:937–941.
- Pulvermüller F, Shtyrov Y, Ilmoniemi R. 2005. Brain signatures of meaning access in action word recognition. *J Cogn Neurosci.* 17:884–892.
- Revill KP, Aslin RN, Tanenhaus MK, Bavelier D. 2008. Neural correlates of partial lexical activation. *ProcNatlAcadSciUSA.* 105:13111–13115.
- Shtyrov Y, Hauk O, Pulvermüller F. 2004. Distributed neuronal networks for encoding category-specific semantic information: the mismatch negativity to action words. *EurJNeurosci.* 19:1083–1092.
- Shtyrov Y, Nikulin VV, Pulvermüller F. 2010. Rapid cortical plasticity underlying novel word learning. *J Neurosci.* 30:16864–16867.
- Sim EJ, Kiefer M. 2005. Category-related brain activity to natural categories is associated with the retrieval of visual features: Evidence from repetition effects during visual and functional judgments. *Brain Res Cogn Brain Res.* 24:260–273.
- Simmons WK, Barsalou LW. 2003. The similarity-in-topography principle: reconciling theories of conceptual deficits. *Cogn Neuropsychol.* 20:451–486.
- Simmons WK, Ramjee V, Beauchamp MS, McRae K, Martin A, Barsalou LW. 2007. A common neural substrate for perceiving and knowing about color. *Neuropsychologia.* 45:2802–2810.
- Tettamanti M, Buccino G, Saccuman MC, Gallese V, Danna M, Scifo P, Fazio F, Rizzolatti G, Cappa SF, Perani D. 2005. Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits. *J Cogn Neurosci.* 17:273–281.
- Tomasino B, Fink GR, Sparing R, Dafotakis M, Weiss PH. 2008. Action verbs and the primary motor cortex: a comparative TMS study of silent reading, frequency judgments, and motor imagery. *Neuropsychologia.* 46:1915–1926.

Tomasino B, Werner CJ, Weiss PH, Fink GR. 2007. Stimulus properties matter more than perspective: an fMRI study of mental imagery and silent reading of action phrases. *Neuroimage*. 36 Suppl 2:T128–141.

Toni I, De Lange FP, Noordzij ML, Hagoort P. 2008. Language beyond action. *JPhysiol Paris*. 102:71–79.

Tranel D, Damasio H, Damasio AR. 1997. A neural basis for the retrieval of conceptual knowledge. *Neuropsychologia*. 35:1319–1327.

Vigliocco G, Vinson DP. 2007. *Semantics*. Oxford Handbook of Psycholinguistics ; Oxford University Press

Vigliocco G, Vinson DP, Druks J, Barber H, Cappa SF. 2011. Nouns and verbs in the brain: a review of behavioural, electrophysiological, neuropsychological and imaging studies. *Neurosci Biobehav Rev*. 35:407–426.

CHAPITRE IX

Au cours des chapitres VII et VIII, nous avons montré que l'apprentissage de nouveaux mots associés soit à l'exécution de mouvements de préhension d'objets soit à l'observation d'images conduisait au développement de circuits sémantiques distincts incluant les régions motrices et les régions visuelles pour des mots dits d'action et de vision respectivement. Ainsi, nous avons montré qu'après entraînement, l'écoute de nouveaux mots d'action était associée à une désynchronisation des oscillations du rythme μ à la fois sur une région centro-pariétale similaire à celle évoquée par les événements moteurs acquis durant l'apprentissage et à la fois sur une région fronto-centrale qui pourrait jouer le rôle de zone de convergence (ZC) et médier une représentation motrice moins spécifique (Chapitre VII). Par ailleurs, nous avons montré en potentiels évoqués que ces nouveaux mots d'action étaient associés à activité électro-corticale spécifique sur la région frontale qui se développe et se renforce au cours de l'apprentissage (Chapitre VIII). En ce qui concerne les nouveaux mots de vision, ceux-ci ne déclenchent pas de désynchronisation des oscillations du rythme μ (Chapitre VII) mais sont, en revanche, associés à une activité électro-corticale spécifique sur une région occipito-pariétale, habituellement liée au traitement visuel, qui tout comme pour les mots d'action se développe et se renforce au cours de l'apprentissage (Chapitre VIII). De plus, nous avons montré, au travers de l'étude de la LPC, une onde repérée sur les électrodes occipito-pariétales et sensible au caractère « naturel/artéfactuel » des informations portées par les mots, un effet spécifique pour les mots de vision et se développant au cours de l'apprentissage. En définitive, l'on observe au travers de l'apprentissage le développement de réseaux distincts pour le traitement de nouveaux mots d'action et de vision, un phénomène particulièrement bien décrit visuellement via l'analyse factorielle des correspondances (Chapitre VIII). Dans le prochain chapitre, nous avons souhaité déterminer si le développement de ces circuits sémantiques distincts était tributaire de l'entrée langagière. Est-ce que ces derniers se développent de la même manière lorsque l'on apprend à associer des stimuli verbaux (i.e. pseudo-mots, stimuli inversés) ou des stimuli non verbaux (i.e. séquence de tons) à l'exécution de mouvements ou à l'observation d'images animées ? Est-ce que la similarité physique des pseudo-mots en regard des mots confère à ces stimuli un avantage dans l'acquisition des relations symboles-référents ? Basé sur notre précédente expérience, nous avons mis en place une autre étude d'apprentissage, sur deux jours, et au moyen de l'EEG. Dans cette nouvelle expérience, nous avons demandé aux participants d'apprendre à associer les différents stimuli auditifs (pseudo-mots ; stimuli inversés et tons) soit avec l'exécution d'un mouvement des mains soit avec l'observation d'images animées. Dans une première séquence, appelée « pré-test », et au cours de laquelle était enregistré l'EEG, les participants écoutaient les différents stimuli auditifs inconnus, les différentes vidéos (i.e. de mouvements ou d'images animées) ainsi qu'une liste de mots courants, à savoir, des verbes d'action tels que « pincer » ou des noms concrets tels que « château ».

[Texte]

Ensuite, un entraînement divisé en trois différents blocs afin de mesurer la progression de l'apprentissage pour les différents stimuli était proposé. Lors de la seconde journée de l'étude, les participants effectuaient dans un premier temps un test comportemental afin de mesurer la performance associée à l'apprentissage de la veille puis dans un second temps la séquence « test » similaire au « pré-test » et au cours de laquelle l'EEG était enregistré.

Dans cette étude, nous souhaitions déterminer si la simple écoute des différents types de stimuli auditifs, associés durant l'entraînement à l'exécution de mouvements des deux mains, était susceptible de déclencher une activation du système moteur, au contraire des stimuli auditifs associés à l'observation d'images animées. Pour cela, nous avons utilisé des indices indirects de l'activation du système moteur, à savoir les oscillations du rythme μ (8-12 Hz) mais également les oscillations du rythme β (18-25 Hz) généré par le cortex moteur primaire M1 (voir Pineda, 2008 et van Wijk et al., 2012 pour des revues). Tout comme pour le rythme μ , la désynchronisation des oscillations du rythme β a été mise en évidence durant l'exécution d'actions (Salmelin & Hari, 1994; Caetano et al., 2007), lors de tâches d'imagerie motrice ou d'observation d'actions (Caetano et al., 2007; Pineda, 2008 pour une revue) mais également lors du traitement de mots d'actions placés en contexte phrastique (van Elk et al., 2010).

Ainsi, ces différents stimuli auditifs conduisent-ils à une désynchronisation des oscillations des rythmes μ et β , similaire à celle induite par l'observation d'actions et à l'écoute de verbes d'actions courants ? Ces différents stimuli incorporent-ils tous de la même manière les événements perceptuels et moteurs acquis durant l'apprentissage ou existe-t-il un avantage du langage dans l'acquisition des relations symboles-référents ?

Cette étude fait l'objet d'un article soumis pour publication dans la revue *Brain Research*.

Linking language to motor structures through words: The privileged status of verbal stimuli

Raphaël Fargier, Mathilde Ménoret, Anne Reboul, Yves Paulignan and Tatjana A. Nazir

L2C2-Institut des Sciences Cognitives, CNRS/UCBL, Université Claude Bernard Lyon1, Lyon, France

Abstract

Language-induced activity in motor structures of the brain has been taken to suggest that the referential meaning of action words encompasses part of the motor program of the actions that they depict. In this study, we sought to examine whether such induced motor activity could be observed for any type of auditory signs (pseudo-words; temporally reversed stimuli or tones) that have been associated with motor actions during training. Participants were trained to associate novel auditory stimuli with either videos of bi-manual hand movements or animated visual images. Electroencephalogram (EEG) recordings were made during a test session prior to training (Day1) and a test session after training (Day2). During these test sessions, videos, common action verbs and concrete nouns as well as novel auditory stimuli were presented in isolation. Motor-related brain activity was reflected by a desynchronization of β oscillations (frequency bands; 18-25 Hz range). The activity observed while subjects viewed videos of actions was contrasted with the activity observed during the processing of verbal and non-verbal auditory stimuli. While subjects viewed videos of bi-manual hand movements, action-related β suppression was observed at a cluster of five electrodes over a centro-parietal site. One electrode within this cluster (electrode C1) also showed β suppression while subjects listened to common action verbs. By contrast, for novel auditory stimuli that were associated with motor actions during training, only pseudo-words triggered β suppression at the electrode-of-interest. Despite successful acquisition of sign-referent relations as indicated by behavioural measures, our results suggest that sign-induced motor activity (after subjects were trained to associate novel auditory signals with the execution of hand movements) is restricted to pronounceable stimuli. Therefore, lexical items may provide a privileged substrate for association with the perceptual and motor attributes of the referent.

1. Introduction

A large number of studies have now established that language processing recruits brain structures that are typically involved in sensory and motor processes. The passive perception of action words, such as “run”, “kick” or “lick”, for instance, activates brain regions that serve the planning and production of the actions denoted by the words (Pulvermüller et al., 2001; Aziz-Zadeh et al., 2004; Hauk et al., 2004; Shtyrov et al., 2004; Tettamanti et al., 2005; Kemmerer et al., 2008; Boulenger et al., 2009; Kiefer and Pulvermüller, 2011; Vigliocco et al., 2011). Similarly, the processing of words referring to gustatory (Barrós-Loscertales et al., 2011), olfactory (González et al., 2006), auditory (Kiefer et al., 2008) or visual sensations (Martin et al., 1995, 1996; Martin and Chao, 2001; Pulvermüller and Hauk, 2006; Simmons et al., 2007; Desai et al., 2010) triggers activity in modality-specific brain areas implicated in the processing of the attributes to which the words refer. The involvement of sensory and motor structures in language tasks has been taken to suggest that these structures contribute to the understanding of language, either as an integral part of it (Martin et al., 1996; Pulvermüller, 1999, 2005; Fischer and Zwaan, 2008) or as a downstream consequence of lexical access (Mahon and Caramazza, 2003, 2008; Toni et al., 2008). In linking language with sensory/motor structures, elaborating the meaning of a word such as “grasping,” for instance, could benefit from our (explicit or implicit) knowledge of the action of grasping.

When directly comparing language-induced sensory/motor activity with activity triggered by motor and perceptual tasks, it appears that little correspondence exists between the two types of activity patterns. In fact, most data show that sensory/motor areas recruited during language processing are adjacent to but do not clearly overlap with areas engaged in action and perception (Willems & Hagoort, 2007). In the previously mentioned study by Hauk et al. (2004), little spatial overlap was actually demonstrated between motor activation during action execution and during the processing of action words. Studies that were specifically designed to reveal the degree of correspondence between motor and language processes confirmed these observations. Willems et al. (Willems et al., 2010), for instance, observed task-specific, non-overlapping and uncorrelated activity in parts of the premotor cortex during the processing of action words and during explicit motor imagery of the actions described by the words. Similarly, Tremblay and Small (2010) examined the pattern of activation in motor regions during the observation of object-related action videos and during the processing of action-related sentences. They found that activity in a relatively focal part of the left superior ventral premotor cortex (PMv) was indeed sensitive to semantic context. However, PMv activation (and pre-SMA activation) during sentence processing did not correspond with the activation seen during action observation (Tremblay and Small, 2010); see also (Postle et al., 2008). The pattern of neural activity for words depicting visual attributes, such as colours and motion, also tends to be associated with the activation of cortical areas that are nearby but do not (or only partially) overlap with regions associated with the perception of the attributes (e.g., Bedny et al., 2008; Chao and Martin, 1999; Martin et al., 1995, 1996; Revill et al., 2008). Therefore, although language recruits regions in the modality-specific cortex, these observations argue for only a partial reinstatement of perceptual and motor processes associated with the words.

To account for this finding, the idea of “convergence zones” (CZs), which was initially proposed by Damasio (1989) (see Barsalou’s (1999) and Mesulam (1998) for related proposals),

has recently been revived. CZs are thought to be local brain areas that do not contain refined representations but instead bind information from distinct modality-specific regions into coherent events (Damasio, 1989). Such multiple CZs would be situated between and within modal sensory-motor systems (Kiefer et al., 2007) and would enact formulas for the reconstitution of the elements that form the content of semantic knowledge (Binder and Desai, 2011). CZs are believed to establish links between particular regions, such as speech perception structures and motor structures. The question we addressed in the present study was whether replacing words with non-verbal auditory stimuli (e.g., tones) would alter the pattern of stimulus-induced motor activity. If participants were trained to establish relationships between novel auditory signs and motor actions (i.e., novel sign-referent relations), would we see sign-induced motor activity for any type of auditory signs or only for speech?

Note that previous studies have shown that links between novel word forms and sensory/motor brain areas are rapidly established with learning. Fargier et al. (2012), for instance, studied the dynamic of novel word-action associations by analysing motor-related brain activity using an index of cortical somatosensory activity (i.e., suppression of μ rhythm oscillations [8-12 Hz range]) (Pineda, 2008; van et al., 2010). These authors showed that following a short training period, desynchronization in the μ frequency band, which was observed during viewing of action-depicting videos, was also demonstrated during listening to verbal stimuli that had been associated with these actions. Similarly, Revill et al. (2008) trained participants to associate novel verbal stimuli with the motion changes of objects. They demonstrated that once word-referent relations were acquired, participants showed language-induced activation in the vicinity of cortical regions that had been linked to the processing of visual motion (i.e., left MT/V5 and its anterior part). A restriction of sign-induced sensory or motor activity (following the successful acquisition of novel symbol-referent relations) to verbal signs could be indicative of neural pre-wiring between language and motor structures that might serve dedicated functions.

To test this, we asked our participants to associate a novel auditory stimulus with the execution of a bi-manual hand movement or with an animated visual image. Auditory stimuli consisted of novel verbal stimuli (i.e., pseudo-words), their temporally reversed counter-parts (reversed stimuli) and non-verbal tones. All stimuli were presented in isolation in a pre-test session during which EEG was recorded. This pre-test was followed by the training session (Day 1). A test session similar to the pre-test was performed on Day 2. As in Fargier et al., 2012, we used EEG indices of cortical somatosensory and motor activity, i.e., μ and β rhythm oscillations, to infer learning effects. In contrast to the μ rhythm, which is indicative of sensorimotor activity and is generated in post-central somatosensory cortex S1, the β rhythm is believed to be generated in the primary motor cortex M1 (Hari and Salmelin, 1997; Caetano et al., 2007). Note that both μ and β desynchronization have been reported during action execution (Salmelin and Hari, 1994; Caetano et al., 2007), action observation or motor imagery (Caetano et al., 2007; Pineda, 2008 for a review) and during the processing of action-related sentences (van Elk et al., 2010).

2. Materials and method

2.1. Participants

Fourteen right-handed (scores > 0.5; (Oldfield, 1971) native speakers of French participated in the study (7 females; mean age 22.3 ± 2.7 years). None of the participants had a history of psychiatric or neurological disorders, and all had normal or corrected-to-normal vision. In accordance with the Helsinki declaration (1968), all participants gave written informed consent to participate in the study. They received financial compensation for their participation.

2.2. Stimuli

The stimuli consisted of 48 different movements and image video clips, 48 novel auditory stimuli and 16 common words (i.e., action verbs and concrete nouns). Movement video clips consisted of bimanual gestures performed by a male investigator. Only the torso (from the shoulders to the hips) and the hands of the experimenter were apparent on the screen. The bimanual gestures were based on (but adapted from) French Sign Language. Image video clips consisted of animated artificial images, which differed in shapes, colours and animations (see related visual stimuli in Fargier et al., 2012). Two types of verbal stimuli were used. They were comprised of 16 pseudo-words and their temporally reversed counterparts (backward speech). Moreover, 16 non-verbal stimuli (tones) were added in the design of the study. Pseudo-words were bisyllabic and were obtained by changing one or two letters in frequent (written) French words without violating the phonotactic rules of French (e.g., “sapiin” [sɑpɛ̃] → “napiin” [nɑpɛ̃]). The pseudo-words were then recorded by a male speaker. By contrast, tones were created to match the features of the verbal stimuli to the greatest extent possible. A short silence and electronic sounds were added at the end of a musical note (that differed from semitones and octaves; 250-550 Hz frequency range). Together, the movement and image video clips, as well as the 48 novel auditory stimuli, served as a set of stimuli for subjects to associate. Finally, a set of common words were used as a comparison with the newly learned auditory stimuli. The average length of the verbal stimuli was 560 msec (± 118), and that of the non-verbal stimuli was 578 msec (± 73). The average length of the video clips was 3367 msec (± 368) for movement video clips and 2652 msec (± 302) for image video clips. The video clips were presented on a computer screen that was 55 cm from the participants, and the verbal stimuli were delivered binaurally through loudspeakers.

2.3. Procedure

The experiment was conducted over two consecutive days. Each day included a test session (pre-test session on Day 1 and test session on Day 2). Day 1 started with a pre-test session in which participants were instructed to listen attentively to the verbal stimuli and watch the video clips one by one. Visual stimuli and auditory stimuli were presented in two separated blocks. EEG was recorded during the pre-test. Participants were then asked to associate auditory stimuli and video clips. This training session was divided into three blocks, which were separated by a behavioural performance assessment task. Day 2 started with another behavioural test. A test session similar to the pre-test of the first day, during which EEG was recorded, was performed. The procedure of each part of the experiment is described below. Each test session lasted for approximately 40 minutes, while the training session of the first day lasted for one and a half hours.

2.3.1. Day 1

2.3.1.1. Pre test-session.

During this session, the first block consisted of the presentation of the 48 video clips (image or bimanual gestures). In the second block, the 48 verbal stimuli (pseudo-words, reversed stimuli and non-verbal stimuli) were presented in isolation in a pseudo-random order. For each trial during both blocks, participants were asked to fixate on a crosshair at the centre of the computer screen, which appeared for 500 msec. After a black screen was presented for 1 second, the participants were asked to pay attention to the subsequent auditory stimuli or video clip. At the end of each trial, a grey screen appeared for 1 sec, allowing participants to blink. Each stimulus was presented 5 times for a total of 40 trials by condition.

2.3.1.2. Training session.

The training session was divided into 3 blocks that were separated by a behavioural test. Each training trial started with a fixation cross, presented for 500 msec at the centre of the screen. The cross was followed by the presentation of a video clip (image or bimanual gesture). Participants were instructed to watch the video. A white screen, which was presented for 500 msec, marked the end of the clip. The same clip was then displayed again, this time with the auditory stimulus, which was presented shortly after the clip began. When the clip depicted a movement (movement condition), the onset of the auditory stimulus coincided with the beginning of the movement, and participants were asked to imitate the movement while listening to the stimulus. When the clip showed an animated image, participants simply observed the image again while listening to the auditory stimulus (image condition). Participants were explicitly instructed to associate the auditory stimulus with the movement or the image depicted in the clip. Trials were displayed automatically. Each auditory stimulus/video clip pairing was displayed 3 times by training-block. They were presented randomly from block to block. The coupling of a given verbal stimulus with a given video clip was counter-balanced between participants such that the same verbal stimulus was associated with a movement for one participant and with an image for another.

2.3.1.3. Behavioural test

To quantify learning performance, a behavioural test was performed between each block of the training session. In this identification task, the 48 auditory stimuli were presented one by one. Participants had to identify the image or movement with which the auditory stimuli were associated.

In this test, the question “To which image or movement is the next sound associated?” was presented on a black screen. After a short delay (500 msec), the auditory stimulus was displayed. An image-test then appeared on the screen. The image-test was composed of 4 screen captures of the video-clips that had been learned during the training. Each image-test was comprised of the correct answer and 3 false answers (for each trial, 2 images and 2 movements were proposed). All image-tests were matched in terms of probability, associations, and positions of the propositions. Participants were instructed to answer as quickly as possible by pressing the correct key on the keyboard (A, B, C or D). If they were sure they did not know the association, they could press “0.” Trials were randomised for the three behavioural tests performed between the blocks of the training session. Correct responses (CR) and response times (RT) were registered.

2.3.2. Day 2

Day 2 started with a new behavioural test, which was similar to the tests performed in the training session, followed by a test session. The test session was identical to the pre-test session, except with regard to the random presentation of the stimuli.

2.4. Data acquisition

EEG data were recorded using BrainAmp amplifiers (Brain Vision recorder software, Brain Products GmbH, Munich, Germany). EEG was recorded from 32 scalp sites using the international 10-20 system (American Encephalographic Society, 1994), with a forehead ground. Impedance was 10 K Ω or less at the start of the recording. All scalp sites were referenced to AFz and to the left mastoid. Horizontal and vertical eye movements were monitored using electro-oculograms (EOG) with a bipolar recording from electrodes placed on the outer canthi of the left eye. ERPs were sampled at 500 Hz and filtered online with a [0.016-200] Hz frequency band.

2.5. Data analysis

EEG activity was analysed using BrainVision Analyzer 2.0 software (Brain Vision analyzer software, Brain Products GmbH, Munich, Germany). First, a notch filter (>50 Hz) was applied. The EEG was then re-referenced to an average reference (Bertrand et al., 1985), excluding both hEOG and vEOG. A manual inspection of the raw data was performed before the application of an ocular correction Independent Component Analysis (ICA) (512 ICA steps; convergence bound of 1.10^{-7}). Data were grouped according to the six conditions (movement video clips; image video clips; pseudo-words associated with an image; pseudo-words associated with a movement; reversed stimuli associated with an image; reversed stimuli associated with a movement; tones associated with an image; tones associated with a movement; common verbs; common concrete nouns) and epoched from -500 msec to 1500 msec relative to stimulus onset. Trials were baseline corrected ([-300; -100] msec pre-stimulus baseline). Wavelet transformation in the 1-30 Hz domain (frequency steps of 20) was computed for each trial by convolving a Morlet wavelet with the signal with a width of 7 cycles (van et al., 2010; Fargier et al., 2011). Trials were averaged for each condition. Grand-averages were then calculated over all participants.

2.6. Statistical analysis

2.6.1. Behavioral analysis

Separate repeated-measures analyses of variance (ANOVA) were performed for Correct Responses and Response Times (RT). Main factors included: *Stimulus nature* (pseudo-words vs. reversed stimuli vs. tones), *category* (action vs. vision) and *test* (first, second and third test of Day1, test of Day2).

2.6.2. EEG analysis

To test for statistical significance, the average amplitude of the β oscillations (18-25 Hz range) was computed for each condition and test-session over successive segments of 50 msec from 0 msec to 1000 msec after stimulus onset (van et al., 2010). To identify the electrodes that showed the maximal suppression of β oscillations, a two-step analysis was performed. First, the average amplitude of each 50 msec segment for each movement condition was compared to the baseline (paired t-test; $p < .05$). Second, a paired t-test ($p < .05$) was performed to determine whether the movement condition and the image condition were different. To reduce false positives, several

consecutive intervals should show significant effects ($p < .05$) (van et al., 2010). In this study, the threshold of four consecutive 50 msec segments was chosen. Electrodes that met these conditions were kept. According to this analysis, amplitude of β oscillations was averaged over a temporal interval that included all the 50 msec segments that showed significant suppression. Single repeated-measures analyses of variance (ANOVAs) that contrasted the β oscillations in the “movement-condition” to the “image-condition” was then performed. Main factors included the following: *test session* (pre-test of Day 1 vs. test of Day 2), *condition* (movement vs. image) and *electrode* (see Results section for the identification of “electrodes-of-interest”).

As for the auditory stimuli, a repeated-measures analysis of variance (ANOVAs) that contrasted the β oscillations in the “movement condition” to the “image condition” for all auditory stimuli was performed. Main factors included the following: *test session* (pre-test of Day 1 vs. test of Day 2), *stimulus nature* (common words vs. pseudo-words vs. reversed stimuli vs. tones), *condition* (action vs. vision) and *electrode* (see Results section for the identification of “electrodes-of-interest”). Then, post-hoc (LSD-Fisher) analyses were performed to determine whether the auditory stimuli showed a significant effect with regard to the condition and test session.

3. Results

3.1. Behavioral data

Behavioural tests were used to quantify the learning performance across the Day 1 training (3 tests) and the degree of retention at the beginning of Day 2 (1 test).

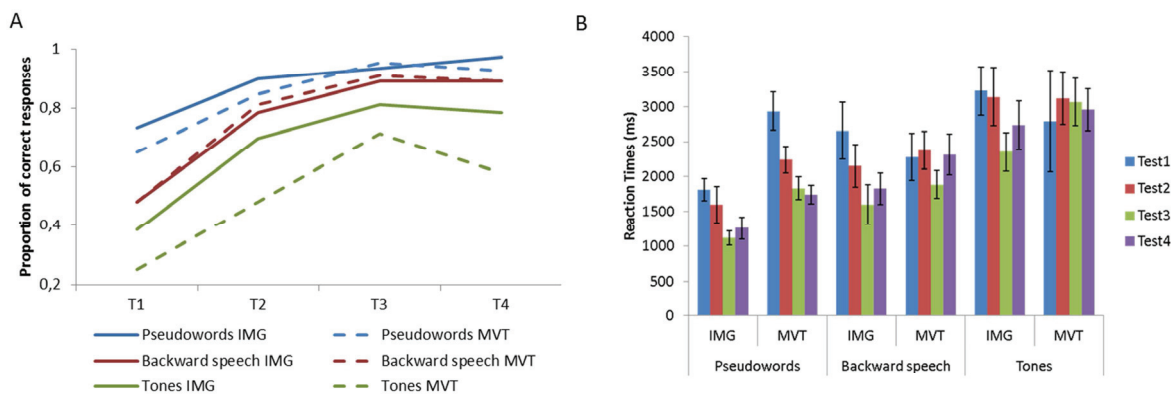


Figure 9.1: A) Proportion of correct responses for the behavioral test performed at various points during (T1, T2, T3) and after training (T4). Data are showed for pseudo-words (blue), reversed stimuli (red) and tones (green) associated with the execution of bi-manual hand movements (solid lines) or the observation of artificial animated images (dotted lines). B) Reaction times during the behavioral tests. Data are showed according to the different stimuli (pseudo-words; reversed stimuli; tones) that have been associated with the execution of bi-manual hand movements or the observation of artificial animated images.

Figure 9.1 illustrates the variation of the rate of correct responses (top panel) and of the reaction times (bottom panel) according to the nature of the auditory stimuli (pseudo-words; reversed stimuli and tones) and the semantic category to which they were assigned (action vs. vision). As evident from Figure 1, performance increased across training on Day 1 and was maintained at a high level on Day 2 (approximately 90% correct responses for all items except for tones; see

Table 1). Note that for tones, the performance was lower for items associated with images (71%) than for items associated with actions (81%). The results show that the initial performance at test1 was slightly better for pseudo-words than for the other types of auditory stimuli. A repeated-measures analysis of variance (ANOVA) that contrasted the rate of correct responses as a function of learning was performed. The ANOVA revealed significant main effects of *condition* ($F(1,13) = 10.70$; $p < 0.01$), *stimuli nature* ($F(2,26) = 31.33$; $p < 0.01$) and *test* ($F(3,39) = 63.52$; $p < 0.01$). The significant interactions *condition*stimuli nature* ($F(2,26) = 8.41$; $p < 0.01$) and *stimuli nature*test* ($F(6,78) = 3.64$; $p < 0.01$) were also observed. Post-hoc analyses revealed a significant effect of *condition* (lower rate of CR for items associated with images) for tones only ($p < 0.05$). Moreover, regardless of the category assigned to the stimulus, the rate of correct responses significantly increased across the three tests of Day 1 (all $p < 0.05$) for all types of auditory stimuli. Although the performance on Day 2 remained constant compared to the last test of Day 1 for pseudo-words and reversed stimuli, a significant decrease was observed for tones ($p < 0.05$).

The data shown in Figure 9.1 also revealed that reaction times were shorter for pseudo-words than for reversed stimuli and tones. Reaction times also decreased as a function of learning for pseudo-words associated with images and actions. This pattern was less evident for reversed stimuli. Moreover, for tones, only slight variations were observed. A similar ANOVA applied to reaction times revealed significant main effects of *condition* ($F(1,13) = 9.14$; $p < 0.01$), *stimuli nature* ($F(2,26) = 13.65$; $p < 0.01$) and *test* ($F(3,39) = 4.31$; $p < 0.05$). A significant interaction *condition*stimuli nature* ($F(2,26) = 4.33$; $p < 0.05$) was also observed. Post-hoc analyses revealed that reaction times were globally shorter for pseudo-words associated with images compared to items associated with actions ($p < 0.01$).

These results show that the rate of correct responses increased across training on Day 1 and was maintained on Day 2, except for tones. Additionally, this increase was associated with a decrease in the reaction times for pseudo-words but only slightly for reversed stimuli. With regard to tones, we observed a lower rate of correct responses and longer reaction times. Consequently, associations of images or actions with pseudo-words seem to be learned more efficiently than associations with other types of auditory stimuli.

Table 9.1: Behavioral measures obtained with the identification task performed during (Day1) and after (Day2) training.

Stimulus Nature	Condition	Correct Responses Rate				Reaction Times (ms)			
		Day1		Day2		Day1		Day2	
		Test1	Test2	Test3	Test4	Test1	Test2	Test3	Test4
Pseudo-words	MVT	0.65 ± 0.07	0.85 ± 0.03	0.96 ± 0.03	0.93 ± 0.03	2932 ± 274	2242 ± 189	1830 ± 167	1736 ± 132
	IMG	0.73 ± 0.06	0.90 ± 0.05	0.94 ± 0.05	0.97 ± 0.02	1813 ± 163	1600 ± 260	1114 ± 101	1254 ± 161
Reversed stimuli	MVT	0.48 ± 0.07	0.81 ± 0.06	0.91 ± 0.03	0.89 ± 0.03	2280 ± 338	2377 ± 269	1883 ± 201	2315 ± 291
	IMG	0.48 ± 0.07	0.79 ± 0.07	0.89 ± 0.04	0.89 ± 0.04	2657 ± 408	2148 ± 376	1597 ± 285	1825 ± 229
Tones	MVT	0.25 ± 0.06	0.48 ± 0.07	0.71 ± 0.07	0.58 ± 0.06	2790 ± 719	3120 ± 376	3066 ± 342	2955 ± 302
	IMG	0.38 ± 0.05	0.70 ± 0.05	0.81 ± 0.05	0.79 ± 0.04	3224 ± 347	3139 ± 417	2355 ± 274	2736 ± 348

Mean values ± standard error of the mean (SEM).

3.2. EEG data

3.2.1. Videos – “Electrodes-of-interest”

Viewing videos that depicted bi-manual hand movements or animated artificial images triggered desynchronization in the μ (8-12 Hz) and β frequency ranges (18-25 Hz) at a large number of electrodes. To identify the “electrodes-of-interest,” we first contrasted the topography of the μ and β oscillations observed during videos that depicted the bimanual movements with those observed during videos that depicted the animated artificial images (data from Day 1). Electrodes that showed significantly stronger desynchronization in the movement condition than in the image condition *and* that showed significant desynchronization with respect to their proper baseline for at least four consecutive segments of 50 msec were retained. Figure 2ab shows the spatial cartographies of the differences in μ and β oscillations between the movement condition and the image condition within a time window of 400-1000 msec after the video began. As evident from the figure, μ activity did not discriminate between videos of actions and videos of images because both conditions provoked strong μ desynchronization. By contrast, for a cluster of electrodes at a centro-parietal site over the left hemisphere (FC1, C1, C3, CP1 and CP3) desynchronization in the β band (18-25 Hz) was more prominent while watching videos of actions than videos of images. Table 9.2 plots the results of paired t-tests computed against baseline (left column) and between conditions (right column) for each of the five electrodes over consecutive intervals of 50 msec. Between 300 to 400 msec after video onset, desynchronization in the β frequency range started to differ from baseline and between the two conditions. Figure 2cd plots the temporal profile of β oscillations from 0 msec to 1000 msec post-stimulus onset at pre-test on Day 1 (Figure 9.2c) and at test on Day2 (Figure 9.2d) pooled over the 5 electrodes. A repeated-measures analysis of variance (ANOVA) with the factors *test session*, *condition* and *electrodes* was performed within a time window of 400 msec to 1000 msec post-video onset. The ANOVA revealed significant main effects of *test-session* ($F(1,13) = 6.25$; $p < 0.05$), *condition* ($F(1,13) = 7.33$; $p < 0.05$), and *electrodes* ($F(4,52) = 5.11$; $p < 0.01$) and significant interactions between *test-session*condition* ($F(1,13) = 9.19$; $p < 0.01$) and *condition*electrodes* ($F(4,52) = 2.6$; $p < 0.05$). Hence, during both test sessions, viewing videos that depicted bimanual movements caused stronger β desynchronization than viewing videos of animated images. Beta desynchronization was generally more pronounced on Day 2 than on Day 1; this effect was more obvious for animated images than for videos of actions, which resulted in the significant interaction between *test session*condition*.

Table 9.2: Paired *t*-tests computed for each electrode to show the maximal suppression during watching videos of bi-manual hand movements compared to the baseline (black) and compared to during watching videos of artificial animated images (red). * or * indicates $p < 0.05$.

EEGs segments (ms)	C1	C3	CP1	CP3	FC1
0-50	--	--	--	--	--
50-100	--	--	--	--	--
100-150	--	--	--	--	--
150-200	--	--	--	--	--
200-250	--	--	--	--	--
250-300	--	--	--	--	--
300-350	--	--	**	--	--
350-400	--	--	**	*-	*-
400-450	*-	*-	**	*-	**
450-500	**	**	**	**	**
500-550	**	**	**	**	**
550-600	**	**	**	**	**
600-650	*-	**	**	**	**
650-700	*-	**	**	**	**
700-750	**	**	**	**	**
750-800	**	**	**	**	**
800-850	**	**	**	**	*-
850-900	**	**	**	**	*-
900-950	**	**	**	**	**
950-1000	*-	**	**	**	**

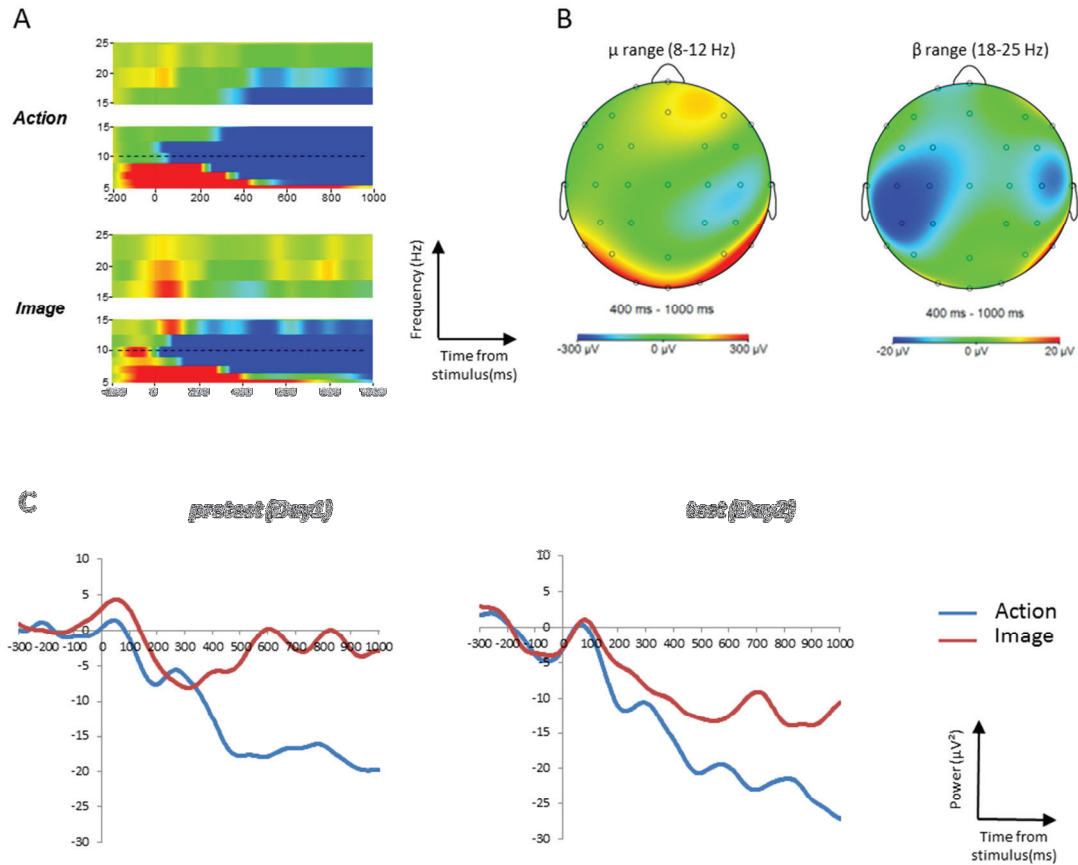


Figure 9.2: A) Topography of μ (8-12 Hz) (left) and β (18-25 Hz) oscillations over a time-window of 400-1000 msec post-stimulus onset during presentation of videos at pretest. Data shows the difference between the action- and the image-conditions. B) Time-frequency analysis (5-25 Hz domain) performed over the electrode C1 during presentation of videos of bi-manual hand movements (upper row) and of artificial animated images (lower row). Data are plotted from -200 msec to 1000 msec post-video onset at pretest. As indicated by the scale, a blue shaded area corresponds to a reduction of the amplitude of oscillations in a given frequency band while a red shaded area corresponds to an enhancement of the power of oscillations. C) Time-course of β oscillations during the presentation of videos over a pooling of 5 left fronto-central electrodes (CP1, CP3, C1, C3, FC1) at pretest on Day1 (left) and test on Day2 (right). Data are plotted from -200msec to 1000msec relative to video onset. Red curves represent data for the image condition, blue curves for the action condition.

3.2.2 Auditory stimuli

For the identified electrodes of interest, an ANOVA with the factors *test session*, *stimulus type*, *condition* and *electrodes* in the depicted time window of 400-1000 msec after stimulus onset was performed. This analysis did not reveal any significant effects. Therefore, we separately analysed data for the word condition (Day 1) to identify potential electrodes within the pool of electrodes of interest that might be sensitive to language. One single electrode (C1) showed significantly stronger β desynchronization for action verbs compared to concrete words (Figure 9.3A). The paired t-tests over consecutive intervals of 50 msec showed that β desynchronization for action words was significantly different from baseline in five consecutive intervals, starting from 550 msec after word onset. Beta suppression for action words was also significantly stronger than for concrete nouns, starting from 700 msec after onset (see Table 9.3). From the initial pool of five electrodes, we selected C1 for further analysis. Figure 9.3BCD plots the temporal profile of β

oscillations observed at electrode C1 from 0 msec to 1000 msec post-stimulus onset. The results are plotted separately for the pre-test on Day 1 and the test on Day 2 as a function of action and image conditions, for pseudo-words (Figure 9.3B), temporally reversed verbal stimuli (Figure 9.3C), and tones (Figure 9.3D). An ANOVA in a time window of 600-1000 msec after stimulus onset, with the factors *test-session*, *stimulus type*, and *condition*, revealed no main effects but a significant triple interaction ($F(3,39) = 2.97$; $p < 0.05$). Post-hoc analyses indicated two significant effects: i) an effect of *condition* at pre-test (Day 1) for common words, such that action verbs caused stronger desynchronization of β oscillations than concrete nouns; and ii) an effect of *condition* for pseudo-words at test (Day 2), such that, following training, pseudo-words associated with a movement triggered stronger β desynchronization than pseudo-words associated with an image. For pronounceable verbal stimuli (i.e., common words and pseudo-words), stronger β desynchronization was observed when these stimuli referred to motor actions. For real words, this effect was observed on Day 1 but not when the test was repeated on Day 2. For pseudo-words, the phenomenon was observed on Day 2 but not on Day 1, that is, only after pseudo-words had been successfully associated with the bimanual movements.

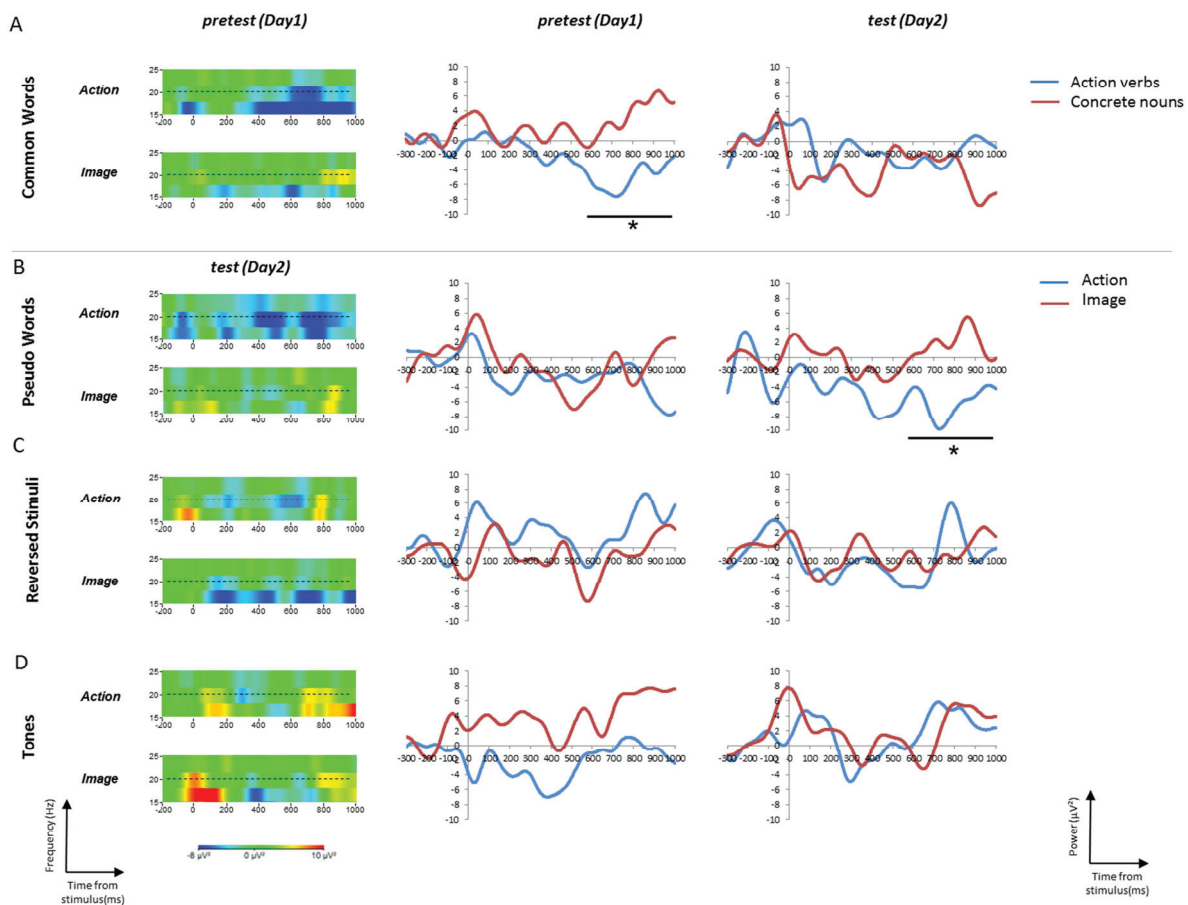


Figure 9.3: A) 1- Time-frequency analysis (15-25 Hz domain) performed over the electrode C1 during presentation of common action verbs (upper row) and concrete nouns (lower row) at pretest on Day1. Data are plotted from -200 msec to 1000 msec post-stimulus onset. 2- Time-course of β oscillations during the presentation of common words on the electrode C1 at pretest on Day1 (left) and test on Day2 (right). Data are plotted from -200msec to 1000msec relative to stimulus onset. Red curves represent data for the concrete nouns, blue curves for the action verbs. B) C) and D) plot the corresponding results for pseudo-words, reversed stimuli and tones respectively.

4. Discussion

Language-induced motor activity has been taken to suggest that the referential meaning of action words encompasses part of the motor program of the actions that they depict. In this study, we sought to examine whether sign-induced motor activity could be observed for any type of auditory signs (pseudo-words; reversed stimuli or tones) that have been associated with motor actions during training.

Consistent with the results of studies showing a desynchronization of β oscillations (18-25 Hz frequency range) during action execution (Salmelin and Hari, 1994; Caetano et al., 2007) and action observation (Caetano et al., 2007; Pineda, 2008 for a review), we found that viewing videos that depicted bi-manual hand movements triggered a desynchronization of β oscillations over a central region. This region was identified as the subset of electrodes that showed significantly stronger desynchronization during the viewing of action videos than during the viewing of videos of animated images *and* that showed significant desynchronization with respect to their proper baseline. Unlike Fargier et al. (2012), who used modulations of μ oscillations (8-12 Hz) as an index of cortical somatosensory activity, in this study, only β oscillations constituted a relevant indicator of motor area activation. In line with the data reported by Van Elk et al. (2010), action verbs (but not concrete nouns) induced a suppression of β oscillations at a small, left lateralised central region (electrode C1). However, this suppression was no longer present at test on Day 2. Considering that the participants had acquired 48 novel associations, on Day 2, common action verbs might have become less salient compared to the other auditory stimuli; therefore the retrieval of motor information may have become less relevant for understanding action words. Thus, it is worth emphasising that the contribution of modality-specific activities in conceptual or language processing might not be automatic (Raposo et al., 2009; Rueschemeyer et al., 2010) and might be rather sensitive to lexico-semantic context (van Dam et al., 2010, 2011; van Elk et al., 2010). Van Dam and colleagues (2011) showed, for instance, that the activation of motor areas (i.e., left pIPS and left IPL) observed during listening to action words compared to abstract words vanished when participants were asked to focus on the visual characteristics of the words. Hence, although there might be an invariant semantic representation, the retrieval of sensory-motor information associated with the words may depend on the lexico-semantic context.

Nonetheless, we assumed that following training, novel auditory signs that had been associated with the execution of bi-manual hand movements (but not with the observation of animated visual images) would lead to a similar desynchronization of β oscillations as that caused by action verbs. This assumption is based on the idea that language-induced motor activity may be observed because links between brain regions involved in language processing and brain regions involved in action execution develop through associative Hebbian learning (Pulvermüller 1999; 2005; Hebb, 1949).

Interestingly, our results showed that after training, only pseudo-words (in contrast to reversed stimuli or tones) that have acquired action content triggered a desynchronization of β oscillations. In the following text, we discuss the idea that language may provide a unique substrate for sign-referent relations.

Although the participants readily learned the associations with the different auditory stimuli, verbal stimuli, such as pseudo-words, and reversed stimuli were more easily learned than non-verbal tones. Indeed, an advantage of linguistic sounds over other auditory signs has been reported, particularly in object labelling in infants (Waxman and Gelman, 2009). Several studies revealed that young children treated words and tones differently in individuation and categorisation processes. Fulkerson & Waxman (2007) showed, for instance, that 6- and 12-month-old infants privileged words compared to tones in the formation of object categories (Waxman and Markow, 1995; Balaban and Waxman, 1997; Fulkerson and Waxman, 2007; Ferry et al., 2010). Relatedly, in a purely auditory stimulus-object associative task in which no referential cue was given to infants, Mackenzie and colleagues (2011) recently reported that 12-month-old children manifested a preference for words over other linguistic sounds for labelling objects. It seems that words constitute a privileged referential form that is rooted early in infancy (MacKenzie et al., 2011).

In the associative account (Pulvermüller, 1999; 2005), it would have been expected to observe tone-induced motor activity via links between auditory and motor regions. There might be something special in language for sign-referent relations. The case of reversed stimuli gives further insight into this issue. Reversed stimuli violate several segmental phonological properties observed in human speech (Binder et al., 2000). However, they keep absolute spectral characteristics (Mehler et al., 1988), temporal auditory transitions and phonetic information (Binder et al., 2000; Dehaene-Lambertz et al., 2002). Note that neuroimaging studies dedicated to determining how the brain processes this type of auditory stimulus yielded conflicting results. Whereas some studies showed stronger activations for forward speech compared to backward speech in the left angular gyrus (Perani et al., 1996; Dehaene-Lambertz et al., 2002), others did not (Peña et al., 2003). Taken together, these data do not rule out the possibility that reversed stimuli behave similarly to classical human speech and can incorporate traces of perceptual and motor events experienced during training. Interestingly, we did not find any significant differences in β oscillations as a function of learning for reversed stimuli that have acquired action content. This observation could reflect disparities in network connectivity underlying the processing of backward speech. In a recent fMRI study, Londei and colleagues (2010) reported that the distributed network that encompasses parietal, somatosensory and motor modules was altered during the processing of reversed stimuli compared to that of words or pseudo-words. Crucially, these authors revealed that compared to forward speech, there were no direct connections between somatosensory and motor structures during the processing of backward speech. Moreover, they found that the Heschl gyrus was not connected to motor structures or to the inferior frontal gyrus during the processing of backward speech regardless to forward speech (Londei et al., 2009). According to these authors, such differences in network connectivity are responsible for an unsuccessful mapping of backward speech onto available somatosensory and motor representations. Consequently, the specific brain network underlying lexical processing may confer to words (and pseudo-words) a distinct character for sign-referent relations that enables these stimuli to incorporate experiential traces and establish functional links with modality-specific brain regions.

Finally, it is worth noting that the pattern of β desynchronization was weaker when subjects listened to action verbs and pseudo-words that had acquired action content compared to when

the subjects observed bi-manual hand movements. This result could be interpreted as a partial reinstatement of perceptual and motor attributes associated with the words. Indeed, it has been suggested that language-induced sensory/motor activity results from the recruitment of “convergence zones” (CZs) (see Damasio, 1989; Barsalou, 1999; or Mesulam (1998) for related proposals) that emerge as a function of learning to link brain regions involved in language processing and modal sensory-motor systems (Kiefer et al., 2007; Fargier et al., 2012). In line with Mesulam’s proposal (1998) that a region called “Lex” serves as an intermediary lexical-labelling area to encode pre-lexical representations (see Nazir et al., in press), we propose that the neural circuitry underlying sign-referent relations hinges on CZs located in modality-specific brain regions that are linked to classical perisylvian language areas (i.e., Broca’s and Wernicke’s areas). Therefore, linguistic items but not other auditory signs, such as reversed stimuli or tones, may constitute a privileged substrate to incorporate experiential traces.

Conclusion

The results of the present study suggest that sign-induced motor activity (after training to associate novel auditory signs with the execution of hand movements) is restricted to lexical items. Lexical items may thus provide a privileged substrate to associate with the perceptual and motor attributes of the referent. Whether links between brain regions dedicated to language processing and modality-specific systems are confined to convergence zones must be investigated further.

5. References

- Aziz-Zadeh, L., Iacoboni, M., Zaidel, E., Wilson, S., Mazziotta, J., 2004. Left hemisphere motor facilitation in response to manual action sounds. *Eur. J. Neurosci.* 19, 2609–2612.
- Balaban, M.T., Waxman, S.R., 1997. Do words facilitate object categorization in 9-month-old infants? *J Exp Child Psychol* 64, 3–26.
- Barrós-Loscertales, A., González, J., Pulvermüller, F., Ventura-Campos, N., Bustamante, J.C., Costumero, V., Parcet, M.A., Avila, C., 2011. Reading Salt Activates Gustatory Brain Regions: fMRI Evidence for Semantic Grounding in a Novel Sensory Modality. *Cereb. Cortex.*
- Barsalou LW. 1999. Perceptual symbol systems. *BehavBrain Sci.* 22:577–609.
- Bedny M, Caramazza A, Grossman E, Pascual-Leone A, Saxe R. 2008. Concepts are more than percepts: the case of action verbs. *JNeurosci.* 28:11347–11353.
- Bertrand O, Perrin F, and Pernier J. A theoretical justification of the average reference in topographic evoked potential studies. *Electroencephalography & Clinical Neurophysiology*, 62 (6): 462-464, 1985.
- Binder, J.R., Desai, R.H., 2011. The neurobiology of semantic memory. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 15, 527–536.
- Binder, J.R., Frost, J.A., Hammeke, T.A., Bellgowan, P.S., Springer, J.A., Kaufman, J.N., Possing, E.T., 2000. Human temporal lobe activation by speech and nonspeech sounds. *Cereb. Cortex* 10, 512–528.
- Boulenger, V., Hauk, O., Pulvermüller, F., 2009. Grasping ideas with the motor system: semantic somatotopy in idiom comprehension. *Cereb. Cortex* 19, 1905–1914.
- Caetano, G., Jousmaki, V., Hari, R., 2007. Actor's and observer's primary motor cortices stabilize similarly after seen or heard motor actions. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* 104, 9058–9062.
- Chao LL, Martin A. 1999. Cortical regions associated with perceiving, naming, and knowing about colors. *J Cogn Neurosci.* 11:25–35.
- Damasio AR. 1989. Time-locked multiregional retroactivation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition. *Cognition.* 33:25–62.
- Dehaene-Lambertz, G., Dehaene, S., Hertz-Pannier, L., 2002. Functional neuroimaging of speech perception in infants. *Science* 298, 2013–2015.
- Desai, R.H., Binder, J.R., Conant, L.L., Seidenberg, M.S., 2010. Activation of sensory-motor areas in sentence comprehension. *Cereb. Cortex* 20, 468–478.
- Fargier, R., Paulignan, Y., Boulenger, V., Monaghan, P., Reboul, A., Nazir, T.A., 2011. Learning to associate novel words with motor actions: Language-induced motor activity following short training. *Cortex.*

- Ferry, A.L., Hespos, S.J., Waxman, S.R., 2010. Categorization in 3- and 4-month-old infants: an advantage of words over tones. *Child Dev* 81, 472–479.
- Fischer, M.H., Zwaan, R.A., 2008. Embodied language: a review of the role of the motor system in language comprehension. *Q J Exp Psychol (Hove)* 61, 825–850.
- Fulkerson, A.L., Waxman, S.R., 2007. Words (but not tones) facilitate object categorization: evidence from 6- and 12-month-olds. *Cognition* 105, 218–228.
- González, J., Barros-Loscertales, A., Pulvermüller, F., Meseguer, V., Sanjuán, A., Belloch, V., Avila, C., 2006. Reading cinnamon activates olfactory brain regions. *Neuroimage* 32, 906–912.
- Hari, R., Salmelin, R., 1997. Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull. *Trends Neurosci.* 20, 44–49.
- Hauk, O., Johnsrude, I., Pulvermüller, F., 2004. Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron* 41, 301–307.
- Hebb DO. *The Organization of Behavior. A Neuropsychological Theory.* New York: Wiley, 1949.
- Kemmerer, D., Castillo, J.G., Talavage, T., Patterson, S., Wiley, C., 2008. Neuroanatomical distribution of five semantic components of verbs: evidence from fMRI. *Brain Lang* 107, 16–43.
- Kiefer, M., Pulvermüller, F., 2011. Conceptual representations in mind and brain: Theoretical developments, current evidence and future directions. *Cortex.*
- Kiefer, M., Sim, E.J., Herrnberger, B., Grothe, J., Hoenig, K., 2008. The sound of concepts: four markers for a link between auditory and conceptual brain systems. *J.Neurosci.* 28, 12224–12230.
- Kiefer, M., Sim, E.-J., Liebich, S., Hauk, O., Tanaka, J., 2007. Experience-dependent plasticity of conceptual representations in human sensory-motor areas. *J Cogn Neurosci* 19, 525–542.
- Londei, A., D’Ausilio, A., Basso, D., Sestieri, C., Gratta, C.D., Romani, G.L., Belardinelli, M.O., 2009. Sensory-motor brain network connectivity for speech comprehension. *Hum.Brain Mapp.*
- MacKenzie, H., Graham, S.A., Curtin, S., 2011. Twelve-month-olds privilege words over other linguistic sounds in an associative learning task. *Dev Sci* 14, 249–255.
- Mahon, B.Z., Caramazza, A., 2003. Constraining questions about the organisation and representation of conceptual knowledge. *Cogn Neuropsychol* 20, 433–450.
- Mahon, B.Z., Caramazza, A., 2008. A critical look at the embodied cognition hypothesis and a new proposal for grounding conceptual content. *J.Physiol Paris* 102, 59–70.
- Martin, A., Chao, L.L., 2001. Semantic memory and the brain: structure and processes. *Curr.Opin.Neurobiol.* 11, 194–201.
- 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.
- Mehler, J., Jusczyk, P., Lambertz, G., Halsted, N., Bertocini, J., Amiel-Tison, C., 1988. A precursor of language acquisition in young infants. *Cognition* 29, 143–178.
- Mesulam MM. 1998. From sensation to cognition. *Brain*. 121:1013–1052.
- Nazir TA, Fargier R, Aravena A, Boulenger V. in press. When words trigger activity in the brain's sensory and motor systems: It is not Remembrance of Things past, in *Language and action in cognitive neuroscience*, Coello, Y. & Bartolo, A. (eds), Psychology Press
- Oldfield, R.C., 1971. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9, 97–113.
- Peña, M., Maki, A., Kovacic, D., Dehaene-Lambertz, G., Koizumi, H., Bouquet, F., Mehler, J., 2003. Sounds and silence: an optical topography study of language recognition at birth. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100, 11702–11705.
- Perani, D., Dehaene, S., Grassi, F., Cohen, L., Cappa, S.F., Dupoux, E., Fazio, F., Mehler, J., 1996. Brain processing of native and foreign languages. *Neuroreport* 7, 2439–2444.
- Pineda, J.A., 2008. Sensorimotor cortex as a critical component of an “extended” mirror neuron system: Does it solve the development, correspondence, and control problems in mirroring? *Behav Brain Funct* 4, 47.
- Postle, N., McMahon, K.L., Ashton, R., Meredith, M., de Zubicaray, G.I., 2008. Action word meaning representations in cytoarchitecturally defined primary and premotor cortices. *Neuroimage* 43, 634–644.
- Pulvermüller, F., 1999. Words in the brain's language. *Behav. Brain Sci.* 22, 253–279.
- Pulvermüller, F., 2005. Brain mechanisms linking language and action. *Nat. Rev. Neurosci.* 6, 576–582.
- Pulvermüller, F., Harle, M., Hummel, F., 2001. Walking or talking? Behavioral and neurophysiological correlates of action verb processing. *Brain Lang* 78, 143–168.
- Pulvermüller, F., Hauk, O., 2006. Category-specific conceptual processing of color and form in left fronto-temporal cortex. *Cereb. Cortex* 16, 1193–1201.
- Raposo, A., Moss, H.E., Stamatakis, E.A., Tyler, L.K., 2009. Modulation of motor and premotor cortices by actions, action words and action sentences. *Neuropsychologia* 47, 388–396.
- Revill KP, Aslin RN, Tanenhaus MK, Bavelier D. 2008. Neural correlates of partial lexical activation. *Proc Natl Acad Sci USA*. 105:13111–13115.
- Rueschemeyer, S.A., van, R.D., Lindemann, O., Willems, R.M., Bekkering, H., 2010. The function of words: distinct neural correlates for words denoting differently manipulable objects. *J. Cogn Neurosci*. 22, 1844–1851.

- Salmelin, R., Hari, R., 1994. Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement. *Neuroscience* 60, 537–550.
- Shtyrov, Y., Hauk, O., Pulvermuller, F., 2004. Distributed neuronal networks for encoding category-specific semantic information: the mismatch negativity to action words. *Eur.J.Neurosci.* 19, 1083–1092.
- Simmons, W.K., Ramjee, V., Beauchamp, M.S., McRae, K., Martin, A., Barsalou, L.W., 2007. A common neural substrate for perceiving and knowing about color. *Neuropsychologia* 45, 2802–2810.
- 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. *J Cogn Neurosci* 17, 273–281.
- Toni, I., De Lange, F.P., Noordzij, M.L., Hagoort, P., 2008. Language beyond action. *J.Physiol Paris* 102, 71–79.
- Tremblay, P., Small, S.L., 2010. From Language Comprehension to Action Understanding and Back Again. *Cereb.Cortex*.
- van Dam, W.O., Rueschemeyer, S.A., Bekkering, H., 2010. How specifically are action verbs represented in the neural motor system: an fMRI study. *Neuroimage.* 53, 1318–1325.
- van Dam, W.O., van Dijk, M., Bekkering, H., Rueschemeyer, S.-A., 2011. Flexibility in embodied lexical-semantic representations. *Hum Brain Mapp.*
- van, E.M., van Schie, H.T., Zwaan, R.A., Bekkering, H., 2010. The functional role of motor activation in language processing: motor cortical oscillations support lexical-semantic retrieval. *Neuroimage.* 50, 665–677.
- Vigliocco, G., Vinson, D.P., Druks, J., Barber, H., Cappa, S.F., 2011. Nouns and verbs in the brain: a review of behavioural, electrophysiological, neuropsychological and imaging studies. *Neurosci Biobehav Rev* 35, 407–426.
- Waxman, S.R., Gelman, S.A., 2009. Early word-learning entails reference, not merely associations. *Trends Cogn Sci.* 13, 258–263.
- Waxman, S.R., Markow, D.B., 1995. Words as invitations to form categories: evidence from 12- to 13-month-old infants. *Cogn Psychol* 29, 257–302.
- Willems, R.M., Toni, I., Hagoort, P., Casasanto, D., 2010. Neural dissociations between action verb understanding and motor imagery. *J.Cogn Neurosci.* 22, 2387–2400.
- Willems RM, Hagoort P. 2007. Neural evidence for the interplay between language, gesture, and action: a review. *Brain Lang.* 101:278–289.

CHAPITRE X

Dans les précédents chapitres VII et VIII, nous avons pu mettre en évidence le développement de réseaux neuronaux distincts sous-tendant la représentation de nouveaux mots d'action et de nouveaux mots de vision. Ainsi, le traitement des nouveaux mots d'action semble-t-il associé à une activation du système moteur indiquée par la désynchronisation des oscillations du rythme μ (Chapitre VII) ou par une activité électro-corticale spécifique sur la région frontale (Chapitre VIII). Le traitement des nouveaux mots de vision apparaît, quant à lui, associé à une activité électro-corticale spécifique sur la région occipito-pariétale liée au traitement visuel. Par ailleurs, nous avons observé dans le chapitre précédent que le développement de tels réseaux distincts semblait être tributaire de l'entrée langagière puisque l'activation du système moteur lors du traitement de nouveaux stimuli auditifs associés durant l'apprentissage à l'exécution de mouvements n'était observée que pour les pseudo-mots au contraire des stimuli inversés et des tons (Chapitre IX). Ces deux études en apprentissage démontrent la rapidité avec laquelle des liens forts se créent entre les structures dédiées au langage et les structures dédiées à l'exécution de mouvements. Comme nous l'avons mentionné dans le chapitre III, ces liens fonctionnels entre action et langage ont fait l'objet de nombreuses investigations qui ont notamment permis de montrer que lorsqu'un mot d'action (mais pas un mot concret) était perçu simultanément à l'exécution d'un mouvement de préhension, ce dernier était perturbé (Boulenger et al., 2006). De façon intéressante, lorsque le mot était présenté avant le début du mouvement de préhension, l'on observait une *facilitation* de l'action motrice. Compte-tenu de ces observations et du fait de la prévalence d'études concernant les liens entre perception du langage d'action et comportement moteur, nous avons souhaité, dans ce chapitre, étudier l'impact de la *production* de mots d'action sur le comportement moteur.

Dans cette dernière étude menée en cinématique, nous avons cherché à déterminer si la production du mot d'action « attraper » - en comparaison d'un mot n'étant pas lié à l'action (e.g. « papillon » ; « un ») - pouvait avoir un impact sur différents paramètres du mouvement (expérience 1). Nous avons également cherché à mettre en évidence si un tel effet pouvait dépendre de la congruence sémantique du mot avec l'action qu'il dénote. Nous avons alors étudié les effets de la verbalisation de mots décrivant des actions réalisées par différents effecteurs tels que les mains et les jambes (i.e. « attraper » ; « accroupir ») (expérience 2).

Les participants avaient pour tâche de réaliser un mouvement de préhension et de déplacement d'objet tout en verbalisant une paire de mots coïncidant aux deux phases du mouvement (e.g. « attraper/poser »). Différents paramètres du mouvement ont été étudiés tels que l'amplitude du pic de vitesse ou d'accélération. Dans notre seconde expérience, nous avons également enregistré et synchronisé les mots produits par les participants afin de déterminer à quel moment les potentielles interactions entre le langage et le mouvement s'opéraient.

Cette étude fait l'objet d'un article publié dans la revue *PlosONE*.

-

Grasp it Loudly!

Supporting Actions with Semantically Congruent Spoken Action Words

Raphaël Fargier^{1}, Mathilde Ménoret^{1*}, Véronique Boulenger², Tatjana A. Nazir¹ and Yves Paulignan¹*

1. L2C2-Institut des Sciences Cognitives, CNRS/UCBL, Université Claude Bernard Lyon1, Lyon, France

2. Laboratoire Dynamique du Langage, UMR 5596 CNRS – Université de Lyon, Institut des Sciences de l’Homme, Lyon, France

Abstract:

Evidence for cross-talk between motor and language brain structures has accumulated over the past several years. However, while a significant amount of research has focused on the interaction between language *perception* and action, little attention has been paid to the potential impact of language *production* on overt motor behaviour.

The aim of the present study was to test whether verbalizing during a grasp-to-displace action would affect motor behaviour and, if so, whether this effect would depend on the semantic content of the pronounced word (Experiment I). Furthermore, we sought to test the stability of such effects in a different group of participants and investigate at which stage of the motor act language intervenes (Experiment II). For this, participants were asked to reach, grasp and displace an object while overtly pronouncing verbal descriptions of the action (“grasp” and “put down”) or unrelated words (e.g. “butterfly” and “pigeon”).

Fine-grained analyses of several kinematic parameters such as velocity peaks revealed that when participants produced action-related words their movements became faster compared to conditions in which they did not verbalize or in which they produced words that were not related to the action. These effects likely result from the functional interaction between semantic retrieval of the words and the planning and programming of the action.

Therefore, links between (action) language and motor structures are significant to the point that language can refine overt motor behaviour.

1. Introduction

Co-speech gesture is commonly thought to assist language production for the speaker and language comprehension for the listener (Goldin-Meadow and Wagner, 2005; Goldin-Meadow, 1999). The interplay between action and language is also illustrated by studies revealing functional links between language processing and motor action. For instance, reading or listening to words that refer to bodily actions elicits activity in brain motor areas involved in action production ((Aziz-Zadeh and Damasio, 2008; Aziz-Zadeh et al., 2006; Boulenger et al., 2009; Desai et al., 2010; Hauk et al., 2004; Pulvermüller, 2005; Raposo et al., 2009; Tettamanti et al., 2005; van Dam et al., 2010); see (Pulvermüller and Fadiga, 2010) for a review). In line with these observations, Frak and collaborators showed that listening to manual-related action verbs increased grip force as early as 260 ms following word onset (Frak et al., 2010). Behavioural evidence for reciprocal interactions between motor act and (action) language processing has also accumulated over the past few years (Boulenger et al., 2008, 2006; Dalla Volta et al., 2009; Frak et al., 2010; Gentilucci and Dalla Volta, 2008; Glenberg and Kaschak, 2002; Glover et al., 2004; Nazir et al., 2008). Boulenger and colleagues (2006) examined the impact of processing action words or concrete nouns on a concurrent reaching and grasping movement. Their results revealed that when an action word (but not a concrete noun) was perceived at movement onset, interference with the execution of the motor act was observed. Conversely, when the action word was perceived before movement onset, a facilitation effect appeared. The authors interpreted the interference effect as reflecting competition for shared resources between action and language functions (see (Dalla Volta et al., 2009) for related results). On the other hand, facilitation was seen as resulting from residual activity in motor/premotor structures due to the processing of the action word. Related to this, several studies also pointed out a functional link between words that refer to extrinsic and/or intrinsic object properties and the motor programs elaborated by participants to grasp the corresponding objects (Gentilucci and Gangitano, 1998; Gentilucci et al., 2004, 2000). In their study, Gentilucci & Gangitano (1998) asked volunteers to reach and grasp a rod on which the words “long” or “short” were printed. They found that the kinematics of reaching was affected by word presentation. Furthermore, during the initial movement phase, subjects automatically associated the meaning of the word with the distance to be covered and activated a motor program for a farther and/or a nearer object position (adaptation of the motor program). Other studies investigated language influence on motor processing with the so-called Action-Sentence Compatibility paradigm. This paradigm, which was developed by Glenberg and Kaschak (2002), typically reveals a facilitation effect of the direction of motion implied by a sentence on the direction of a subsequent motor response (see also (Fischer and Zwaan, 2008) for a review). Using this paradigm, Aravena and collaborators (2010) recently revealed ERP-markers (evoked response potentials) of the cross-talk between processes involved in language comprehension and in motor acts. In this study, action-sentence compatibility pertained to hand-shape actions denoted by spoken sentences (e.g. “[...] Rocio applauded”) and hand shape motor responses (e.g. pressing a response button with the open hand). Coherent with previous findings (Bergen and Chang, 2005; Glenberg and Kaschak, 2002; Glenberg et al., 2008; Zwaan and Taylor, 2006), Aravena et al. showed that participants were quicker to press the response button when the hand shape implied by the sentence was compatible with the hand shape required by the response. Moreover, larger amplitudes of motor potentials (MP) and reafferent potentials (RAP) were observed in the compatible condition, indicating a facilitation of the motor response when

language and motor processes were congruent. Additionally, an N400-like effect emerged in the incompatible condition, suggesting that action-sentence incompatibility affected sentence comprehension at a semantic level. These studies are usually interpreted in the context of the embodied cognition framework which states that the representation of semantics involves, to some extent, sensory and motor brain networks. In turn, these representations are thought to modulate behaviour (see (Fischer and Zwaan, 2008) for a review, but see also (Meteyard et al., 2010) for a range of embodied cognition theories).

However, so far, most studies have focused on the impact of language and/or action *perception* on motor and/or language processing, respectively. Here, we propose to test the impact of language *production* on overt motor behaviour. It has been shown previously that production of action words activates the motor cortex. In a Transcranial Magnetic Stimulation (TMS) experiment, for instance, Oliveri et al. (2004) reported that activation of the left primary motor cortex increased during overt production of action words compared to non-action words, regardless of words' grammatical category. Since excitability of hand motor regions is selectively enhanced when action-related words are produced, overt production of action words could thus facilitate action execution.

The aim of the present study was to determine whether adding verbalization to the execution of a grasping-and-displacing movement significantly affects motor performance. More precisely, we sought to (1) shed light on a possible added value of verbalization on concurrent action execution and (2) determine whether this facilitation effect depends on the semantic content of the verbalization (action-related content vs. unrelated content). To this end, in a first experiment (Experiment I), participants were required to grasp and displace an object while verbalizing two words, one for each of the two sub-parts of the movement (i.e. the reach-to-grasp movement and the lift-to-displace movement). The pair of the to-be pronounced words were related to the performed movement (i.e. “grasp” and “put down”) or not (“butterfly” and “pigeon”). In this experiment, both movement and verbalization were self-paced. In a follow-up study (Experiment II), the same paradigm was applied with an additional condition in which the to-be pronounced words were related to actions performed with other effectors than the arm (e.g. “squat”). In Experiment II, word onsets and offsets were recorded simultaneously with the kinematic recordings.

Fine-grained kinematic parameters and movement duration served as dependent measures in both experiments. Since several studies reported a facilitation effect of (action) language on overt motor behaviour, we hypothesize that acceleration and velocity parameters will be sensitive to (action) word production. Increased amplitudes of acceleration as well as velocity peaks should be observed when verbalizing action-related words, but not other types of words.

2. Materials and Methods

2.1. Experiment I

2.1.1. Participants

Twenty-one healthy native French speakers (from 20 to 49 years old (mean age: 28.3), 13 females) took part in this experiment. All were right-handed (mean scores: 0.82 Edinburgh test

(Oldfield, 1971)) and had normal or corrected-to-normal vision. In accordance with the principles of the Declaration of Helsinki, the study was approved by the Ethical Committee CPP Sud-Est II in Lyon. All participants gave their written informed consent.

2.1.2. Procedure

Participants were asked to reach and grasp a small cylinder placed on a table in front of them and to lift and displace it to the left or to the right. Although the task was not a precision-task, two stickers indicated where the participants had to put the cylinder at the end of the second part of the movement. Participants had to reach the cylinder using a precision grip with all the fingers. While performing this action they verbalized pairs of words. The protocol is displayed in Figure 1. Participants were asked to pronounce the first word in relation to the reaching-to-grasp movement, and the second word in relation to the lifting-to-displace movement.

The experiment included 5 conditions:

- (i) A **Non-Verbalization condition (NV)** (movement only)
- (ii) A **related-Action Verbal condition (rA)** (movement while verbalizing the following verbs (infinitive form) describing the performed action):
 - « Attraper » / « Poser » (Grasp / Put down)
- (iii) Three **unrelated Verbal conditions (uV)** (movement while verbalizing animal names or number words unrelated to the performed action):
 - « Papillon » / « Pigeon » (Butterfly/Pigeon)
 - « Un » / « Deux » (One/Two)
 - « Cent dix-neuf » / « Cent vingt » (119/120)

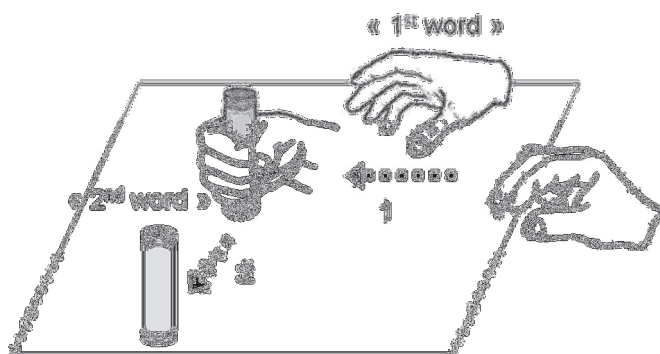


Figure 10.1: Experimental procedure.

Participants (1) grasped the cylinder and (2) placed it to the left or to the right while verbalizing two instructed words (one for each movement).

The three unrelated verbal conditions were included to determine if beyond verbalization per se, the semantic content (unrelated words or numbers vs. action-related words) affected action execution. The number of syllables of the to-be-produced words was controlled for each

condition, except for the “One/Two” condition, which represents a common verbal cue during movement execution (e.g., in physical exercises or gymnastics). For each condition, there was only one pair of words to be pronounced. The 5 conditions were divided in 5 blocks of 20 trials each. Instructions were given at the beginning of each block and participants were requested to self-initiate their movements and verbalizations (i.e. there was no “Go” instruction). The order of the blocks was randomized and counterbalanced between participants.

At the beginning of each trial, participants were asked to place their right hand at a starting position on a table in front of them, with their right thumb and index finger held in a pinch grip position. Within each of the five blocks, participants alternated left and right placing movements. After each trial, the experimenter placed the cylinder back at the starting position. Participants were asked to perform all movements at a constant rhythm throughout the experiment.

2.2. Experiment II

2.2.1. Participants

Sixteen healthy native French speakers (from 18 to 28 years old (mean age: 21.4), 9 females) took part in this experiment. All were right-handed (mean scores: 0.8 Edinburgh test (Oldfield, 1971)) and had normal or corrected-to-normal vision. In accordance with the principles of the Declaration of Helsinki, the study was approved by the Ethical Committee CPP Sud-Est II in Lyon. All participants gave their written informed consent. None of the volunteers for the second experiment had participated in the first experiment.

2.2.2 Procedure

The procedure of this second experiment was similar to that of the first experiment. Participants were asked to reach and grasp a small cylinder placed on a table in front of them and to lift and displace it to the left or to the right. While performing this action they verbalized pairs of words (see Figure 10.1).

The experiment included 4 conditions:

- (i) A **Non-Verbalization condition (NV)** (movement only)
- (ii) A **related-Action Verbal condition (rA)**
- “Attraper”/ “Poser” (Grasp / Put down)
- (iii) An **unrelated-Action Verbal condition (uA)**
- « Accroupir » / « Courir » (Squat/Run)
- (iv) An **unrelated Verbal condition (uV)**
- « Aliment » / « Piment » (Food/Pepper)

An unrelated-Action Verbal condition was included to determine if the modulation of action execution was specific to the semantic content of the pronounced action words (action-related content vs. action-unrelated content). The number of syllables of the to-be-produced words was controlled for each condition. The 4 conditions were divided in 4 blocks of 20 trials

each. Instructions were given at the beginning of each block. After a “ready” signal (i.e. a click), participants were requested to self-initiate their movements and verbalizations. The order of the blocks was randomized and counterbalanced between participants. The rest of the experiment was strictly identical to the first experiment.

2.3. Kinematic acquisition and analysis

An Optotrak 3020 (Northern Digital, Waterloo, Ontario) was used to record the spatial position of an active marker (infrared light-emitting diode), at a sampling rate of 250 Hz and with a spatial resolution of 0.1 mm. The marker, placed on the participant’s wrist, characterized the reaching component (Jeannerod and Biguer, 1982; Jeannerod, 1981).

Raw data was pre-processed using a second-order Butterworth dual pass filter (cut-off frequency, 10 Hz). Movements were then analyzed using Optodisp software (Optodisp - copyright INSERM-CNRS-UCBL, Thévenet et al., 2001). Kinematic parameters were assessed for each individual movement. We analyzed the amplitude of the wrist velocity peak (mm/s) as well as movement duration (milliseconds) for the two parts of the movement (i.e. grasping (Vel_1 and $Duration_1$) and lifting (Vel_2 and $Duration_2$)). For both movement parts, amplitude of the wrist acceleration (Acc_1 and Acc_2) and deceleration (Dec_1 and Dec_2) peaks were analyzed. Movement onset was determined as the first value of a sequence of at least eleven increasing points on the basis of the wrist velocity profile. For each part of the movement, wrist velocity peak was determined as the maximal value in the velocity profile (see Figure 10.2). Similarly, wrist acceleration and deceleration peaks were measured as the maximal and minimal values respectively in the acceleration profile. Kinematic parameters were determined for each individual trial and were then averaged for each participant and condition. Trials in which participants made errors were excluded from the analysis. For Experiment I only, a preliminary analysis was conducted to test significance between unrelated Verbal conditions (uV) using a repeated measures analysis of variance (ANOVAs) with 1 within-subject factor (3 levels). For both Experiments, analysis of variance (ANOVAs) with repeated measures including Condition as a within-subject factor (Experiment I: 3 levels; Experiment II: 4 levels) were used to assess significant differences between the conditions (Statistica 8, Statsoft Inc). Post-hoc tests (Newman–Keuls) were performed to distinguish the effects of each condition on the kinematic parameters. A significance level of $p < 0.05$ was chosen. One participant was excluded from the analysis (Experiment I) due to significantly outlying kinematic values.

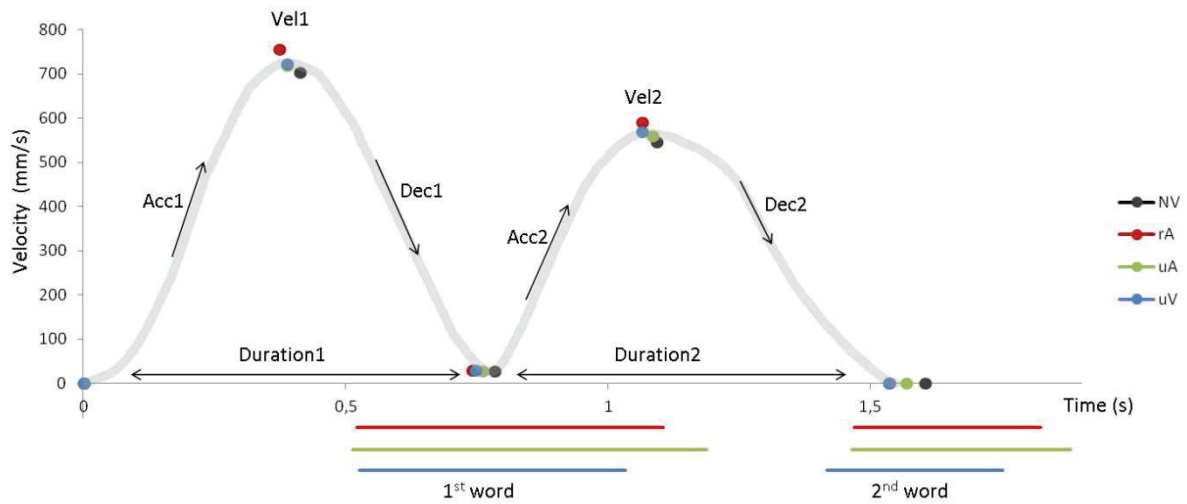


Figure 10.2: Kinematic profile of the movement. *The gray curve represents a theoretical velocity curve of the movement. Acceleration peaks, Velocity peaks, Deceleration peaks and movement durations were measured. The reported dots correspond to the data obtained in Experiment II for each condition. Word durations are depicted as lines and onsets of word-production are locked to the movement (Red, green and blue lines represent rA, uA and uV conditions respectively).*

2.4. Word-production acquisition and analysis

In Experiment II, word onsets and offsets were recorded with a microphone headset. Regarding the analysis, each word onset was synchronized on each movement onset. Word durations were calculated for individual trials and were then averaged by condition and across subjects. Statistical analyses were similar to statistics for kinematics.

3. Results

3.1. Experiment I

3.1.1. 1st part of the movement: “Reach-to-Grasp the object”

A preliminary analysis revealed no significant difference between the three unrelated Verbal conditions (uV) “Butterfly/Pigeon”, “One/Two”, “119/120” for any kinematic parameters. The ANOVA with the factor Condition did not reveal any significant differences for the velocity peak amplitude (Vel_1 : $F(2,38)=0.12$; ns), the acceleration peak amplitude (Acc_1 : $F(2,38)=0.55$; ns), the deceleration peak amplitude (Dec_1 : $F(2,38)=0.14$; ns), or the movement duration ($Duration_1$: $F(2,38)=0.19$; ns) (see Table 10.1). The data for these conditions were thus collapsed and compared to the Non-Verbalization condition and the related-Action Verbal condition.

The one-factor repeated-measures ANOVA (NV/rA/uV) showed a significant effect of Condition on the amplitude of the wrist velocity peak ($F(2,38)=6.21$; $p<0.005$), on movement duration ($F(2,38)=3.927$; $p<0.03$) and on the amplitude of the wrist acceleration peak ($F(2,38)=6.80$; $p<0.03$). In the related-Action Verbal condition (rA), mean amplitudes of the wrist velocity peak and of the wrist acceleration peak were higher (Vel_1 : $p<0.004$; Acc_1 : $p<0.003$)

compared to movements performed without verbalization (NV) and to movements in the unrelated Verbal condition (uV) (Vel_1 : $p < 0.02$; Acc_1 : $p < 0.01$). Mean movement duration was reduced in the related-Action Verbal condition (rA) ($Duration_1$: $p < 0.04$) compared to movements performed without verbalization (NV) and to movements in the unrelated Verbal condition (uV) ($Duration_1$: $p < 0.03$). All results are displayed in Table 1 and Figure 10.3. No other significant difference was observed.

Similarly, there was a significant effect of Condition on the amplitude of the wrist deceleration peak ($F(2,38) = 9.61$; $p < 0.0004$). In the related-Action Verbal condition (rA) and in the unrelated Verbal condition (uV), mean amplitude of the wrist deceleration peak was stronger (Dec_1 : $p < 0.0004$; Dec_2 : $p < 0.02$ respectively) compared to movements performed without verbalization (NV). Results are displayed in Figure 3d. No other significant difference was observed.

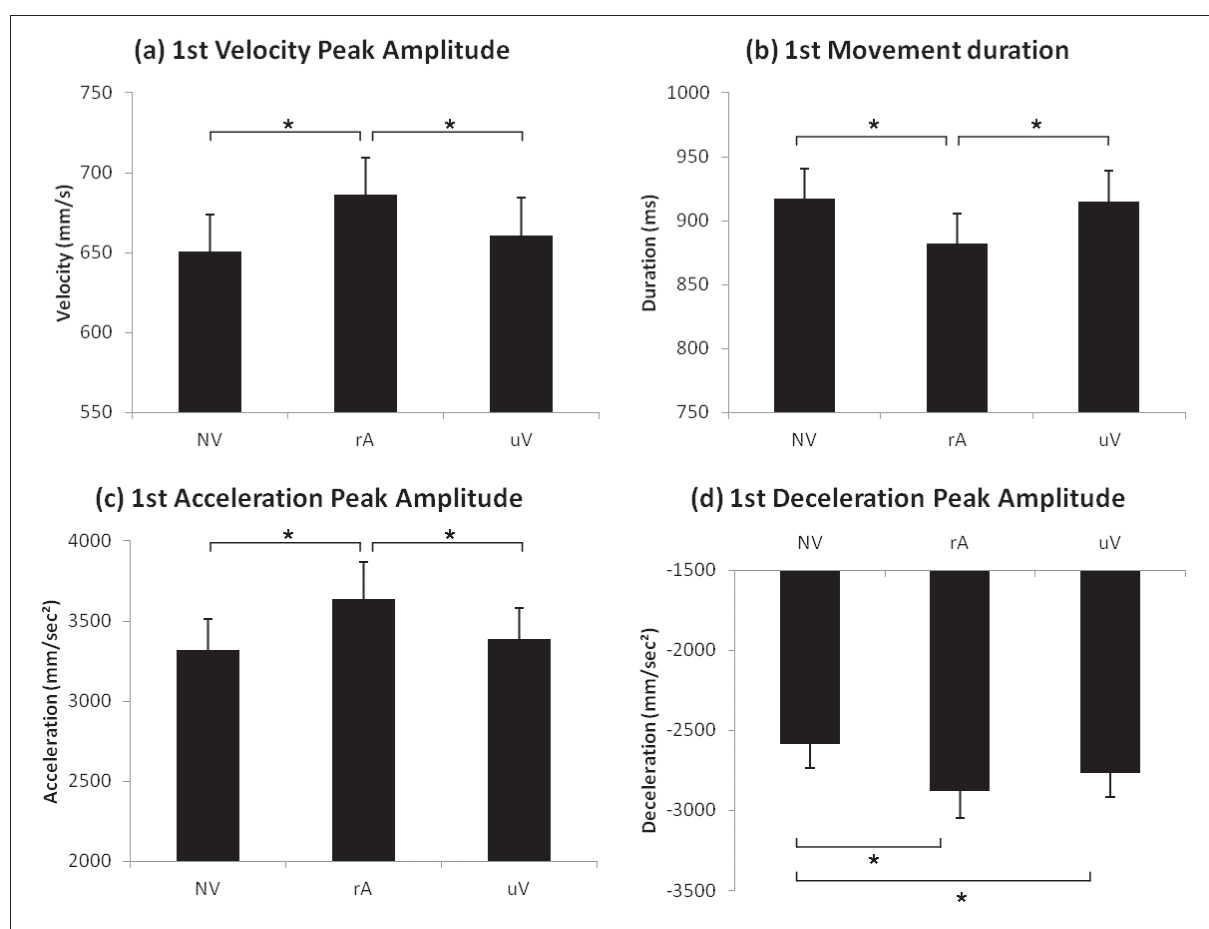


Figure 10.3: Experiment I: Kinematic parameters of the “Reach-to Grasp” movement. Mean values of (a) wrist velocity peak amplitude (b) movement duration (c) wrist acceleration peak amplitude and (d) wrist deceleration peak amplitude. Error bars represent standard error of the mean (SEM). * $p < 0.05$

Hence, when participants verbalized action words, the amplitudes of the wrist acceleration peak and of the velocity peak were increased by more than 5% while movement duration was reduced by nearly 4%. Amplitude of the deceleration peak was modulated in both related-Action and unrelated Verbal conditions. These results clearly indicate a facilitation effect of action word production on movement execution.

3.1.2. 2nd part of the movement: “Lift-to-Displace the object”

Similarly to the first part of the movement, the preliminary analysis revealed no significant difference between the three unrelated Verbal conditions (uV) “Butterfly/Pigeon”, “One/Two”, “119/120” for any kinematic parameters. The ANOVA with the factor Condition was not significant for the velocity peak amplitude (Vel_2 : $F(2,38)=0.35$; ns), the acceleration peak amplitude (Acc_2 : $F(2,38)=0.24$; ns), the deceleration peak amplitude (Dec_2 : $F(2,38)=0.92$; ns) and movement duration ($Duration_2$: $F(2,38)=0.98$; ns) (see Table 10.1). The data for these conditions were thus collapsed and compared to the Non-Verbalization condition and the related-Action Verbal condition.

Figure 10.4 plots the corresponding results for the second part of the movement. The one-factor repeated-measures ANOVA (NV/rA/uV) showed a significant main effect of Condition on the wrist velocity peak amplitude ($F(2,38)=6.71$; $p<0.003$). Post-hoc tests further revealed a significant difference between the related-Action Verbal condition (rA) and the two other conditions (NV: $p<0.002$ and uV: $p<0.04$), which did not significantly differ from each other.

Similarly, there was a significant effect of Condition on the amplitude of the wrist deceleration peak ($F(2,38)=6.62$; $p<0.003$). In the related-Action Verbal condition (rA), mean amplitude of the wrist deceleration peak was accentuated compared to movements performed without verbalization (NV) (Dec_1 : $p<0.004$) as well as to movements in the unrelated Verbal condition (uV) (Dec_1 : $p<0.01$). No other significant difference was observed.

In contrast, there was no significant effect of the factor Condition on the duration of the lifting movement ($Duration_2$) ($F(2,38)=6.71$; ns) and on the wrist acceleration peak ($F(2,38)=1.69$; ns).

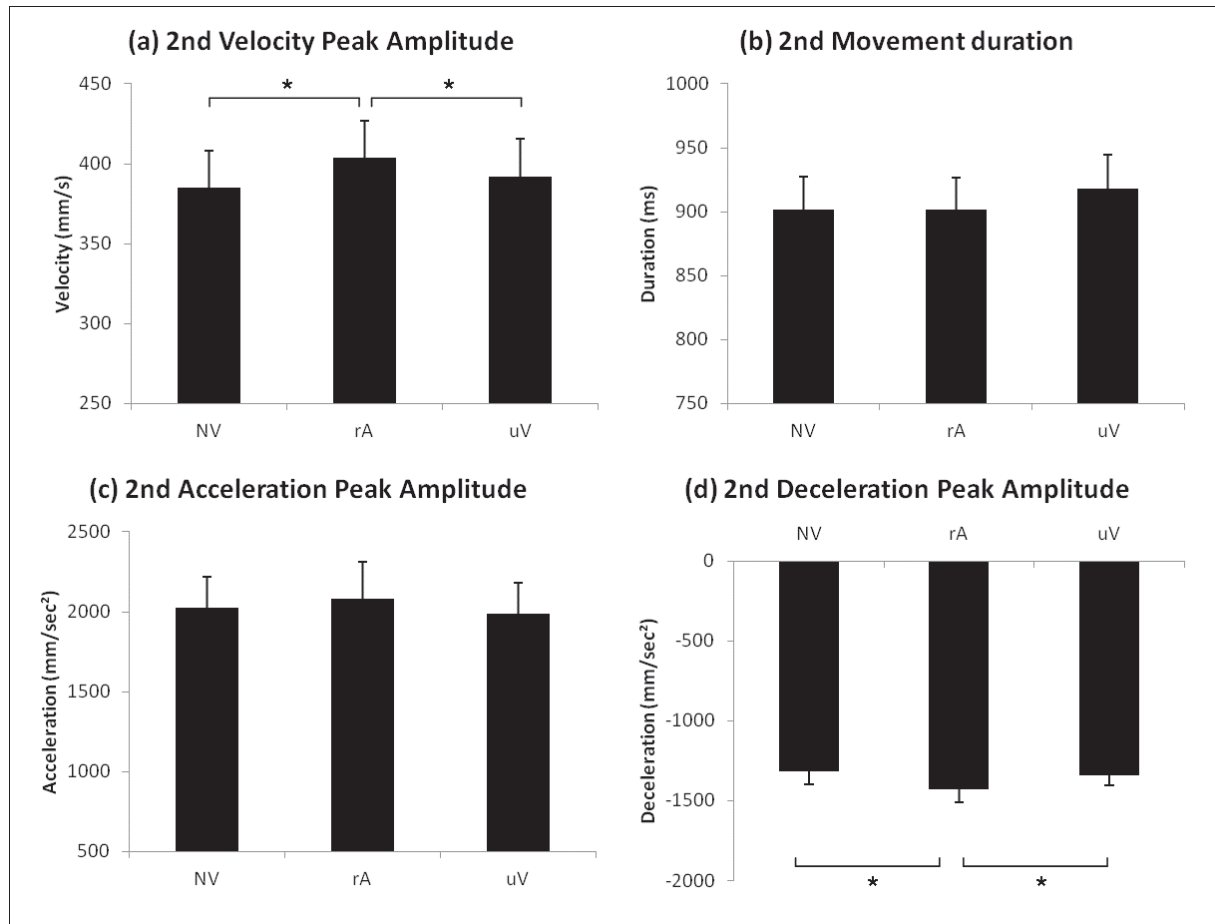


Figure 10.4: Experiment I: Kinematic parameters of the “Lift-to-Displace” movement. Mean values of (a) wrist velocity peak amplitude and (b) movement duration (c) wrist acceleration peak amplitude and (d) wrist deceleration peak amplitude. Error bars represent standard error of the mean (SEM). * $p < 0.05$

When participants verbalized action words, the amplitudes of the velocity peak and of the deceleration peak were increased by more than 5%. In contrast with the first part of the movement, no effects on movement duration and acceleration peak were observed. Hence, even for the second part of the movement, these results suggest a facilitation effect of action word production on movement execution.

Table 10.1: Experiment 1: Averaged values for all analysed parameters for each condition.

Conditions	1st part of the movement				2nd part of the movement			
	Vel1 (mm/s)	Duration1 (ms)	Acc1 (mm/s ²)	Dec1 (mm/s ²)	Vel2 (mm/s)	Duration2 (ms)	Acc2 (mm/s ²)	Dec2 (mm/s ²)
No verbalization (NV)	651 ± 21	917 ± 23	3319 ± 192	-2588 ± 145	385 ± 17	902 ± 25	2024 ± 108	-1320 ± 79
related Action Verbal (rA)	686 ± 21	882 ± 23	3639 ± 232	-2877 ± 171	404 ± 22	902 ± 25	2080 ± 111	-1433 ± 77
unrelated Verbal (uV)	661 ± 20	915 ± 24	3388 ± 191	-2765 ± 149	392 ± 20	917 ± 27	1989 ± 106	-1341 ± 66
“Butterfly/Pigeon”	662 ± 20	910 ± 23	3346 ± 201	-2761 ± 152	393 ± 18	917 ± 24	1965 ± 96	-1342 ± 57
“One/Two”	660 ± 21	917 ± 26	3379 ± 181	-2787 ± 151	394 ± 19	907 ± 28	2009 ± 109	-1365 ± 79
“119/120”	658 ± 21	919 ± 27	3440 ± 213	-2749 ± 161	389 ± 20	928 ± 33	1992 ± 131	-1315 ± 71

Mean values ± standard error of the mean (SEM).

3.2. Experiment II

3.2.1. 1st part of the movement: “Reach-to-Grasp the object”

In this follow-up experiment, word-production onsets and offsets were recorded. The length of the first word was 584 ± 22 ms for the related-Action Verbal condition (rA), 676 ± 28 ms for the unrelated-Action Verbal condition (uA) and 507 ± 17 ms for the unrelated Verbal condition (uV). The ANOVA revealed a significant effect of Condition on word-duration ($F(2,30)=61.2$; $p<0.0001$). Despite strong differences in word durations, the onsets of word production locked to movement onset did not differ significantly between conditions (ANOVA: $F(2,30)=0.16$; ns). On average, the first word was produced 518 ± 36 ms after movement onset for the rA condition, 512 ± 43 ms after movement onset for the uA condition and 525 ± 46 ms after movement onset for the uV condition (see Figure 10.2).

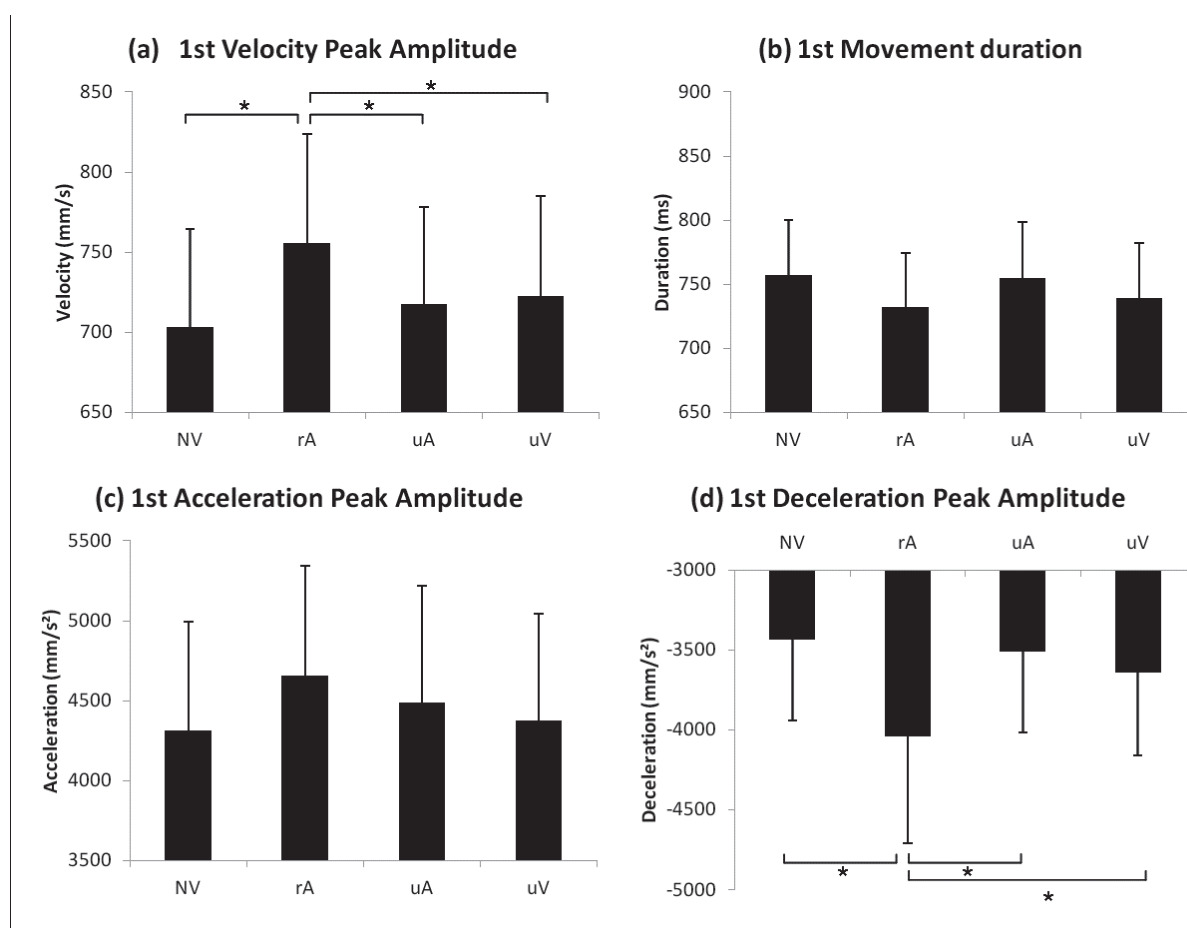


Figure 10.5: Experiment II: Kinematic parameters of “Reach-to Grasp” movement. Mean values of (a) wrist velocity peak amplitude (b) movement duration (c) wrist acceleration peak amplitude and (d) wrist deceleration peak amplitude. Error bars represent standard error or the mean (SEM). * $p < 0.05$

As to the kinematic measures, the one-factor repeated-measures ANOVA (NV/rA/uA/uV) showed a significant main effect of Condition on the amplitude of the wrist

velocity peak ($F(3,45)=4.29$; $p<0.01$). In the related-Action Verbal condition (rA), mean amplitude of the wrist velocity peak was higher than that of movements performed without verbalization (NV) (Vel_1 : $p<0.006$), movements performed in the unrelated-Action Verbal condition (uA) (Vel_1 : $p<0.04$), and those performed in the unrelated Verbal condition (uV) (Vel_1 : $p<0.03$). All results are displayed in Table 10.2 and Figure 10.5. No other significant difference was observed.

For the amplitude of the wrist deceleration peak, we found a significant main effect of Condition ($F(3,45)=5.02$; $p<0.004$). Mean amplitude of the deceleration peak was stronger in the related-Action Verbal condition (rA) than in the other conditions. Post-hoc analysis revealed that kinematic parameters in the rA condition were significantly different from those in the NV (Dec_1 : $p=0.005$), the uA (Dec_1 : $p<0.03$) and the uV conditions (Dec_1 : $p<0.01$). No other significant difference was observed.

For the amplitude of the wrist acceleration peak, though the pattern of results was similar to Experiment I (see Figure 10.5c), the effect of Condition (NV/rA/uA/uV) did not reach significance ($F(3,45)=2.48$; ns). Finally, there was no significant effect of Condition on movement duration ($F(3,45)=1.05$; ns).

Similarly to what was observed in our first experiment, when participants verbalized action words, the amplitudes of the wrist velocity peak and deceleration peak were increased by more than 5%.

3.2.2. 2nd part of the movement: “Lift-to-Displace the object”

For the second part of the movement, the length of the word to be pronounced was 357 ± 20 ms for the related-Action Verbal condition (rA), 414 ± 24 ms for the unrelated-Action Verbal condition (uA) and 335 ± 18 ms for the unrelated Verbal condition (uV). The ANOVA revealed a significant effect of Condition on word-duration ($F(2,30)=16.6$; $p<0.0001$).

The same observation as for the first part of the movement was made for the second: Despite differences in word durations, the onsets of word production locked to the onset of the second part of the movement did not differ significantly between conditions (ANOVA: $F(2,30)=2.95$; ns). On average, the second word was produced 726 ± 42 ms after movement onset for the rA condition, 703 ± 38 ms after movement onset for the uA condition and 668 ± 43 ms after movement onset for the uV condition (see Figure 10.2).

With regard to kinematic measures, mean amplitude of the velocity peak (Vel_2) was stronger in the related-Action Verbal condition (rA) than in other conditions. Figure 6 plots the corresponding results. The one-factor repeated-measures ANOVA (NV/rA/uA/uV) showed a significant main effect of Condition ($F(3,45)=5.66$; $p<0.002$). Post-hoc tests further revealed a significant difference between the rA condition and the three other conditions (NV: $p<0.001$; uA: $p<0.02$; uV: $p<0.03$), which did not significantly differ from each other (see Table 10.2).

We did not find any significant effect of Condition on the duration of the lifting movement ($Duration_2$) ($F(3,45)=0.97$; ns) or on the amplitude of the wrist acceleration peak (Acc_2) ($F(3,45)=1.67$; ns).

Concerning wrist deceleration peak amplitude, we found a significant main effect of Condition ($F(3,45)=5.56$; $p<0.003$) on this parameter. Post-hoc analysis revealed that acceleration peaks in the related-Action Verbal condition (rA) were significantly different from those in the Non-Verbalization condition (Dec₁: $p<0.03$). Post-hoc analysis also revealed a significant difference between unrelated Verbal condition and NV condition (Dec₁: $p<0.01$). No other significant difference was observed.

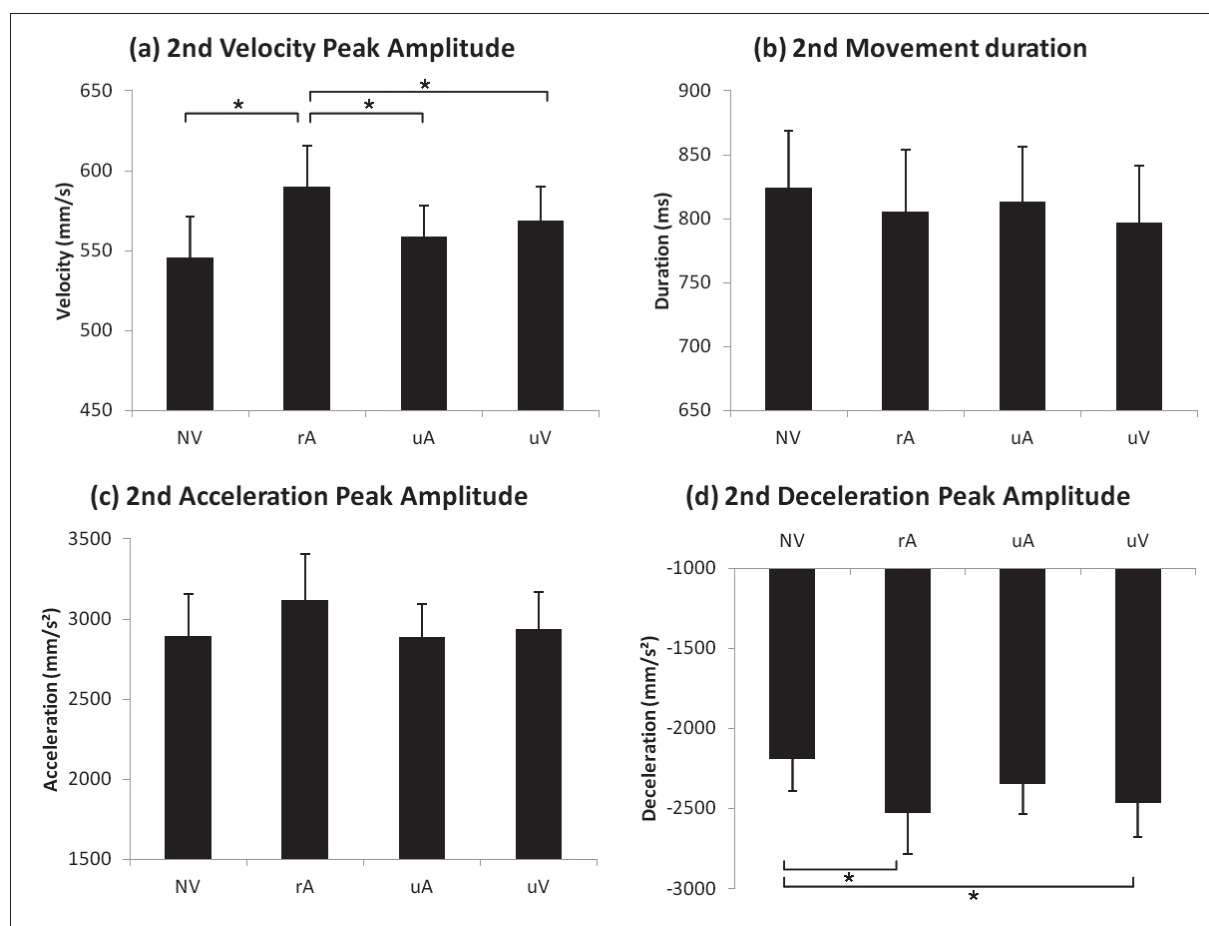


Figure 10.6: Experiment II: Kinematic parameters of the “Lift-to-Displace” movement. Mean values of (a) wrist velocity peak amplitude and (b) movement duration (c) wrist acceleration peak amplitude and (d) wrist deceleration peak amplitude. Error bars represent standard error of the mean (SEM). * $p < 0.05$

Again, for the second part of the movement, the amplitude of the velocity peak was significantly higher when participants verbalized action-related words compared to the three other conditions. Note that for the amplitude of the deceleration peak, differences were observed between Non-Verbalization (NV) and related-Action Verbal (rA) conditions as well as between Non-Verbalization and unrelated Verbal (uV) conditions. Similarly to what was observed in the first experiment, we did not find any effect of word production on acceleration peak amplitude and movement duration.

Table 10.2. Experiment II: Averaged values for all analysed parameters for each condition.

Conditions	1st part of the movement				2nd part of the movement			
	Vel1 (mm/s)	Duration1 (ms)	Acc1 (mm/s ²)	Dec1 (mm/s ²)	Vel2 (mm/s)	Duration2 (ms)	Acc2 (mm/s ²)	Dec2 (mm/s ²)
No verbalization (NV)	703 ± 61	757 ± 43	4316 ± 681	-3437 ± 503	546 ± 25	824 ± 44	2897 ± 263	-2194 ± 200
related Action Verbal (rA)	756 ± 68	732 ± 42	4657 ± 689	-4044 ± 667	592 ± 25	805 ± 48	3118 ± 286	-2527 ± 260
unrelated Action Verbal (uA)	718 ± 60	755 ± 44	4485 ± 734	-3512 ± 505	558 ± 19	813 ± 4	2887 ± 209	-2348 ± 187
unrelated Verbal (uV)	722 ± 63	739 ± 43	4379 ± 663	-3643 ± 515	566 ± 21	797 ± 44	2441 ± 226	-2466 ± 214

Mean values ± standard error of the mean (SEM).

4. Discussion

The present study aimed at determining whether verbalizing during a grasp-to-displace movement would affect motor behaviour and, if so, whether this effect would depend on the semantic content of the pronounced word (Experiment I). Furthermore, we sought to test the stability of such effects in a different group of participants and to determine at which stage of the motor act language intervenes (Experiment II).

We show that amplitudes of the wrist acceleration peak (Experiment I), of the velocity and deceleration peaks (both experiments), and movement duration (Experiment I) were affected by verbalization of action-related words but not of other types of words. Despite slight changes that could be attributed to the modified procedure in Experiment II, the present effects are relatively stable considering that we observed the same results in two different groups of participants. In the following sections we discuss our results in more detail.

4.1. *An in-depth interpretation of the kinematic effects*

In both experiments, amplitudes of the wrist velocity peaks of the reach-to-grasp and lift-to-displace movements were increased when verbalizing action-related words compared to unrelated verbalization and the control condition (i.e. no verbalization).

In Experiment I, first wrist acceleration peak amplitude was enhanced in the related-Action Verbal condition only while first wrist deceleration peak amplitude was sensitive to any type of verbalization. The latter nonspecific effect was not observed in Experiment II, though deceleration peak of the second part of the movement showed less sensitivity than in Experiment I (enhancement for both rA and uV conditions but not for NV and uA conditions). Interestingly enough, in Experiment I, acceleration and deceleration were accentuated and movement duration reduced in the related-Action Verbal condition. However, we did not replicate this observation in Experiment II. A compensatory balance between acceleration and deceleration might explain the absence of effect on movement duration in Experiment II.

Rather than being two entirely independent movements, reach-to-grasp and lift-to-displace are subparts of a single unique action. In line with the idea of an action-chain mechanism involved in the selection of impending motor acts [34], both parts of the action are likely to be planned and programmed jointly. Cattaneo and colleagues (2007) for instance, asked children either to reach and grasp a piece of food and then bring it to the mouth or to reach and grasp a piece of paper and place it in a container placed on their shoulder. By recording activity of the mouth-opening mylohyoid (MH) muscle, they revealed that participants showed an activation of their MH muscle already for the initial act of reaching (for food but not for paper). As concluded by the authors, muscles that mediate the action's final goal increase their activity as soon as the action starts (Cattaneo et al., 2007) (see also (Fabbri-Destro et al., 2009) for similar observations for movements that differed in difficulty; or (Fogassi et al., 2005) for studies with monkeys). In

line with this idea, it has been demonstrated that neurons in monkeys' F5 premotor area code for one particular type of movement (i.e. whole hand grasp vs. precision grip) (Gentilucci et al., 1988; Rizzolatti et al., 1988). Such a motor repertoire would hold precise high-level description of the action (Rizzolatti and Arbib, 1998; Weiss et al., 2000). Hence, this assumption accounts for a semantic specificity of the organization of the motor system.

Altogether, these findings suggest that reach-to-grasp and lift-to-displace movements but also verbalization of the pair of words might all be prepared within the same period. Note that because of its attention-grabbing nature, it could have been expected that any verbalization during movement execution would enhance motor performance. Yet, our results show that unrelated action verbalization had no impact on the motor task. The effects reported in our experiments are thus likely to result from the functional interaction between semantic retrieval of the words and the planning and programming of the action.

4.2. General speech-associated effects on corticospinal excitability

Effects on specific kinematic parameters such as acceleration or velocity peaks reflect modulations of muscular contraction and thus corticospinal excitability. While in the present study the semantic impact of spoken words on motor behaviour was examined, previous studies more generally investigated speech-associated effects on motor system excitability (Meister et al., 2003; Seyal et al., 1999; Tokimura et al., 1996). Tokimura and colleagues (1996), for instance, showed increased amplitude of electromyographic responses (EMG), recorded over right hand muscles, during reading aloud. Similarly, Meister and collaborators (2003) asked participants to read aloud concrete words while hand and leg motor areas were stimulated. By applying TMS at various temporal intervals, the authors revealed an increase of motor evoked potentials (MEPs) amplitudes on right hand muscles for left motor cortex stimulation during reading. The authors did not report any effect on leg muscles (but see (Liuzzi et al., 2008) for contrasting results). Altogether, these results show that linguistic production can impact corticospinal excitability. Note though that in our experiment, we did not find any effect of unrelated verbalization.

Coherent with these studies, Terao et al. (2001) reported alternative hemispheric lateralization during cortical motor preparation of speech. By using TMS to temporarily suppress cortical functions, the authors aimed to look at the time course of activations in the sensorimotor cortices, supplementary motor area and cerebellum while participants prepared to produce a vocalization. They showed that cortical preparation for vocalization starts as early as 200 ms before voice onset, and also a mild left hemispheric predominance in the early phase (Terao et al., 2001).

Overall, hemispheric lateralization of speech-associated effects (Seyal et al., 1999; Terao et al., 2001; Tokimura et al., 1996) and early timing of articulatory processes ((Terao et al., 2001); see (Indefrey and Levelt, 2000) for a review) are in agreement with the idea that our results cannot be attributed to exclusively motor effects due to the spatial proximity of the motor representation of the hand and the mouth (Gentilucci et al., 1988; Rizzolatti et al., 1988) or to articulatory schemes.

4.3. *A well-documented cross-talk between motor action and language processes*

The present findings are consistent with several previous studies showing that action words influence the execution of movements. Gentilucci and colleagues (Barbieri et al., 2009; Bernardis and Gentilucci, 2006; Chieffi et al., 2009) investigated this issue from a “communicative” point of view. Instead of using object-directed actions, they asked participants to produce communicative movements and congruent related words, such as waving the hand to say “hello”. Bernardis & Gentilucci (2006) and Barbieri et al. (2009) found that gesture reinforced words, as reflected by enhancement of the voice spectra while, at the same time, they reported a reduction of arm peak velocity indicating an inhibition of gesture by word production. Relatedly, Chieffi et al. (2009) instructed subjects to perform deictic movements (i.e. participants pointed “towards” them or “far” from them) while reading aloud a word congruent with the movement (e.g. a word that means “here” or “there” respectively). They also found reciprocal effects between gesture and language. Similarly to the previously reported experiments, an enhancement of voice spectra by gesture was observed. However, the effects of word production on movement parameters were opposite to those measured by Bernardis & Gentilucci (2006): when the pronounced word matched the movement, the latter was faster than when the word was incongruent. In order to explain the disparities between the previously mentioned results, we can hypothesize that effects of verbalization on movement depend on the goal of the task. In Bernardis & Gentilucci’s study (2006), velocity peak was reduced because the movement was performed to “assist” language (such as waving the hand to say “hello”). By contrast, in our study (and to a certain extent in the study by Chieffi et al. (2009)), language assisted the motor action. In their recent study, Kritikos and colleagues (2011) suggested that hand and finger positions should systematically change with the “spatial” meaning of a pronounced word. Participants had to reach the top or the bottom of a bar in response to the location of a word (synonyms of “up” and “down” such as “climbing” and “falling”). They found that word meaning modulated the trajectory of the movement. More than a simple effect of speech, the authors assumed that semantic coding (during articulation) influences the action.

4.4. *At which stage does language intervene in the motor act?*

It is well-known that various components of the motor program underlying a movement are computed prior to movement onset (Colebatch, 2007; Davidson and Wolpert, 2004; Riehle, 2005). Interference between motor behaviour and (action) language processing may thus operate at any stage of the motor process. Boulenger et al. (2006) and Nazir et al. (Nazir et al., 2008) showed that perceived action words could transiently perturb the execution of an ongoing movement. The same team later provided evidence that the preparatory processes of a movement can also be influenced by language processing (Boulenger et al., 2008). According to Dalla Volta et al. (Dalla Volta et al., 2009), modifications in velocity peaks (i.e. the main kinematic parameter resulting from the planning of the action) are indicative of an adjustment of the entire motor program. Coherent with this idea, several studies indicated that motor-related activity during language processing should result from anticipatory mechanisms (Candidi et al., 2010;

Urgesi et al., 2010). Facilitation/interference effects are differentially predicted according to the temporal relationship between action execution and language processing. Indeed, facilitation effects were observed when words were processed prior to movement onset, while interference effects occurred during simultaneous processing (Boulenger et al., 2006; Buccino et al., 2005; Dalla Volta et al., 2009). In a recent study, Chersi et al. (2010), using a computational method, predicted such temporal-dependent facilitation and interference effects. In the present study, though the timing of semantic retrieval is difficult to assess (especially for self-paced spoken words), we assume that the passage from lexico-semantic processes to articulatory schemes is operated within 600 ms (see (Terao et al., 2001) for preparation of vocalization; (Indefrey and Levelt, 2000) for a review on the neural correlates of language production). Given that the words were pronounced about 520 ms after the onset of the reach-to-grasp movement and 700 ms after the onset of the lift-to-displace movement, it is likely that retrieval of semantic representation of the action verbs tapped into the programming of the action.

5. Conclusion

Previous cognitive literature has paid surprisingly little attention to language production processes and their potential impact on motor behaviour. In our experiments, we show that spoken action-related words can support the motor act through the (positive) modulation of specific kinematic parameters. Although reach-to-grasp an object is largely an automatic and unconscious process (Castiello et al., 1991; Pisella et al., 2000), its kinematics is sensitive to the semantic retrieval of action words. Since corticospinal excitability can be modulated by the preparation of action word production, verbalizing congruent action words should refine movement initiation and smoothness in patients who show selective motor deficits.

6. Acknowledgments

This research was supported by the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), a PhD fellowship from the Université Claude Bernard Lyon1, and a PhD fellowship from the DGA (Direction Générale de l'Armement). We are grateful to two anonymous reviewers for their fruitful comments on earlier versions of this article.

7. References

- Aravena, P., Hurtado, E., Riveros, R., Cardona, J.F., Manes, F., Ibáñez, A., 2010. Applauding with closed hands: neural signature of action-sentence compatibility effects. *PLoS ONE* 5, e11751.
- Aziz-Zadeh, L., Damasio, A., 2008. Embodied semantics for actions: findings from functional brain imaging. *J. Physiol. Paris* 102, 35–39.
- Aziz-Zadeh, L., Wilson, S.M., Rizzolatti, G., Iacoboni, M., 2006. Congruent embodied representations for visually presented actions and linguistic phrases describing actions. *Curr. Biol* 16, 1818–1823.
- Barbieri, F., Buonocore, A., Volta, R.D., Gentilucci, M., 2009. How symbolic gestures and words interact with each other. *Brain and Language* 110, 1–11.
- Bergen, B., Chang, N., 2005. Embodied construction grammar in simulation-based language understanding. *Construction grammars: Cognitive grounding and theoretical extensions* 147–190.
- Bernardis, P., Gentilucci, M., 2006. Speech and gesture share the same communication system. *Neuropsychologia* 44, 178–190.
- Boulenger, V., Hauk, O., Pulvermüller, F., 2009. Grasping ideas with the motor system: semantic somatotopy in idiom comprehension. *Cereb. Cortex* 19, 1905–1914.
- Boulenger, V., Roy, A.C., Paulignan, Y., Deprez, V., Jeannerod, M., Nazir, T.A., 2006. Cross-talk between language processes and overt motor behavior in the first 200 msec of processing. *J Cogn Neurosci* 18, 1607–1615.
- Boulenger, V., Silber, B.Y., Roy, A.C., Paulignan, Y., Jeannerod, M., Nazir, T.A., 2008. Subliminal display of action words interferes with motor planning: a combined EEG and kinematic study. *J. Physiol. Paris* 102, 130–136.
- 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. *Brain Res Cogn Brain Res* 24, 355–363.
- Candidi, M., Leone-Fernandez, B., Barber, H.A., Carreiras, M., Aglioti, S.M., 2010. Hands on the future: facilitation of cortico-spinal hand-representation when reading the future tense of hand-related action verbs. *Eur. J. Neurosci.* 32, 677–683.
- Castiello, U., Paulignan, Y., Jeannerod, M., 1991. Temporal dissociation of motor responses and subjective awareness. A study in normal subjects. *Brain* 114 (6), 2639–2655.
- Cattaneo, L., Fabbri-Destro, M., Boria, S., Pieraccini, C., Monti, A., Cossu, G., Rizzolatti, G., 2007. Impairment of actions chains in autism and its possible role in intention understanding. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 17825–17830.

- Chersi, F., Thill, S., Ziemke, T., Borghi, A.M., 2010. Sentence processing: linking language to motor chains. *Front Neurobot* 4.
- Chieffi, S., Secchi, C., Gentilucci, M., 2009. Deictic word and gesture production: Their interaction. *Behav. Brain Res* 203, 200–206.
- Colebatch, J.G., 2007. Bereitschaftspotential and movement-related potentials: origin, significance, and application in disorders of human movement. *Mov. Disord* 22, 601–610.
- Dalla Volta, R., Gianelli, C., Campione, G.C., Gentilucci, M., 2009. Action word understanding and overt motor behavior. *Exp Brain Res* 196, 403–412.
- Davidson, P.R., Wolpert, D.M., 2004. Internal models underlying grasp can be additively combined. *Exp Brain Res* 155, 334–340.
- Desai, R.H., Binder, J.R., Conant, L.L., Seidenberg, M.S., 2010. Activation of sensory-motor areas in sentence comprehension. *Cereb. Cortex* 20, 468–478.
- Fabbri-Destro, M., Cattaneo, L., Boria, S., Rizzolatti, G., 2009. Planning actions in autism. *Exp Brain Res* 192, 521–525.
- Fischer, M.H., Zwaan, R.A., 2008. Embodied language: a review of the role of the motor system in language comprehension. *Q J Exp Psychol (Colchester)* 61, 825–850.
- Fogassi, L., Ferrari, P.F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., Rizzolatti, G., 2005. Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science* 308, 662–667.
- Frak, V., Nazir, T., Goyette, M., Cohen, H., Jeannerod, M., 2010. Grip force is part of the semantic representation of manual action verbs. *PLoS ONE* 5, e9728.
- Gentilucci, M., Benuzzi, F., Bertolani, L., Daprati, E., Gangitano, M., 2000. Language and motor control. *Exp Brain Res* 133, 468–490.
- Gentilucci, M., Dalla Volta, R., 2008. Spoken language and arm gestures are controlled by the same motor control system. *Q J Exp Psychol (Colchester)* 61, 944–957.
- Gentilucci, M., Fogassi, L., Luppino, G., Matelli, M., Camarda, R., Rizzolatti, G., 1988. Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. I. Somatotopy and the control of proximal movements. *Exp Brain Res* 71, 475–490.
- Gentilucci, M., Gangitano, M., 1998. Influence of automatic word reading on motor control. *Eur. J. Neurosci.* 10, 752–756.
- Gentilucci, M., Stefanini, S., Roy, A.C., Santunione, P., 2004. Action observation and speech production: study on children and adults. *Neuropsychologia* 42, 1554–1567.
- Glenberg, A.M., Kaschak, M.P., 2002. Grounding language in action. *Psychon Bull Rev* 9, 558–565.

- Glenberg, A.M., Sato, M., Cattaneo, L., 2008. Use-induced motor plasticity affects the processing of abstract and concrete language. *Curr. Biol* 18, 290–291.
- Glover, S., Rosenbaum, D.A., Graham, J., Dixon, P., 2004. Grasping the meaning of words. *Exp Brain Res* 154, 103–108.
- Goldin-Meadow, 1999. The role of gesture in communication and thinking. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 3, 419–429.
- Goldin-Meadow, S., Wagner, S.M., 2005. How our hands help us learn. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 9, 234–241.
- Hauk, O., Johnsrude, I., Pulvermüller, F., 2004. Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron* 41, 301–307.
- Indefrey, P., Levelt, P., 2000. The neural correlates of language production, in: M. Gazzaniga (ed.), *The New Cognitive Neurosciences*. Cambridge, MA: MIT Press., pp. 845–865.
- Jeannerod, M., 1981. Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. *Attention and performance IX* 9, 153–168.
- Jeannerod, M., Biguer, B., 1982. Visuomotor mechanisms in reaching within extrapersonal space. *Analysis of visual behavior* 387–409.
- Kritikos, A., Dozo, N., Painter, D., Bayliss, A.P., 2011. Mountain high, valley low: Direction-specific effects of articulation on reaching. *Q J Exp Psychol (Hove)*.
- Liuzzi, G., Ellger, T., Flöel, A., Breitenstein, C., Jansen, A., Knecht, S., 2008. Walking the talk--speech activates the leg motor cortex. *Neuropsychologia* 46, 2824–2830.
- Meister, I.G., Boroojerdi, B., Foltys, H., Sparing, R., Huber, W., Töpper, R., 2003. Motor cortex hand area and speech: implications for the development of language. *Neuropsychologia* 41, 401–406.
- Meteyard, L., Cuadrado, S.R., Bahrami, B., Vigliocco, G., 2010. Coming of age: A review of embodiment and the neuroscience of semantics. *Cortex*.
- Nazir, T.A., Boulenger, V., Roy, A., Silber, B., Jeannerod, M., Paulignan, Y., 2008. Language-induced motor perturbations during the execution of a reaching movement. *Q J Exp Psychol (Colchester)* 61, 933–943.
- 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. *J Cogn Neurosci* 16, 374–381.

- Pisella, L., Gréa, H., Tilikete, C., Vighetto, A., Desmurget, M., Rode, G., Boisson, D., Rossetti, Y., 2000. An “automatic pilot” for the hand in human posterior parietal cortex: toward reinterpreting optic ataxia. *Nat. Neurosci* 3, 729–736.
- Pulvermüller, F., 2005. Brain mechanisms linking language and action. *Nat. Rev. Neurosci* 6, 576–582.
- Pulvermüller, F., Fadiga, L., 2010. Active perception: sensorimotor circuits as a cortical basis for language. *Nat. Rev. Neurosci* 11, 351–360.
- Raposo, A., Moss, H.E., Stamatakis, E.A., Tyler, L.K., 2009. Modulation of motor and premotor cortices by actions, action words and action sentences. *Neuropsychologia* 47, 388–396.
- Riehle, A., 2005. Preparation for Action: One of the Key Functions of the Motor Cortex, in: *Motor Cortex in Voluntary Movements: a Distributed System for Distributed Functions*. A. Riehle, E. Vaadia (eds.), CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 213–240.
- Rizzolatti, G., Arbib, M.A., 1998. Language within our grasp. *Trends Neurosci* 21, 188–194.
- Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G., Matelli, M., 1988. Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements. *Exp Brain Res* 71, 491–507.
- Seyal, M., Mull, B., Bhullar, N., Ahmad, T., Gage, B., 1999. Anticipation and execution of a simple reading task enhance corticospinal excitability. *Clin Neurophysiol* 110, 424–429.
- Terao, Y., Ugawa, Y., Enomoto, H., Furubayashi, T., Shiio, Y., Machii, K., Hanajima, R., Nishikawa, M., Iwata, N.K., Saito, Y., Kanazawa, I., 2001. Hemispheric lateralization in the cortical motor preparation for human vocalization. *J. Neurosci.* 21, 1600–1609.
- 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. *J Cogn Neurosci* 17, 273–281.
- Tokimura, H., Tokimura, Y., Oliviero, A., Asakura, T., Rothwell, J.C., 1996. Speech-induced changes in corticospinal excitability. *Ann. Neurol.* 40, 628–634.
- Urgesi, C., Maieron, M., Avenanti, A., Tidoni, E., Fabbro, F., Aglioti, S.M., 2010. Simulating the future of actions in the human corticospinal system. *Cereb. Cortex* 20, 2511–2521.
- Van Dam, W.O., Rueschemeyer, S.-A., Bekkering, H., 2010. How specifically are action verbs represented in the neural motor system: an fMRI study. *Neuroimage* 53, 1318–1325.
- Weiss, P.H., Jeannerod, M., Paulignan, Y., Freund, H.J., 2000. Is the organisation of goal-directed action modality specific? A common temporal structure. *Neuropsychologia* 38, 1136–1147.
- Zwaan, R.A., Taylor, L.J., 2006. Seeing, acting, understanding: motor resonance in language comprehension. *J Exp Psychol Gen* 135, 1–11.

PARTIE C :
DISCUSSION GENERALE

CHAPITRE XI

Discussion générale

Ce travail de thèse a été réalisé dans le cadre d'un courant de recherche opposant, initialement, une approche amodale (Fodor, 1980, 1987 ; Pylyshyn, 1984) et une approche incarnée (Barsalou, 1999, 2008; Pulvermüller, 1999, 2005; Gallese & Lakoff, 2005; Clark, 2006, 2009; Gallese & Sinigaglia, 2011; Kiefer & Pulvermüller, 2011) de la représentation du sens des mots et des concepts dans le cerveau. Dans l'introduction de ce travail de thèse, une revue de la littérature a permis de montrer que les données neuropsychologiques ainsi que les données comportementales, d'électrophysiologie et de neuroimagerie chez les participants sains indiquent que les concepts et le sens des mots sont représentés de façon distribuée dans le cerveau, et ce au travers des régions impliquées dans le traitement des informations perceptuelles et motrices associées aux référents. Le cas des mots référant à des actions a d'ailleurs offert un substrat particulièrement pertinent pour l'étude de la représentation du sens dans le cerveau, notamment du fait d'hypothèses cognitives et neuro-anatomiques fortes. En effet, si les régions impliquées dans le traitement des informations perceptuelles et motrices liées au référent sont recrutées lors du traitement du sens des mots, alors le traitement des mots d'action devrait activer les aires cérébrales responsables de l'exécution des actions, avoir un impact sur le comportement moteur et enfin être altéré chez des patients souffrant de pathologies motrices. De nombreuses études semblent accorder du crédit à ces hypothèses puisque les mots référant à des actions exécutées par différentes parties du corps activent les cortex moteur et prémoteur de façon somatotopique (Hauk et al., 2004; Tettamanti et al., 2005; Aziz-Zadeh et al., 2006; Aziz-Zadeh & Damasio, 2008; Kemmerer et al., 2008; Boulenger et al., 2009) tandis que la lecture d'un mot d'action (et non d'un nom concret) interfère avec ou facilite l'exécution d'un mouvement de préhension selon que le mot est perçu respectivement simultanément ou avant le déclenchement du mouvement (Glover & Dixon, 2002; Glover et al., 2004; Boulenger et al., 2006; Boulenger, Silber, et al., 2008; Gentilucci & Dalla Volta, 2008; Nazir et al., 2008). Enfin, plusieurs études ont rapporté des déficits du traitement sémantique du langage lié à l'action chez des patients souffrant de pathologies motrices telles que la maladie de Parkinson (Boulenger, Mechtouff, et al., 2008; Péran et al., 2009) (voir également (Bak et al., 2001, 2006; Grossman et al., 2008; Lepron et al., 2009; Bak and Chandran, 2012) pour une revue concernant d'autres pathologies motrices). Bien que les données récoltées au travers de ces études apparaissent séduisantes, certains auteurs ont relevé une certaine inconsistance de ces observations notamment en ce qui concerne les études de neuroimagerie. La démonstration, par exemple, que les mêmes aires cérébrales codant la programmation et l'exécution des actions contribuent au traitement des mots d'actions n'a pas réellement été faite (Willems and Hagoort, 2007; Tremblay and Small, 2010; Willems et al., 2010). Par ailleurs, il semble que le traitement de mots dénotant des objets pour lesquels les caractéristiques auditives sont particulièrement pertinentes, n'active pas les cortex auditifs primaire et secondaire comme le font les sons non verbaux, mais plutôt les cortex auditifs associatifs (Kiefer et al., 2008). Enfin, certains patients souffrant de démence sémantique (Rogers et al., 2004; Patterson et al., 2007) ; (Lambon Ralph et al., 2010) semblent présenter des

difficultés dans la reconnaissance ou la compréhension d'un ensemble de concepts indépendamment de la catégorie sémantique à laquelle ils appartiennent. Dans ce cas, il semble qu'une dégénérescence des lobes temporaux antérieurs (ATL) soit à l'origine de la perte des concepts, sans qu'il n'y ait d'atteinte des structures dévolues à la perception et à l'action. Tel que nous l'avons mis en exergue dans le chapitre V, l'ensemble des études réalisées jusqu'à présent permettent de souligner que la littérature ne s'oppose finalement non pas sur le recrutement potentiel des régions sensori-motrices lors du traitement des mots ou des concepts mais plutôt sur le degré avec lequel elles contribuent à la représentation du sens. A ce titre, trois approches se distinguent.

La première, portée par un certain nombre d'auteurs, propose que la connaissance conceptuelle est représentée au sein des régions cérébrales initialement impliquées dans les processus liés à l'action et à la perception. Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011), l'un des représentants de cette approche appliquée à la représentation du sens des mots, propose que, outre les régions périsylviennes classiques du langage (i.e. Broca et Wernicke), les régions motrices sous-tendent les représentations sémantiques des mots référant à des actions tandis que les aires visuelles sous-tendraient les représentations sémantiques des mots référant à des percepts visuels. Cette idée repose sur le principe d'apprentissage hebbien (Hebb, 1949) selon lequel la co-occurrence des référents et des mots qui les dénotent au cours de l'acquisition du langage conduit à l'élaboration de ces représentations sémantiques distribuées. La seconde approche met l'accent sur l'idée que si les régions sensori-motrices semblent être activées lors du traitement du sens des mots, ces dernières ne sont que secondairement associées à un module dit amodal (potentiellement localisé au sein des ATL) impliqué dans le traitement conceptuel (Patterson et al., 2007; Mahon and Caramazza, 2008). Enfin, une dernière approche, dite hybride, suggère que la représentation de la connaissance conceptuelle fasse intervenir un réseau de zones de convergence (ZC) (Damasio, 1989; Simmons and Barsalou, 2003; Meyer and Damasio, 2009). Ces ZC correspondraient à des aires cérébrales localisées dans les cortex hétéro-modaux, et qui ne seraient pas intrinsèquement représentationnelles mais permettraient de reconstituer les représentations ou « événements » cohérents, en liant les informations provenant des différentes régions à modalité spécifique. Notons, toutefois, que la nature et la localisation de ces ZC reste à ce jour spéculative.

Au vu de ces informations, et selon notre opinion, seules des études d'apprentissage, c'est-à-dire étudiant les processus neuronaux sous-tendant les représentations sémantiques dès leur acquisition, constituaient un nouvel angle d'approche afin de nous renseigner sur la représentation cérébrale du sens. Le présent travail de thèse avait ainsi les objectifs suivants : i) Tester empiriquement l'hypothèse théorique d'apprentissage hebbien développée par Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) afin de déterminer dans quelle mesure les processus mis en jeu lors de l'acquisition de nouveaux mots d'action ou de vision, à savoir l'exécution d'actions ou l'observation d'images respectivement, sont « simulés » lors de la perception ultérieure de ces mots, ii) Déterminer si la nature du stimulus auditif appris impacte l'apprentissage de nouvelles relations symboles-référents : le développement des circuits neuronaux partagés à la base des représentations sémantiques est-il ainsi strictement associatif (von Kriegstein & Giraud, 2006) ou bien tributaire du langage (Waxman & Geldman, 2009)? et enfin ; iii) dans une perspective de mise en application, apporter des preuves supplémentaires de l'engagement des structures

motrices dans le traitement du langage lié à l'action en examinant si la verbalisation de mots d'action favorise la performance motrice. Le paragraphe suivant a pour but de rappeler les principaux résultats obtenus au cours des différentes études qui composent ce travail de thèse.

1. Résumé des principaux résultats

Dans chacune des propositions concernant la représentation du sens des mots et des concepts dans le cerveau, c'est le rôle des expériences sensori-motrices, autrement dit les processus mis en jeu au cours de l'acquisition des représentations sémantiques qui est questionné. L'ensemble de nos résultats apportent des arguments en faveur de l'idée selon laquelle les mécanismes s'opérant au cours de l'apprentissage façonnent la manière dont sont représentés les mots, et par extension les concepts, dans le cerveau.

Notre première étude en EEG sur deux jours (Chapitre VII. Fargier et al. 2012) avait pour objectif initial de tester empiriquement l'hypothèse d'apprentissage associatif hebbien de la formation des représentations sémantiques. Pour cela, de nouvelles associations entre de nouveaux mots (pseudo-mots inconnus) et l'exécution de mouvements de préhension d'objets (i.e. nouveaux mots d'action) ou l'observation d'images animées (i.e. nouveaux mots de vision) étaient apprises durant une séquence « entraînement » mise en place chaque jour de l'expérience. Chaque séquence « entraînement » était précédée et suivie d'une séquence « test » au cours de laquelle des vidéos de mouvements de préhension d'objets et d'images animées, ainsi que les nouveaux mots étaient présentés de façon isolée. Nos prédictions étaient que l'écoute seule des nouveaux mots appris en association avec l'exécution d'actions (comparés aux mots appris dans le contexte de l'observation d'images) devrait conduire à une activation du système moteur, absente avant apprentissage. Nous avons, dans un premier temps, isolé l'activation du système moteur en examinant la désynchronisation des oscillations du rythme μ (8-12 Hz), sur les électrodes centro-pariétales gauches, lors de l'observation des vidéos de mouvements (comparées aux vidéos d'images animées). En accord avec les prédictions de Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011), nous avons pu mettre en évidence, *après entraînement* le premier jour de l'expérience, une désynchronisation similaire des oscillations du rythme μ lors de l'écoute des nouveaux mots d'action mais pas lors de l'écoute des nouveaux mots de vision (Fargier, Paulignan, et al., 2012). De façon intéressante, nous avons également observé le développement d'une suppression du rythme μ sur une région fronto-centrale à la fois lors de l'observation des vidéos de mouvements et lors de l'écoute des nouveaux mots d'action. Le caractère « induit par l'entraînement » de cette suppression nous a conduits à interpréter ce résultat comme étant le reflet de l'émergence d'une zone de convergence (ZC) (Damasio, 1989), dont l'activation ne serait pas directement liée aux événements moteurs acquis durant l'entraînement. Plutôt, cette zone de convergence permettrait une représentation non-spécifique, autrement dit plus abstraite, de l'action. Enfin, nous avons également noté le caractère labile de ces activations motrices (i.e. désynchronisation des oscillations du rythme μ) lors de l'écoute des nouveaux mots d'action, puisque les mêmes effets n'étaient pas observés lors du second jour de l'expérience. Ces derniers résultats semblent être en accord avec l'idée d'une certaine flexibilité des représentations sémantiques que nous aborderons dans la section XI.2. Les deux résultats précédemment décrits, à savoir le développement d'une zone de convergence et la disparition des effets le second jour, n'apparaissent pas compatibles

avec l'énoncé de l'apprentissage associatif de type hebbien où l'activation d'une nouvelle assemblée neuronale devrait être constante et automatique, et ne pas faire intervenir une région indépendante (e.g. la zone de convergence).

Notre deuxième étude consistait en une analyse des potentiels évoqués (PEs) afin de déterminer s'il était possible de mettre en évidence, outre la participation du système moteur dans la représentation de nouveaux mots d'action, la participation du système visuel, ou du moins une trace de l'apprentissage des mots de vision sur les électrodes occipitales. En effet, dans l'étude 1, l'idée selon laquelle un réseau particulier participerait au traitement des nouveaux mots de vision n'était pas mise en évidence autrement que par défaut. À l'aide d'un nouvel outil, l'analyse factorielle des correspondances (Ploux et al., 2012), combiné à une analyse plus classique des PEs, nous avons montré que la représentation de nouveaux mots d'action et de nouveaux mots de vision se mettaient en place simultanément et au travers de réseaux distribués différents. En accord avec un certain nombre d'observations (Pulvermüller & Mohr, 1996; Pulvermüller et al., 1996, 2001; Pulvermüller, Lutzenberger, et al., 1999; Pulvermüller, Mohr, et al., 1999; Kiefer, 2001; Vigliocco et al., 2011) le traitement des nouveaux mots d'action semble impliquer plutôt les régions fronto-centrales tandis que le traitement des nouveaux mots de vision semble impliquer les régions occipitales et pariétales. De plus, ces effets étant observés après entraînement le premier jour mais également lors de la première séquence « test » du second jour, de telles représentations distinctes semblent s'affirmer au cours du temps. Notons également que la précocité de ces effets, observés entre 100 et 400 ms après le début d'apparition du mot, est en accord avec la temporalité du traitement lexico-sémantique des mots décrite dans la littérature (Pulvermüller et al., 2001, 2005, 2009; Hauk & Pulvermüller, 2004; Shtyrov et al., 2004; Hauk et al., 2008).

Dans notre troisième étude, nous avons cherché à déterminer l'impact potentiel de la nature des stimuli auditifs sur l'acquisition de nouvelles relations symboles-référents. Pour cela, nous avons utilisé deux types de stimuli verbaux, pseudo-mots et stimuli inversés temporellement, et un type de stimulus non verbal : des tons. Bien que nous ayons suivi la même démarche que lors de notre première étude pour isoler l'activation du système moteur (Fargier et al., 2012), nous n'avons pas observé de spécificité du rythme μ (8-12 Hz) pour l'observation d'actions. Il faut alors remarquer que les vidéos de mouvements utilisées dans cette étude différaient de celles utilisées précédemment en ce qu'elles illustraient des mouvements réalisées par les deux mains et non pas des mouvements de préhension d'objets. Néanmoins, l'absence de spécificité du rythme μ en regard de l'observation d'actions était caractérisée par une forte suppression des oscillations du rythme μ lors de l'observation des vidéos d'images animées.

En revanche, nous avons pu observé une désynchronisation des oscillations du rythme Beta (18-25 Hz) lors de l'observation des actions sur un cluster de cinq électrodes centrales. Il nous a alors été possible d'examiner si l'écoute de verbes d'actions bien connus conduisait à la même désynchronisation des oscillations du rythme Beta. De façon intéressante, cet effet n'était pas observé sur la totalité des électrodes isolées pour l'observation d'actions, mais uniquement sur une électrode centrale (C1). Ce résultat apparaît cohérent avec l'idée que le traitement de l'action d'une part, et du langage d'action d'autre part, bien que similaires, ne reposent pas exactement sur les mêmes mécanismes (Willems and Hagoort, 2007) et pourrait refléter l'implication de zones de convergence (Damasio, 1989; Barsalou, 1999; Simmons & Barsalou, 2003). Nous discuterons de

la portée de ce résultat dans la section XI.2.2. Les patrons d'apprentissage réunis sous forme de la proportion des bonnes réponses et des temps de réaction ont permis de mettre en évidence, bien que toutes les associations semblaient bien apprises, que les stimuli verbaux (en particulier les pseudo-mots) étaient mieux appris que les stimuli non-verbaux (proportion de bonnes réponses plus élevée et temps de réaction plus courts). Du point de vue des résultats EEG, seuls les pseudo-mots appris dans le contexte de l'exécution d'actions ont conduit à une désynchronisation des oscillations du rythme Beta après apprentissage. Plus intéressant encore, cette désynchronisation n'était observée que sur une électrode (i.e. l'électrode C1), comme pour les vrais verbes d'actions. En accord avec les travaux de Waxman et collaborateurs (Waxman & Markow, 1995; Balaban & Waxman, 1997; Fulkerson & Waxman, 2007), il existe une spécificité des items langagiers au cours de l'apprentissage qui leur confère une préférence pour le développement des relations mots-référents. Enfin, du fait de l'absence d'activité motrice induite par les stimuli inversés et les tons, nous avons proposé que le réseau sous-tendant le traitement des items linguistiques soit primordial à l'établissement des liens avec les régions sensori-motrices.

L'étude 4 réalisée au cours de ce travail de thèse n'avait pas pour objectif d'examiner l'apprentissage de nouveaux mots, mais de renseigner davantage sur la spécificité des effets du traitement des mots d'action sur le comportement moteur, notamment sur l'exécution d'un mouvement de préhension d'objet (Fargier, Ménoret, et al., 2012). Dans cette étude en cinématique, nous avons montré que, comparé à l'exécution seule de l'action, la verbalisation de mots d'action (i.e. « attraper/poser ») lors de la réalisation du mouvement avait un impact sur différents paramètres cinématiques tels que l'amplitude des pics de vitesse et d'accélération du poignet. Dans la mesure où ces effets n'étaient pas observés lorsque les participants verbalisaient des mots ne correspondant pas à l'action (e.g. « papillon/pigeon »), ces résultats ont été interprétés en faveur de l'idée d'une facilitation de l'exécution motrice par la verbalisation des mots d'action. De façon intéressante, ces effets semblent spécifiques du sens des mots d'action puisque la verbalisation d'autres mots faisant référence à des actions réalisées par un autre effecteur tel que la jambe (i.e. « accroupir/courir ») n'avait pas d'impact sur les paramètres cinématiques étudiés. Cet effet facilitateur, rapporté plusieurs fois dans la littérature (Boulenger et al., 2006; Nazir et al., 2008) résulterait de la pré-activation des réseaux moteurs par la récupération de la représentation sémantique des mots qui reposerait en partie au sein des aires motrices.

Dans la suite, nous présentons une discussion des données recueillies, avec dans un premier temps les résultats qui témoignent de l'engagement des régions à modalité spécifique dans le traitement du sens (section 2.a), que ce soit sur le versant comportemental ou sur le versant de l'apprentissage de nouveaux mots. Dans un deuxième temps, nous mettrons en exergue que l'apprentissage hebbien tel que formulé originellement ne peut rendre compte des phénomènes mis en place durant l'acquisition de nouveaux mots et ce, du fait de l'émergence de zones de convergence. Nous discuterons de la mise en évidence de ces dernières et examinerons s'il est possible d'en déterminer la nature avec les données actuelles (section 2.2). Le rôle du langage dans le développement des représentations des nouvelles relations mots-référents et notamment dans l'émergence des zones de convergence sera ensuite abordé (section 2.3). Nous remarquerons alors que nos données ainsi que de récentes études semblent indiquer une certaine

flexibilité de l'engagement des régions à modalité spécifique dans les représentations sémantiques (section 2.4). Ces différents points nous conduiront enfin à proposer un modèle (section 2.5) tentant de rendre compte de l'ensemble des processus décrits par la littérature et observés dans les études présentées dans ce travail de thèse. Les perspectives offertes par ce travail pour des études futures seront également proposées.

2. Implications pour les modèles de représentation du sens des mots dans le cerveau

2.1. Engagement des régions à modalité spécifique dans le traitement du sens des mots

2.1.1. Facilitation de l'exécution motrice

La littérature fait largement état de phénomènes de facilitation ou d'interférence entre le traitement de mots référant à des actions et l'exécution de mouvements (Buccino et al., 2005; Boulenger et al., 2006; Nazir et al., 2008; Dalla et al., 2009; Chersi et al., 2010). Ces études ont permis de suggérer que la représentation neuronale du sens des mots d'action faisait appel aux structures impliquées dans la planification et l'exécution des mouvements. Autrement dit, les circuits sémantiques dédiés aux mots d'action comprendraient les aires motrices. Si la plupart des études se sont concentrées sur le cas des mots d'action, ces observations, largement décrites dans la section III.2 de l'introduction à ce travail de thèse, conduisent à envisager le rôle des régions à modalité spécifique dans le traitement du sens des mots. A l'aide de l'étude 4 rapportée dans le chapitre X, nous avons contribué à une meilleure connaissance de ces phénomènes en montrant que la verbalisation de mots d'action congruents avec le mouvement à exécuter (i.e. le mot « attraper » pour un mouvement de saisie) conduisait à une facilitation du mouvement. Cette facilitation se traduisait par une augmentation de l'amplitude des pics d'accélération et de décélération du poignet mais également par une réduction de la durée des mouvements (expérience 1). Notons que nous avons montré une spécificité de l'effectuer vis-à-vis de ces effets puisque la verbalisation de mots tels qu'accroupir n'avait pas d'influence sur les paramètres cinématiques étudiés (expérience 2). Ces effets observés sur des paramètres cinématiques particuliers sont connus pour refléter des modulations de la contraction musculaire et par conséquent de l'excitabilité cortico-spinale (Fargier, Ménoret, et al., 2012). Par ailleurs, Dalla Volta et collaborateurs (2009) ont souligné que les modifications du pic de vitesse témoignaient d'un ajustement de l'ensemble du programme moteur, ce paramètre cinématique résultant de la planification de l'action. De façon cruciale, dans la seconde expérience de cette étude, nous avons montré que les mots verbalisés étaient prononcés environ 520 ms après le début du mouvement de saisie et environ 700 ms après le début du mouvement de déplacement de l'objet. Les effets rapportés étant observés sur des paramètres précoces tels que le pic de vitesse du poignet pour le mouvement de saisie, l'interaction dont ils sont la conséquence doit se mettre en place au niveau des phases précoces du traitement lexico-sémantique. Il est intéressant de noter que le temps imparti au passage des processus lexico-sémantiques aux schémas articulatoires préalables à la verbalisation est d'environ 600 ms (Terao et al., 2001; Indefrey & Levelt, 2004). Du fait de ces informations, il semble que les effets observés dans cette étude soient liés à l'interaction entre la récupération du sens du mot à produire et l'activation des programmes moteurs nécessaires à la réalisation du mouvement de préhension. Ces observations constituent donc des preuves supplémentaires quant à l'existence de réseaux neuronaux communs à la représentation sémantique des mots d'action et aux programmes moteurs de l'action qu'ils dénotent. En accord

avec la littérature, cette étude apporte des arguments forts en faveur du rôle des régions motrices dans la représentation du sens des mots d'action.

2.1.2. Au cours de l'acquisition de nouveaux mots

Bien que la participation des régions à modalité spécifique dans le traitement du sens ait constitué un domaine largement étudié, très peu d'investigations avaient été mises en œuvre afin de mettre en évidence ce phénomène au cours de l'acquisition de nouveaux mots. Plus précisément, le recrutement des régions motrices dans le traitement des mots référant à des actions ne fait plus guère de doute tant sur le plan comportemental comme vu dans le paragraphe précédent que neuropsychologique ou encore neurofonctionnel. Ces aires motrices sont-elles pour autant recrutées dès l'apprentissage de nouvelles relations mot-référent ? Trois des études qui composent ce travail de thèse avaient pour objectif de répondre à cette question en testant spécifiquement l'hypothèse de Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) d'apprentissage associatif de type hebbien (voir chapitre V), présente dans la littérature depuis plus de quinze ans mais n'ayant pas fait l'objet d'études empiriques.

Il apparaît désormais évident qu'apprendre de nouveaux mots dans le contexte de l'exécution de mouvements de préhension ou dans le contexte de l'observation d'images conduit au développement de réseaux différents. En accord avec de précédents travaux ayant rapporté des effets catégoriels durant le traitement des mots (Pulvermüller et al. 1996 ; Pulvermüller, Lutzenberger, et al. 1999 ; Pulvermüller, Mohr, et al. 1999 ; Kiefer 2001 ; voir Pulvermüller 2001, 2011 ; Vigliocco et al. 2011 pour des revues), nous avons montré que le *traitement de nouveaux mots d'action semble faire intervenir les régions fronto-centrales tandis que le traitement de nouveaux mots de vision semble reposer sur les régions occipitales (voir chapitre VIII ; Fargier et al., en préparation)*. Pulvermüller et collaborateurs (Pulvermüller, Lutzenberger, et al. 1999 ; Pulvermüller, Mohr, et al. 1999 ; Hauk and Pulvermüller 2004) avaient ainsi démontré que le traitement des mots contenant de fortes associations visuelles tels que les noms était associé à une activité électro-corticale sur les régions occipitales alors que le traitement des mots contenant de fortes associations motrices (le plus souvent des verbes) était relié à des activations frontales. Du fait des nombreuses observations en neuroimagerie revues dans le chapitre IV, ces différences ont été interprétées comme la *conséquence de l'activité neuronale dans ou à proximité des aires motrices et visuelles qui participent au traitement des informations perceptuo-motrices correspondantes* (Pulvermüller, 1999). Rappelons ici que du fait des limites de l'électroencéphalographie en termes de résolution spatiale, nos observations ne restent que des indices imprécis du recrutement des régions sensori-motrices dans le traitement des nouveaux mots. Néanmoins, la désynchronisation des oscillations des rythmes μ (8-12 Hz) et Beta (18-25 Hz) lors de l'écoute des nouveaux mots d'action, que nous avons mise en évidence dans les études 1 et 3 respectivement, apporte des arguments plus forts quant au recrutement des régions motrices lors du traitement des nouveaux mots d'action.

Les oscillations capturées via l'EEG ou encore la MEG représentent l'activité synchrone de plusieurs milliers de neurones alignés (van Wijk et al., 2012) et peuvent être décomposées en différentes fréquences. Il est bien admis qu'une désynchronisation des oscillations suite à une stimulation thalamo-corticale correspond à l'excitation de réseaux neuronaux, et notamment à l'activation des aires corticales, tandis qu'une synchronisation des oscillations est liée à la désactivation du cortex (Pineda, 2005). Si les mécanismes sous-jacents à cette activité oscillatoire

synchrone ont fait l'objet de nombreux travaux (pour une revue, voir van Wijk et al., 2012), ce sont plutôt les propriétés de ces rythmes en regard de l'activation du système moteur qui ont suscité notre intérêt. En effet, les rythmes mu (8-12 Hz) et Beta (18-25 Hz) ont la particularité d'être considérés comme des rythmes « de repos » (Pfurtscheller et al., 1997) en ce qu'ils présentent une activité oscillatoire importante en phase de repos ou en l'absence d'activité cognitive particulière, mais bloquée ou supprimée lors de l'exécution d'un mouvement (pour une revue, voir Niedermeyer, 1999). Dans ce dernier cas, c'est en fait la décharge asynchrone des neurones moteurs qui conduit à une suppression (i.e. désynchronisation) des oscillations présentes au repos¹⁶.

Notons que la désynchronisation du rythme μ , mais également du rythme Beta¹⁷, a été observée dans différents cas de figures tels que l'exécution de mouvements (Pfurtscheller et al., 1997; Neuper & Pfurtscheller, 2001; Neuper et al., 2006), l'observation de mouvements (Salmelin & Hari, 1994; Muthukumaraswamy & Johnson, 2004; Muthukumaraswamy et al., 2004; Perry & Bentin, 2009, 2010) ou encore lors de tâches d'imagerie motrice (Pfurtscheller et al., 2006; Pineda, 2008). Au-delà d'une certaine cohérence des observations, il a été noté que les patrons d'activation des rythmes μ et Beta présentaient certaines différences. En effet, au cours des stades précoces de l'exécution de mouvements, la désynchronisation des oscillations du rythme μ est plus diffuse comparée à celle des oscillations du rythme Beta (Crone et al., 1998). Il a également été observé que la suppression du rythme Beta débutait plus tôt, et que la synchronisation subséquente des oscillations (i.e. le rebond observé après le mouvement exécuté ou observé) apparaissait plus rapidement (Salmelin & Hari, 1994; Alegre et al., 2003; Pfurtscheller et al., 2006; Erbil & Ungan, 2007). Ceci implique que ces deux rythmes soient, au moins partiellement, indépendants. De fait, les deux types d'oscillations μ et Beta prennent leur origine au sein de sources distinctes, à savoir, le cortex somatosensoriel postcentral S1 pour le premier et le cortex moteur précentral M1 pour le second (Salmelin & Hari, 1994; Salmelin et al., 1995; Cheyne et al., 2003; Caetano et al., 2007; Ulloa and Pineda, 2007; Ritter et al., 2009) (voir Pineda, 2005, 2008; van Wijk et al., 2012 pour des revues). Remarquons par ailleurs qu'il a été montré que les oscillations des rythmes μ et Beta étaient désynchronisées par la simple écoute d'un son relatif à l'action tel un claquement de doigt (Caetano et al., 2007). Les résultats de l'étude de Caetano et collaborateurs (2007) indiquent, en effet, un patron de suppression des rythmes μ et Beta similaire lorsque les sujets tapent sur un tambour avec leur doigt, observent cette même action réalisée par quelqu'un d'autre mais également lorsqu'ils entendent seulement le son d'un tambour. De façon plus pertinente encore vis-à-vis de nos études sur la représentation du sens des mots d'action, van Elk et collaborateurs (2010) ont montré une sensibilité du rythme μ au traitement lexico-sémantique de phrases décrivant des actions en montrant que la suppression du rythme μ variait en fonction du degré d'informations motrices offertes par le contexte de la phrase. Dans cette étude, les auteurs ont rapporté que la suppression du rythme μ relative à la lecture du mot « sautait » différait selon que la phrase décrivait une action réalisée par un animal (« Le lapin sautait au-dessus du ruisseau ») ou un humain (« L'athlète sautait au-dessus de la

¹⁶ Bien que plusieurs théories concernant les bases neurophysiologiques du rythme μ aient été formulées, il semble que l'hypothèse d'inhibition corticale superficielle (Gastaud, 1952) soit la plus à-même d'expliquer la désynchronisation des oscillations en réponse à un mouvement (Niedermeyer, 1999 pour une revue).

¹⁷ Une partie de la littérature considère que le rythme rolandique μ est constitué à la fois des oscillations de la bande de fréquence alpha (8-12 Hz), réactive au mouvement, et des oscillations de la bande de fréquence Beta (18-25 Hz) (voir Pineda, 2005 ; 2008 ; Caetano et al., 2007).

haie »). Du fait de ces diverses observations, il apparaît évident qu'une désynchronisation des oscillations des rythmes μ et Beta en réponse à un stimulus (qu'il s'agisse d'un mouvement, d'un son ou d'un mot) est un indice pertinent de la participation des régions motrices au traitement de ce stimulus. Dans nos études, nous avons observé que l'écoute de nouveaux mots (i.e. pseudo-mots) appris dans le contexte de l'exécution d'actions conduisait à une désynchronisation des oscillations du rythme μ (Fargier et al., 2012 ; chapitre VII) et du rythme Beta (Fargier et al., en préparation ; chapitre IX), similaire à celle observée lors de l'observations d'actions. Ainsi, ces données indiquent-elles que les régions motrices sont engagées dans le traitement de nouveaux mots d'action. Une telle participation des régions motrices semble correspondre à une simulation des événements moteurs, autrement dit de l'expérience, mis en œuvre lors de l'acquisition des nouveaux mots.

À ce titre, nos observations nous conduisent jusque-là à soutenir l'hypothèse d'apprentissage hebbien proposée par Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) en ce que la co-occurrence, durant l'apprentissage, de l'exécution des mouvements et de l'écoute des nouveaux mots semble avoir conduit au développement d'une nouvelle assemblée neuronale comprenant à la fois les régions périsylvienne du langage et les aires dédiées à l'action (Fargier et al., 2012). Concernant la co-occurrence durant l'apprentissage de l'observation d'images animées et de l'écoute de nouveaux mots, celle-ci semble avoir conduit au développement d'une assemblée neuronale différente, incluant, outre les aires périsylvienne du langage, les aires occipito-temporales dévolues au traitement visuel (Figure 11.1).

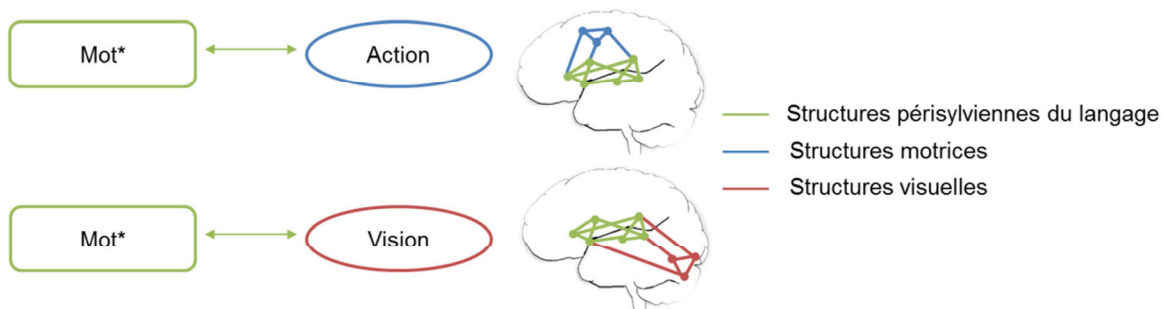


Figure 11.1. Schéma représentant le développement de circuits sémantiques par apprentissage. L'apprentissage associatif entre un nouveau mot (*mot** correspondant à la forme du mot) et l'exécution d'une action (en bleu) ou l'observation d'une image (en rouge) conduit au développement de circuits neuronaux partagés entre les régions à modalité spécifique et les régions périsylvienne dédiées au traitement du langage (Adapté de Pulvermüller, 2005).

À notre connaissance, seule une étude avait entrepris de déterminer si les régions perceptuo-motrices, associées à l'expérience conduisant à l'apprentissage de nouvelles relations mots-référents, participaient au traitement de ces nouveaux mots. Reville et collaborateurs (2008) ont en effet entraîné des participants à associer de nouveaux stimuli verbaux avec de nouveaux objets présentant des événements moteurs particuliers (e.g. des changements d'orientation ou de direction) ou des changements visuels ou de texture. Ce paradigme avait ainsi pour but de générer deux contextes d'expérience différents, l'un de mouvement, l'autre visuel. En accord avec nos propres observations, ces auteurs ont montré, à l'aide d'une étude en IRMf, qu'après entraînement, les mots appris dans le contexte du déplacement des objets, comparés à ceux appris seulement dans le contexte de modifications de l'apparence, conduisaient à une activation

des régions corticales liées au traitement visuel des mouvements, à savoir la partie antérieure de l'aire MT/V5 (Revill et al., 2008). D'autres études avaient néanmoins montré que les régions à modalité spécifique pouvaient répondre différemment à un stimulus à la faveur de l'expérience sensori-motrice (Catmur et al. 2007, 2008; Kiefer et al. 2007; Lahav et al. 2007; Weisberg et al. 2007; Hoenig et al. 2008; (Creem-Regehr et al., 2007; Bellebaum et al., 2012). A titre d'exemple, Bellebaum et collègues (2012) ont récemment étudié l'impact potentiel de diverses expériences sensori-motrices sur la représentation neurale de nouveaux objets. Dans cette étude, les participants étaient invités, par exemple, à manipuler de nouveaux objets ou simplement à les examiner visuellement. Les auteurs ont rapporté que les activations au sein du gyrus frontal inférieur gauche et du lobe pariétal augmentaient en fonction de l'apprentissage, mais uniquement pour les objets qui avaient été manipulés (Bellebaum et al., 2012).

En définitive, il semble que les régions à modalité spécifique dédiées au traitement des informations perceptuo-motrices relatives aux référents soient impliquées dans le traitement de nouveaux mots associés à ces mêmes référents au cours de l'apprentissage. En effet, que ce soit à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) et de l'analyse des PEs ou au travers de l'étude des modulations des oscillations cérébrales, nous avons mis en évidence le développement de réseaux neuronaux distribués et distincts pour les nouveaux mots de vision et mots d'action. En ce sens, la co-occurrence, durant l'apprentissage, d'un mot et de son référent conduit à la formation de représentations sémantiques neuronales impliquant les aires motrices ou visuelles selon que le mot dénote une action ou un objet respectivement. Ainsi, ces observations témoignent-elles de réseaux partagés entre les assemblées de neurones impliquées dans le traitement des actions ou alternativement dans le traitement visuel, et les assemblées de neurones responsables de la compréhension/production linguistiques (i.e. les aires classiques du langage) se développent ainsi par apprentissage. Suivant le postulat de Hebb (1949) repris par Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011), ces réseaux neuronaux partagés, ou assemblées neuronales, doivent être automatiquement activés/recrutés lors du traitement des mots.

Dans le paragraphe suivant, nous examinerons pourquoi la représentation du sens des nouveaux mots ne semble pas se restreindre à l'activité sensori-motrice mise en jeu lors de l'apprentissage, mais fait également intervenir des zones de convergence.

2.2. Développement de zones de convergence associées à l'acquisition de nouveaux mots

Comme mentionné ci-avant, et en accord avec la prédiction de Pulvermüller (1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011), nous avons montré dans l'étude 1 qu'une fois que les associations entre les mouvements et les stimuli verbaux étaient établies, une désynchronisation des oscillations du rythme μ (8-12 Hz), similaire à celle observée lors de l'observation d'actions, était observée sur la région centro-pariétale durant l'écoute des stimuli verbaux. Cependant, nous avons également rapporté l'apparition d'une suppression du rythme μ sur une autre région, à savoir sur les électrodes fronto-centrales (Fargier et al., 2012). De façon intéressante, cette suppression n'était pas observée avant entraînement lors de la seule observation des actions, mais elle était présente lors de l'écoute des nouveaux mots après apprentissage. Notons toutefois que l'observation des vidéos de mouvements a également conduit à une désynchronisation des oscillations du rythme μ sur cette région mais uniquement lors de la deuxième journée d'expérience. Du fait de l'absence de cette suppression (supplémentaire) pour l'observation d'actions avant l'entraînement, *il est difficile d'attribuer la désynchronisation des oscillations sur cette région fronto-centrale aux événements moteurs*

acquis durant l'apprentissage (Fargier et al., 2012), comme c'est en revanche le cas pour la désynchronisation centro-pariétale. Nous avons alors interprété cette observation comme étant *le reflet de l'activité d'une région jouant le rôle de zone de convergence* (Damasio, 1989) *entre les structures motrices et langagières* (Fargier et al., 2012). Ainsi, les mécanismes neuronaux sous-tendant l'apprentissage de nouvelles relations mots-référents semblent impliquer non seulement les régions à modalité spécifique activées lors de l'expérience avec le référent mais aussi des zones de convergence (voir Figure 11.2).

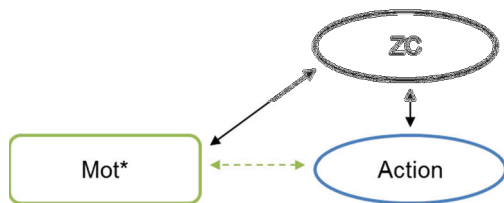


Figure 11.2. Etablissement d'une zone de convergence sous-tendant la représentation plus abstraite de nouveaux mots. Ici, un nouveau circuit se met en place entre les structures motrices (en bleu) et les régions impliquées dans le traitement de la forme d'un nouveau mot (mot* en vert) via une zone de convergence (ZC en noir).

Comme nous l'avons souligné dans le chapitre V, les zones de convergence (ZC), qui semblent se développer au travers de l'apprentissage, seraient des aires cérébrales localisées dans les cortex hétéro-modaux, et qui ne seraient pas intrinsèquement représentationnelles mais permettraient, en liant les informations issues des différentes régions à modalité spécifique, de former des représentations ou « événements » cohérents. Par essence *amodales*, ces ZC pourraient appeler les schémas permettant la reconstitution des représentations conceptuelles (Damasio, 1989; Meyer and Damasio, 2009). Nous avons néanmoins mis en évidence le développement d'une zone de convergence à l'aide de la désynchronisation des oscillations du rythme μ , c'est-à-dire à l'aide d'un indice de l'activation des régions motrices (voir paragraphe précédent). Il semble donc que cette ZC soit tout de même liée d'une certaine manière aux informations motrices. Il est intéressant de souligner que dès 1952, Gastaud proposait que la désynchronisation des oscillations du rythme μ puisse être *liée au traitement conceptuel du mouvement à exécuter* (voir Niedermeyer, 1999). Nous avons alors proposé que cette ZC soit le siège ou permette *la représentation d'informations motrices non-spécifiques, en d'autres termes plus abstraites* (Fargier et al., 2012). Des preuves supplémentaires en faveur de l'idée que de telles ZC émergent au travers de l'apprentissage ont été apportées par Hoenig et collaborateurs (2011). Ces derniers ont en effet montré que les régions dans ou à proximité du cortex auditif associatif étaient activées en réponse à la perception visuelle d'instruments de musique chez des musiciens experts mais pas chez des participants naïfs.

L'idée même de ZC a été reprise récemment dans la littérature afin d'expliquer pourquoi la démonstration que les mêmes aires cérébrales sont responsables de l'exécution d'actions et de la récupération du sens de mots d'action n'a pas été réellement apportée (Willems & Hagoort, 2007 ; Willems et al., 2010 ; Tremblay et al., 2010). Il apparaît toutefois que la représentation du sens des mots d'action comprend en partie les programmes moteurs des actions qu'ils dénotent (Hauk et al., 2004 ; Aziz-Zadeh et al., 2006 ; Kemmerer et al., 2008). Dans notre étude 3, nous avons montré que l'observation de mouvements bi-manuels et l'écoute de verbes d'action tels que « râper » entraînaient une désynchronisation des oscillations du rythme Beta (18-25 Hz), synonyme d'une activation des régions motrices. En revanche, la désynchronisation observée n'était pas identique dans les deux cas. En effet, tandis que la suppression était observée sur une large région centrale composée de cinq électrodes lors de l'observation des mouvements, seule une électrode présentait le même patron de suppression lors de l'écoute de verbes d'action.

Deux interprétations sont possibles pour rendre compte de cette observation. La première est que les verbes d'action conduisent à l'activation d'exactly la même assemblée neuronale que l'observation des mouvements, mais que les neurones qui la composent déchargent moins en réponse aux mots qu'en réponse à l'observation d'une action. La seconde interprétation est que seule une partie de l'assemblée neuronale est recrutée lors du traitement des verbes d'action. Cette dernière proposition est en accord d'une part, avec le fait que le traitement conceptuel implique seulement une simulation partielle de l'activité cérébrale liée à l'expérience perceptuelle (Kiefer et al., 2008), et d'autre part, que cette simulation partielle pourrait s'opérer au travers d'une zone de convergence. De façon plus pertinente encore, nous avons montré que l'écoute de nouveaux mots appris dans le contexte de l'exécution de mouvements bi-manuels conduisait à une désynchronisation des oscillations du rythme Beta sur la même électrode que l'écoute de verbes d'action. Ces observations permettent de suggérer que *les dynamiques neuronales associées au traitement de nouveaux mots associés à des événements moteurs sont plus similaires aux dynamiques neuronales associées au traitement de verbes d'action qu'aux événements moteurs eux-mêmes* (Fargier et al., en préparation). Les représentations du sens des mots semblent alors réunir les informations spécifiques à une modalité (i.e. motrices dans le cadre de nos études), et les représentations conceptuelles au sein de zones de convergence.

Nous attirons l'attention du lecteur sur le fait que si nous avons mis en évidence le développement d'une unique zone de convergence, il a été proposé qu'il existe un réseau composé de multiples ZC, où chaque rang supérieur de ZC correspond à une représentation plus abstraite des entités que la ZC de niveaux inférieurs (voir Figure 5.1). Ainsi, l'on suggère que les aires associatives proches des aires dédiées au traitement visuel captureraient les patrons d'activation visuels tandis que les aires associatives proches des aires motrices captureraient les activations motrices (Simmons & Barsalou, 2003). Des ZC modales participeraient alors à la récupération des informations sensori-motrices correspondant à une modalité spécifique tandis que des ZC multi-modales (de rangs supérieurs) formeraient des représentations cohérentes de concepts plus complexes. En effet, plus les entités sont complexes, plus l'assemblée de schémas ou d'informations requise pour une représentation cohérente devient importante, avec au sommet de cette architecture une ZC de haut-niveau, entièrement abstraite et résultant de la projection des ZC de rangs inférieurs (voir Figure 11.3).

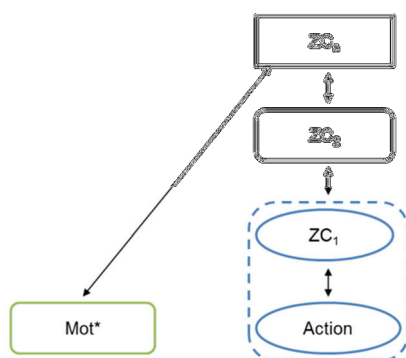


Figure 11.3. Mise en place d'un système de zones de convergence. Tandis que nous avons observé l'établissement d'une zone de convergence dite motrice ou de rang 1 (ZC_1), un système composé de zones de convergence hétéro-modales (de rangs intermédiaires, ici ZC_2) projetant sur une zone de convergence de haut-niveau (ZC_n) semble à la base de la représentation du sens des mots et des concepts.

En accord avec d'autres propositions (Thompson-Schill, 2003; Kiefer et al., 2008; van Elk et al., 2010; Willems et al., 2010), l'ensemble de nos résultats semble impliquer que l'activité motrice observée lors du traitement des mots d'action reflète, plutôt qu'une représentation motrice explicite, une représentation non spécifique qui conduit à une relative indépendance des concepts

en regard de leur contenu. Ces observations pourraient ainsi être interprétées comme, tel que suggéré par Thompson-Schill (2003), le premier pas d'un processus graduel d'abstraction à partir des représentations à modalité spécifique, en d'autres termes d'un processus de transformation des représentations à modalité spécifique en représentations amodales. Il reste toutefois à définir de quoi il est réellement question lorsque l'on parle d'abstraction, ce qui, comme le souligne Barsalou (2003 ; 2005), constitue un vrai défi. Ce dernier a notamment décrit six sens différents à l'abstraction parmi lesquels la connaissance liée à une catégorie, les représentations sommaires, schématiques ou encore les représentations flexibles. Il souligne alors que *l'abstraction peut correspondre à la connaissance extraite à partir de l'expérience « florissante et bourdonnante »* (Barsalou, 2003), une connaissance mise en mémoire sous forme de représentations sommaires qui contiennent une quantité moindre d'informations que celles rencontrées au cours des expériences perceptuo-motrices. Ces représentations seraient alors schématiques dans la mesure où elles correspondent à une simulation, seulement partielle, de l'expérience. Simmons & Barsalou (2003) ont ainsi proposé un modèle expliquant un tel processus d'abstraction ou de « déplacement antérieur » (Thompson-Schill, 2003) mis en place au travers de la réactivation incomplète des états modaux mis en jeu lors de l'encodage d'une entité (Simmons and Barsalou, 2003) et via la formation de *représentations plus abstraites, stockées au sein de zones de convergence*.

Enfin, dans quelle mesure le développement d'une telle zone de convergence va à l'encontre de l'hypothèse de l'apprentissage associatif de type hebbien (Hebb, 1949) ? Selon le postulat de Hebb, la co-activation répétée de deux assemblées de neurones indépendantes conduit au développement d'une nouvelle assemblée neuronale incluant les deux réseaux initiaux, cette nouvelle assemblée neuronale étant activée par la suite dans son intégralité. Or, dans le cadre de nos travaux, si des circuits neuronaux hebbiens semblent, à première vue, s'être mis en place, deux objections apparaissent pertinentes. D'une part, l'on observe le développement d'une zone de convergence, autrement dit d'un nouveau réseau, qui n'est pas activé de façon équivalente par l'observation d'actions et l'écoute de mots d'action. D'autre part, les réseaux mis en place au cours de l'apprentissage ne semblent pas recrutés dans leur intégralité, ou de façon automatique (voir section 2.5. consacrée à la flexibilité des représentations sémantiques neuronales). Avant d'aborder ce point, la prochaine section propose d'examiner si le langage a un statut privilégié pour l'acquisition des relations symboles-référents.

2.3. *Le rôle du langage dans le développement des représentations sémantiques*

Dans les paragraphes précédents, nous avons vu que les circuits neuronaux dédiés au traitement sémantique se développaient par apprentissage et comprenaient à la fois les régions à modalité spécifique et des zones de convergence permettant des représentations moins spécifiques. Dans l'étude 3 rapportée dans le chapitre IX, nous avons examiné si le développement de tels circuits sémantiques était contingent de l'entrée linguistique. Autrement dit, d'autres stimuli auditifs appris dans le contexte de l'exécution d'actions ou de l'observation d'images peuvent-ils conduire aux mêmes observations, à savoir à la formation des mêmes circuits neuronaux distincts ? Pour répondre à cette question, nous avons utilisé, outre les pseudo-mots similaires à l'étude 1, à la fois des stimuli verbaux non intelligibles (i.e. des stimuli inversés temporellement) et non verbaux (i.e. tons). Concernant les tons, les participants ont présenté, du point de vue de la performance, une plus grande difficulté d'apprentissage que pour les autres stimuli auditifs. Quant aux stimuli inversés, les patrons de performance étaient

meilleurs mais restaient toutefois inférieurs à ceux observés pour les pseudo-mots. De façon intéressante, nous n'avons pas montré, en analysant la désynchronisation des oscillations du rythme Beta, le recrutement des aires motrices lors de l'écoute des tons ou des stimuli inversés qui avaient été appris en association avec l'exécution de gestes durant l'entraînement. Nous pouvons alors interpréter ces résultats comme le reflet d'un privilège pour les stimuli linguistiques (intelligibles) qui semblent constituer un substrat unique pour l'acquisition de nouvelles relations symboles-référents. Concernant ce dernier point, il paraît important de souligner que l'avantage des stimuli linguistiques sur les stimuli non verbaux a déjà été montré notamment dans le cadre de l'étiquetage des objets chez les enfants (i.e. « labelling » en anglais) (Waxman & Markow, 1995; Balaban & Waxman, 1997 ; voir Waxman & Gelman, 2009 pour une revue). En effet, dès trois mois, les enfants montrent une préférence pour les mots comparés à des tons pour former des catégories d'objets (Fulkerson & Waxman, 2007; Ferry et al., 2010) . Ainsi, bien que les sons linguistiques tels que les mots ne soient pas, du moins temporairement, la forme symbolique exclusive¹⁸ (Namy & Waxman, 1998; Graham & Kilbreath, 2007), *les mots deviennent la forme référentielle privilégiée dès la fin de la seconde année de vie* (MacKenzie et al., 2011).

Remarquons toutefois que selon le principe d'apprentissage associatif hebbien, l'association de n'importe quel stimulus auditif avec l'exécution d'actions devrait conduire à l'établissement de circuits neuronaux partagés entre les régions impliquées dans le traitement de ces stimuli et les régions motrices. A ce titre, et du fait de leurs similarités avec les pseudo-mots, le cas des stimuli inversés temporellement est encore plus intrigant. Les stimuli inversés sont connus pour enfreindre plusieurs propriétés phonologiques de la parole (Binder et al., 2000) tout en conservant ses caractéristiques spectrales absolues (Mehler et al., 1988) ou encore les transitions formantiques ainsi que l'information phonétique (Binder et al., 2000; Dehaene-Lambertz et al., 2002). En lien avec cela, plusieurs études menées en IRMf ont montré que les stimuli inversés n'étaient pas traités de façon similaire à la parole dans le cerveau. Par exemple, certains auteurs ont rapporté des activations plus importantes pour la parole comparée aux stimuli inversés dans le gyrus angulaire gauche (Perani et al., 1996; Dehaene-Lambertz et al., 2002) (Binder et al., 2000; Peña et al., 2003). Dans notre étude, les performances pour les stimuli inversés étaient bonnes, pourtant aucun effet sur la désynchronisation du rythme Beta n'a été observé. Selon nous, ce résultat pourrait indiquer que les stimuli inversés n'ont pas été en mesure d'incorporer des traces des événements perceptuels et moteurs acquis durant l'entraînement (voir Chapitre IX). Ce phénomène pourrait être lié à des différences de connectivité au sein des réseaux sous-tendant le traitement des stimuli inversés par rapport aux stimuli langagiers tels que les mots ou les pseudo-mots. Une étude récente menée par Londei et collaborateurs (2009) vient d'ailleurs apporter des arguments en faveur de cette hypothèse. Ces derniers ont notamment montré qu'un réseau distribué particulier comprenant les modules moteur, somato-sensoriel et pariétal, était recruté pour le traitement de mots ou de pseudo-mots. En revanche, ce n'était pas le cas lors du traitement de stimuli inversés temporellement. En effet, pour ces stimuli, il ne semble pas y avoir de connexions directes entre les composantes somato-sensorielles et les composantes motrices de ce réseau tandis que le gyrus de Heschl ne serait connecté ni au module moteur ni au gyrus frontal inférieur (Londei et al., 2009). Les auteurs ont donc proposé *qu'une telle*

¹⁸ Dans leur étude, Namy & Waxman (1998) ont montré que les enfants âgés de 18 mois pouvaient interpréter des gestes, tout comme les mots, comme des noms pour des catégories d'objets. A 26 mois, en revanche, seuls les mots semblent avoir une valeur symbolique.

scission dans le réseau pariéto-somato-moteur initial soit liée au manque de reproductibilité (en termes articulatoires) des stimuli inversés. Bien qu'il n'ait jamais été demandé aux participants de reproduire les stimuli auditifs appris, l'absence d'activité motrice induite par les stimuli auditifs autres que les pseudo-mots est-elle liée à la capacité de reproduire ces stimuli ? A cet égard, rappelons les prédictions de la théorie motrice de la perception de la parole (Lieberman et al., 1967 ; Liberman & Mattingly, 1985 ; Liberman & Whalen, 2000) et ses corrélats neuronaux, à savoir l'existence de liens forts entre les mécanismes cérébraux liés à la production et la perception linguistique. Cette théorie stipule que ce qui est reconnu dans la communication orale ne sont pas les sons composant les mots, mais plutôt les gestes articulatoires réalisés pour les produire (Lieberman et al., 1967 ; Liberman & Mattingly, 1985 ; Liberman & Whalen, 2000). L'on peut alors faire l'hypothèse qu'afin d'incorporer aux stimuli auditifs une quelconque trace de l'expérience et de les lier à un référent de manière symbolique (au travers de circuits partagés avec les régions à modalité spécifique), un réseau neuronal particulier sous-tendant le traitement lexical serait nécessaire afin de communiquer sur ces référents et les expériences sensori-motrices associées.

Dans une lignée similaire, d'autres études ont mis en évidence un avantage pour les stimuli langagiers comparés aux autres types de stimuli auditifs. Lupyan & Thompson-Schill (2010) ont notamment montré, au travers d'une tâche de catégorisation d'images, que les indices verbaux tels que le mot « chat » conduisait à une vérification des objets congruents plus efficace (e.g. temps de réponses plus courts et performance supérieure) en comparaison à d'autres indices non-verbaux tels que le son d'un miaulement de chat. Les auteurs ont alors proposé que *le langage active de façon particulièrement efficace des aspects de la représentation conceptuelle, notamment les représentations multimodales qui constituent le concept.* Tel que nous l'avons suggéré, les associations entre le langage et les informations sensorielles et motrices ne peuvent pas être interprétées de façon équivalente à des associations multisensorielles¹⁹ (Nazir et al., sous presse). Si les associations multimodales sont communément considérées comme des facilitateurs dans le décodage des informations, ces dernières sont-elles pour autant constitutives du sens ? Il est évident que le caractère particulier des mots réside dans leur capacité symbolique à dénoter un référent (Meteyard et al., 2010 ; Nazir et al., sous presse) et non pas simplement dans le fait d'être associés aux caractéristiques perceptuo-motrices des référents (Waxman & Geldman, 2009). Nous attirons alors l'attention du lecteur sur le fait que l'ensemble de ces observations vont à l'encontre du modèle de la représentation conceptuelle proposé par Pobric et collaborateurs (2010). Ce modèle place les descriptions verbales, ainsi que les informations visuelles, auditives ou encore somato-sensorielles sur un même niveau en proposant que toutes convergent vers une région amodale (i.e. les ATL) pour former une représentation cohérente. Plutôt que de considérer les descriptions verbales comme une information sensorielle supplémentaire, il semble que le langage joue un rôle particulier dans la formation des représentations conceptuelles. Ainsi, Lupyan (Lupyan et al., 2007; Lupyan, 2008) suggère-t-il que les mots (i.e. labels) sont *des indices qui modulent les trajectoires des représentations perceptuo-conceptuelles.* Nous pouvons dès lors faire l'hypothèse qu'un tel phénomène se met en place au travers du développement, puis du recrutement de zones de convergence. De façon intéressante, cette idée est en accord avec la proposition de Mesulam (1998) qui, au travers d'une région appelée « Lex », concilie l'idée même de zone de convergence

¹⁹ Ici, les stimuli auditifs tels que les stimuli inversés ou les tons n'ont pas le même caractère que des stimuli langagiers et constituent dès lors une information auditive supplémentaire dans le cadre d'associations multisensorielles.

et les représentations lexicales associées à la connaissance conceptuelle. Ce dernier propose, en effet, que les représentations lexicales ne soient pas directement liées aux aspects sensori-moteurs des associations qui composent le sens du mot, mais plutôt au travers d'une zone intermédiaire. A l'instar d'autres auteurs (Kiefer et al., 2007 ; Willems & Hagoort, 2007 ; Willems et al., 2010 ; Binder & Desai, 2011), Mesulam (1998) introduit cette distinction pour pallier le fait que le patron d'activation neuronale pour des mots ayant des attributs visuels (tels que la couleur ou le déplacement spatial) ne constitue pas ou peu de chevauchement²⁰ avec le patron d'activation associé au traitement de ces attributs perceptuels (Martin et al., 1995, 1996; Chao and Martin, 1999; Bedny et al., 2008; Reville et al., 2008). Cette zone, appelée « Lex », jouerait alors le rôle d'une aire d'étiquetage ou de labélisation lexicale intermédiaire afin d'encoder les représentations pré-lexicales liées aux informations perceptuelles et motrices associées aux mots. Du fait d'une part, de nos observations indiquant que seuls les pseudo-mots sont parvenus à incorporer des traces de l'expérience, et d'autre part que « Lex » (i.e. ZC dans notre cas) est censée coder les informations perceptuelles et motrices à un niveau plus abstrait, il semble que *cette région (LEX ou ZC) fournisse un format particulièrement adapté pour associer les attributs sensori-moteurs (liés aux référents) aux stimuli ayant un caractère symbolique* (Nazir et al., sous presse). En accord avec Mesulam (1998), les aires périsylvienne pour le langage que sont Broca et Wernicke apparaissent alors comme *deux modules trans-modaux constituant des « passerelles charnières » afin de lier la forme des mots aux associations arbitraires qui composent leurs sens* (voir Figure 11.4).

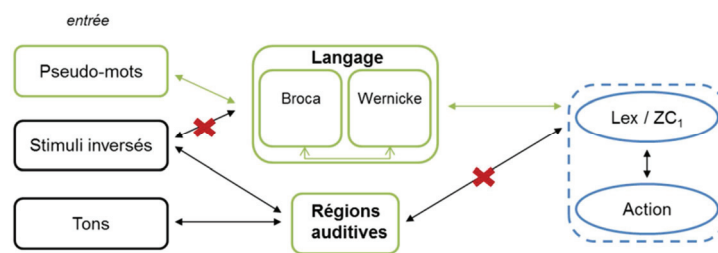


Figure 11.4. Spécificité du langage et zones de convergence L'établissement de liens entre les stimuli auditifs et l'exécution de mouvements n'a été mis en évidence uniquement pour les pseudo-mots. Les autres stimuli (stimuli inversés et tons) n'ayant pas conduit à cette observation, il semble que le développement de ces liens (au travers d'une ZC ou Lex selon notre hypothèse) soit intimement lié aux aires classiques pour le langage.

En définitive, selon Mesulam (1998), lorsqu'un mot est perçu, sa forme acoustique ou visuelle est encodée dans un premier temps au travers des cortex associatif auditif ou visuel. Cette représentation est ensuite transmise aux aires du langage (notamment l'aire de Wernicke), ce qui induit une résonance optimale au sein des zones lexicales intermédiaires ou zones de convergence conduisant à l'activation (i.e. la récupération) des associations sensori-motrices qui composent le sens du mot.

²⁰ Il semble plutôt que les mots évoquent l'activation des aires cérébrales situées à proximité des régions associées au traitement de ces attributs visuels.

2.4. Flexibilité de l'engagement des régions à modalité spécifique dans les représentations sémantiques

2.4.1. Indices empiriques

Les indications quant au fait que la représentation du sens des mots dans le cerveau inclut les régions corticales à modalité spécifique ainsi que des zones de convergence supplémentaires, que ces dernières constituent des représentations spécifiques ou plus abstraites (voir paragraphe précédent), sont cohérentes avec l'idée d'une certaine flexibilité des activités sensori-motrices observées lors du traitement des mots (Willems & Casasanto, 2011) pour une revue. De façon

intéressante, il semble que la contribution des régions à modalité spécifique lors du traitement conceptuel ou du traitement des mots ne soit pas automatique (Raposo et al., 2009; Rueschemeyer et al., 2010) mais au contraire, sensible au contexte lexico-sémantique (van Dam et al., 2010, 2011; van Elk et al., 2010). Récemment, van Dam et collaborateurs (2011) ont par exemple examiné si le recrutement des aires motrices durant le traitement de mots dénotant des objets possédant à la fois des caractéristiques motrices et visuelles (e.g. une balle de tennis) pouvait être modulé en fonction du contexte au travers duquel les propriétés conceptuelles sont récupérées. Ainsi, il était demandé aux participants de se concentrer alternativement sur les caractéristiques visuelles ou motrices des mots perçus. Les auteurs ont montré que l'activation des aires motrices telles que le sillon intrapariétal postérieur gauche (pIPS) et le lobule pariétal inférieur gauche (IPL) associée à l'écoute de mots dits d'action (i.e. quand les participants sont focalisés sur les propriétés motrices des référents), en comparaison de mots abstraits, diminuait lorsque les participants se concentraient sur les propriétés visuelles associées aux référents. Il est important de souligner que les activations différentielles observées au sein des aires motrices n'étaient pas observées lors du traitement de mots associés à aucune propriété motrice ou visuelle. Ces résultats ne peuvent donc pas être attribués au contexte linguistique *per se*.

Quid des résultats obtenus au cours de ce travail de thèse? Dans l'étude 1, rapportée dans le chapitre VII, la désynchronisation des oscillations du rythme μ observée après entraînement lors de l'écoute de nouveaux mots d'action n'est plus présente lors du deuxième jour d'expérience. En effet, bien que les performances de reconnaissance des mots soient toujours hautes, et ainsi les relations mots-référents acquises, le recrutement des structures motrices n'est plus évident. Si l'apprentissage des mots s'opère selon un processus rapide (Shtyrov et al., 2010; Alexandrov et al., 2011; Shtyrov, 2011, 2012; MacGregor et al., 2012; McMurray et al., 2012), et durable (Davis & Gaskell, 2009; Davis et al., 2009) alors, bien que les structures motrices ne semblent plus être activées le lendemain, les représentations sémantiques des nouveaux mots doivent être toujours implémentées dans le même réseau neuronal. Notons qu'un encodage rapide de nouveaux mots n'est pas obligatoirement corrélé à une rétention à long terme efficace (Friedrich and Friederici, 2011), tandis que l'accès aux nouvelles représentations tend à influencer leur consolidation dans la mémoire à long terme (Hultén et al., 2010). De cette manière, il est possible qu'il soit nécessaire d'intégrer les nouveaux mots à un système sémantique plus large afin de consolider leur représentation dans le cerveau.

Dans une lignée similaire, notre étude 3, décrite dans le chapitre IX, montre que la désynchronisation des oscillations Beta durant l'écoute de verbes d'action n'est plus évidente le second jour de l'expérience. Nous pouvons interpréter ce résultat comme la conséquence du fait

que le premier jour, ces mots bien connus sont les seuls stimuli auditifs que les participants peuvent reconnaître et donc comprendre. En revanche, le lendemain, les participants ont appris quarante-huit nouvelles associations. Par conséquent, la récupération des informations motrices pourrait être devenue moins pertinente pour la compréhension de ces verbes d'action en regard des autres stimuli auditifs. Ainsi, que ce soit dans le cadre de l'écoute de verbes d'action courants ou dans le cas de nouveaux mots appris dans le contexte de l'exécution d'actions, une fois les circuits neuronaux sémantiques mis en place, le recrutement de ces derniers pour le traitement du sens des mots semble flexible et dépendant du contexte dans lequel ils sont perçus. La flexibilité des activations sensori-motrices dans la compréhension du langage a particulièrement été montrée dans le cadre de phrases. Moody & Gennari (2010) ont notamment montré que l'activation du cortex prémoteur durant le traitement de verbes d'action tels que « pousser » était modulée par la quantité d'effort physique induit dans la phrase. Par exemple, la phrase « Le déménageur pousse le piano » décrit une action pour laquelle l'effort physique impliqué est plus grand que la phrase « Le déménageur pousse la chaise ». De façon intéressante, les auteurs ont montré que l'activation du cortex prémoteur était plus forte pour la première phrase comparée à la seconde (Moody and Gennari, 2010). Par ailleurs, Papeo et collaborateurs (2011) ont montré, à l'aide d'une étude en TMS, que l'excitabilité du cortex moteur durant le traitement de mots d'action pouvait être modulée selon que la phrase est à la première ou à la troisième personne du singulier. En effet, ces derniers ont montré que l'excitabilité motrice était augmentée lors du traitement de verbes d'actions de la main présentés à la première personne (e.g. « Je tire ») tandis qu'elle était significativement moins importante, voire absente, lorsque les mots étaient présentés à la troisième personne (e.g. « Il/Elle tire ») (Papeo et al., 2011).

De façon plus pertinente encore, Aravena et collaborateurs (sous presse) ont récemment examiné l'effet de la négation sur l'activité motrice au travers de la modulation de la force de préhension (Frak et al., 2010). Ces auteurs ont tout d'abord montré une augmentation significative de l'amplitude de la force de préhension pour des mots d'action placés dans un contexte affirmatif (e.g. « Dans la salle de sport, Fiona soulève des altères »). L'augmentation de l'amplitude de la force de préhension est alors interprétée comme étant le reflet de l'activation du système moteur influant sur l'excitabilité cortico-spinale. En revanche, lorsque les mots d'action étaient placés dans un contexte de négation (e.g. « A l'intérieur de l'avion, Laure ne soulève pas son bagage »), cette activation était absente. Aravena et collaborateurs (sous presse) proposent alors que le contexte de négation empêche le recrutement des structures motrices pour le traitement des mots, bien que ceux-ci réfèrent à des actions. Ainsi, bien que les structures motrices soient impliquées dans le traitement d'un mot tel que « déplacer », cette activation semble dépendre de la pertinence des informations motrices pour le sens du mot dans un contexte donné (« Il/Elle déplace » versus « Il/Elle ne déplace pas ») (Aravena et al., 2012).

2.4.2. Quel corrélat neuronal à la flexibilité ?

À partir de ces observations, il est possible de faire l'hypothèse que, si une certaine représentation sémantique invariante des mots est activée, le contexte sémantique peut moduler le degré de contribution des régions à modalité spécifique dans le traitement des mots. Notons qu'au travers de ses réflexions autour de l'abstraction (Barsalou, 2003 ; 2005) et des zones de convergence (Simmons and Barsalou, 2003), Barsalou évoque l'idée que des représentations sommaires peuvent être récupérées ou utilisées de façon flexible dans une variété de tâches. Cette

flexibilité peut alors être considérée *comme le résultat d'un système interprétatif dynamique* (Barsalou, 2003 ; 2005). D'une certaine manière, avec l'apprentissage s'opère un enrichissement des représentations (et des simulations) qui contribuent à cette flexibilité. En d'autres termes, le contexte co-détermine quelle partie du sens, et par conséquent quelle partie des circuits neuronaux sémantiques, est activée pour la récupération et l'interprétation du sens du mot. Tabossi & Johnson-Laird (1980) avaient déjà souligné que le concept « piano » dans un contexte tel que « déplacer un piano » était différent du concept impliqué dans un contexte tel que « jouer du piano ». Rappelons que le fait que la récupération du concept « aigle » et la simulation associée diffèrent, que celui-ci soit placé dans le contexte d'un aigle volant dans le ciel ou d'un aigle reposant dans son nid (Zwaan et al., 2002), est tout autant *un indice de la flexibilité avec laquelle nous recrutons notre connaissance conceptuelle* (Lupyan et al., 2007). Pour autant, à quel niveau se met en place une telle flexibilité ? Prenant appui sur de précédents travaux menés par Tettamanti et collaborateurs (2008) en IRMf sur la négation, Aravena et al. (2012) soulignent qu'il semble que la négation, indépendamment d'un quelconque contenu, soit associée à une déactivation des aires pallido-corticales. L'absence d'activation motrice, ou le blocage de cette activation, pour les mots d'action en contexte de négation serait alors une répercussion d'un effet général de la négation (Aravena et al., 2012).

Dans le cadre des travaux qui composent cette thèse, une telle flexibilité liée au contexte lexico-sémantique n'a pas été mise en évidence puisque nous avons travaillé sur des mots isolés. En revanche, nous avons montré que l'activation motrice n'était pas observée de façon automatique et stable (chapitre VII et IX) tandis qu'elle pouvait être mise au service de l'exécution d'un mouvement de préhension (chapitre X). Il est donc possible qu'il existe un autre système au travers duquel la flexibilité des représentations sémantiques s'opérerait. Rappelons que nous avons mentionné dans la section II.3. de l'introduction à ce travail que de nombreuses études neuropsychologiques s'accordaient pour envisager que les ATL jouent le rôle de zones où convergeraient l'ensemble des informations nécessaires à la formation d'une représentation sémantique cohérente (Lambon-Ralph et al., 2010). Nous pouvons alors faire l'hypothèse que la flexibilité se mette en place au sein des ATL qui agiraient par conséquent comme une zone « passerelle ». De façon plus pertinente encore, Binder et collaborateurs (2009) ont récemment réalisé une méta-analyse d'un ensemble de 120 études en neuroimagerie fonctionnelle portant sur le traitement sémantique et mis en évidence que certaines structures cérébrales étaient activées, de façon quasiment automatique, dans chacune des études. Parmi ces structures, le gyrus angulaire (AG) attire notre attention. Le gyrus angulaire, parfois désigné comme la jonction temporo-pariétale, est une partie du cortex environnant l'extension pariétale du sillon temporal supérieur (STS) et est constitué de la continuation des gyrus temporaux supérieur et médian dans le lobe pariétal inférieur (Binder et al., 2009). Il a par ailleurs été montré que cette région recevait peu voire aucune entrée directe de la part des aires sensorielles primaires, au contraire des régions associatives auxquelles il est fortement connecté (Mesulam et al., 1977 ; Andersen et al., 1990 ; voir Binder et al., 2009). Cette large connectivité avec les aires associatives visuelles, spatiales, auditives ou encore somato-sensorielles en fait un bon candidat pour une zone de convergence de haut niveau, et siège de la flexibilité décrite précédemment. De plus, des lésions du gyrus angulaire gauche sont connues pour entraîner une large variété de déficits cognitifs tels que l'anomie, l'apraxie idéomotrice ou encore à des déficits de la compréhension de phrases. Sur la base de ces informations, Binder et collaborateurs (2009) ont argué que cette région pouvait jouer

un rôle dans l'intégration d'informations complexes (Ni et al. 2000; Friederici et al. 2003; Newman et al. 2003) et plus généralement dans la récupération de la connaissance. Des indications supplémentaires en faveur de cette hypothèse ont d'ailleurs été apportées récemment par Humphries et collaborateurs (2007). Ces derniers ont en effet montré en IRMf que durant la compréhension de phrases, le gyrus angulaire présentait une activation tardive, apparaissant à la fin de la phrase, et uniquement lorsque les mots pouvaient être intégrés afin de former une représentation cohérente (Humphries et al., 2007). Binder et al. (2009) concluent en soulignant que, *bien qu'impliqué dans tous les aspects du traitement sémantique, le gyrus angulaire occupe le sommet du système sous-tendant la récupération et l'intégration des concepts.*

2.4.3. Conclusion

L'ensemble de ces observations nous permet donc de suggérer que la représentation du sens des mots inclut, outre les régions à modalité spécifique et des zones de convergence modales, une (ou plusieurs) zone(s) de convergence de haut-niveau au sein de laquelle se met en place une modulation du recrutement des aires cérébrales impliquées dans la récupération du sens, un phénomène décrit ici sous le terme de flexibilité. Comme mentionné dans le paragraphe précédent, les ATL ou encore le gyrus angulaire gauche constituent des candidats intéressants pour une telle zone de convergence de haut niveau. Il est à noter toutefois que les aires de Broca et de Wernicke pourraient également jouer ce rôle. En effet, Mesulam (1998) considère ces régions comme des modules trans-modaux constituant des « passerelles charnières » afin de lier la forme des mots aux attributs sensori-moteurs qui leur sont associés. De façon similaire, Price (2012) propose que ces régions, impliquées à la fois dans la perception et la production des mots, forment des zones de convergence recevant et envoyant des signaux aux autres aires cérébrales impliquées dans le traitement du langage. En conclusion, à l'heure actuelle, bien que de nombreuses observations suggèrent une certaine flexibilité de la contribution des régions à modalité spécifique dans les représentations sémantiques, il ne semble pas possible d'en inférer plus précisément les corrélats neuronaux.

2.5. *Vers un nouveau modèle de la représentation du sens des mots dans le cerveau*

Dès lors qu'il est question de la représentation du sens ou des concepts dans le cerveau, plusieurs approches s'affrontent. Comme nous l'avons indiqué tout au long de ce travail de thèse, ces affrontements ne reposent plus réellement sur une dichotomie entre les représentations abstraites et incarnées mais plutôt selon un continuum en regard du degré de dépendance des représentations conceptuelles vis-à-vis des informations sensori-motrices relatives aux référents (Meteyard et al., 2010). Dans le chapitre V, nous avons mis en opposition trois approches : La première selon laquelle les circuits sémantiques se résument aux régions à modalité spécifique impliquées lors de l'expérience perceptuo-motrice en jeu lors de l'acquisition des concepts (Pulvermüller, 1999 ; 2001 ; 2005 ; 2011) ; Une deuxième approche qui propose que le sens est représenté principalement au sein d'un centre amodal, associé secondairement aux régions à modalité spécifique (Patterson et al., 2007; Mahon and Caramazza, 2008) ; Et enfin, une approche postulant l'existence de zones de convergence à l'interface ou dans les régions à modalité spécifique (Damasio, 1989; Simmons & Barsalou, 2003; Thompson-Schill, 2003; Meyer & Damasio, 2009). Au vu de l'ensemble des données recueillies au cours de ce travail de thèse, et des interprétations que nous en avons faites, nous proposons un modèle qui intègre des

informations données par chacune des trois approches précédemment mentionnées. Ce modèle est représenté dans la Figure 11.5.

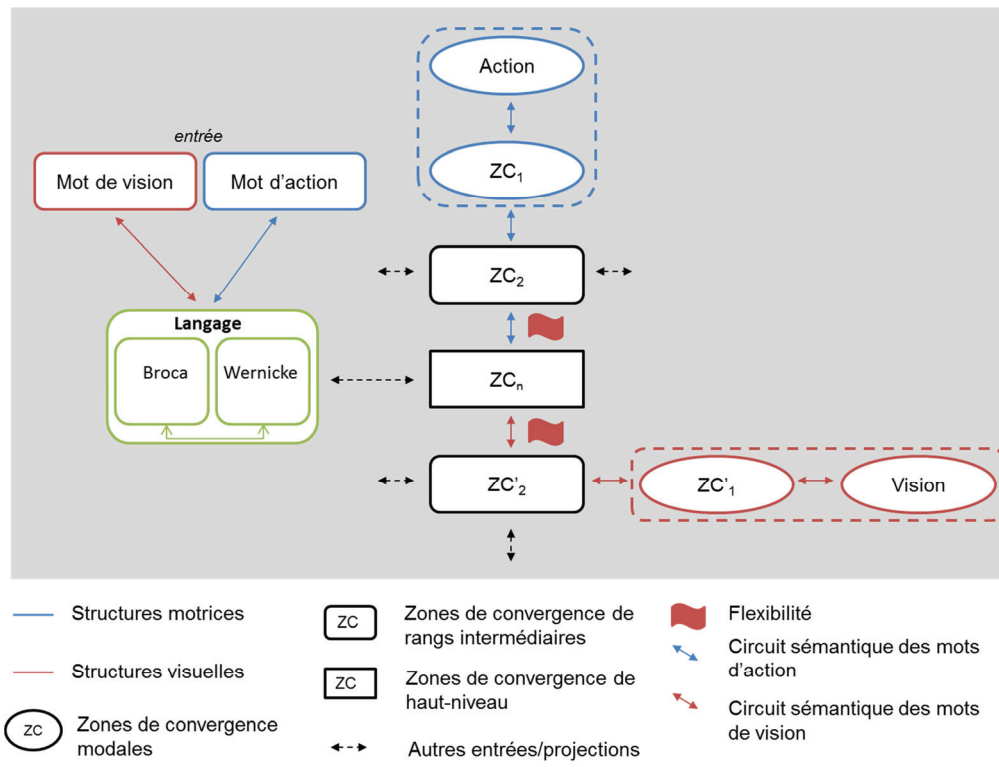


Figure 11.5. Modèle de la représentation du sens des mots dans le cerveau.

Ainsi, le sens des mots semble-t-il représenté au sein d'un système incluant les régions à modalité spécifique associées à un système hiérarchisé de zones de convergence de différents rangs. Des zones de convergence dites modales ou de rang 1 semblent participer à la représentation du sens (ZC_1). En effet, nous avons notamment montré via la désynchronisation des oscillations du rythme μ le développement d'une ZC permettant une représentation non-spécifique des actions et probablement localisée dans les régions motrices. Bien que nous ne l'ayons pas démontré, Meyer & Damasio (2009) ont proposé l'existence d'autres ZC, recevant des informations provenant d'autres systèmes sensori-moteurs et permettant la représentation des informations à un niveau plus abstrait, autrement dit moins spécifiques. Un tel système hiérarchisé de ZC de rang intermédiaire, multimodales, pourrait converger au sein d'une zone de convergence de haut niveau, entièrement amodale (ZC_n). Notons qu'ici, nous symbolisons le sommet de cette architecture par une zone de convergence de rang n. Cependant, comme mentionné précédemment, plusieurs candidats seraient disponibles pour jouer ce rôle, à savoir les ATL ou encore le gyrus angulaire (voir section 2.4). Par conséquent, nous ne pouvons pas exclure qu'il existe un système de plusieurs ZC de rang n. Au cours de ce travail de thèse, nous avons démontré l'existence d'une zone de convergence lors du traitement de nouveaux mots d'action. En ce qui concerne les nouveaux mots de vision, nous avons pu observer une trace de l'apprentissage sur les électrodes occipito-pariétales que nous avons lié au système visuel. Ce modèle part donc du principe que le système de zone de convergence est valable pour l'ensemble des modalités perceptuelles et motrices.

Nous avons également mis en évidence que les stimuli linguistiques présentaient un avantage vis-à-vis de l'acquisition de nouvelles relations symboles-référents. En ligne avec la proposition de Mesulam (1998), cette observation nous conduit à mettre l'accent sur l'importance des aires classiques pour le langage (Broca et Wernicke) dans l'établissement des zones de convergence *permettant à la connaissance lexicale liée aux objets d'être ancrée dans l'expérience perceptuo-motrice correspondante*. Enfin, une certaine flexibilité des représentations conceptuelles semble s'opérer en fonction du contexte lexico-sémantique. Cette flexibilité (symbolisée dans le modèle par un drapeau rouge) pourrait se mettre en place au niveau de la (ou des) zone(s) de convergence de rang n.

De façon similaire à Mesulam (1998), deux lectures de ce modèle sont possibles dans le cadre de la récupération du sens du mot et lors de la production du mot. Ainsi, après que la forme d'un mot perçu ait été traitée au sein des cortex associatif visuel ou auditif (i.e. pour un mot écrit ou entendu), la représentation du mot serait transmise de Wernicke au système de zones de convergence, ce qui induirait une résonance jusqu'à la ZC de rang 1 permettant l'activation des associations (motrices ou visuelles pour un mot d'action ou de vision respectivement) qui définissent le sens du mot. Dans le cas de la production d'un mot d'action comme nous l'avons étudié dans l'étude 4 (Fargier, Ménoret, et al., 2012), la ZC de rang 1 (située dans les régions motrices) pourrait être activée selon un processus de génération interne évoquée par la connaissance sémantique. *Les projections de la (ou des) ZC atteindraient l'aire de Wernicke qui agirait telle une passerelle transmodale pour activer la forme phonologique correspondant au mot afin que celui-ci puisse être articulé via l'aire de Broca et les autres régions pré-motrices* (Mesulam, 1998). Les programmes moteurs associés à l'action que le mot dénote ayant été activés au travers du recrutement de la ZC de rang 1, la verbalisation du mot pourrait alors conduire à la facilitation de l'exécution d'un mouvement (e.g. mouvement de préhension dans le cas de la verbalisation du mot « attraper »). Notons enfin que si dans ce modèle nous n'avons fait figurer que les régions motrices et visuelles, ce système peut être étendu à toutes les régions à modalité spécifique telles que les régions auditives, somato-sensorielles, ou encore olfactives.

3. Perspectives

Si le présent travail de thèse nous a permis, notamment, de développer un nouveau modèle de la représentation du sens des mots dans le cerveau, de nombreuses perspectives, tant sur le versant fondamental que sur le versant clinique avec un intérêt en réhabilitation, sont offertes par les données recueillies.

La première perspective, évidente, concerne l'investigation précise des régions cérébrales mises en jeu lors des processus sous-jacents à l'acquisition de nouvelles relations mots-référents. En effet, dans nos études en apprentissage, que ce soit au travers de l'analyse des potentiels évoqués ou des oscillations cérébrales, il ne nous est pas possible d'affirmer quelles régions sous-tendent le traitement d'un nouveau mot d'action ou d'un nouveau mot de vision. En effet, comme nous l'avons mis en évidence, bien que les oscillations cérébrales des rythmes μ et Beta apparaissent générées par les cortex somatosensoriel S1 et moteur M1 respectivement, il serait intéressant de pouvoir vérifier la participation effective de ces régions dans le traitement d'un nouveau mot appris dans le contexte de l'exécution d'une action. Quant aux mots de vision, bien que l'on ait été en mesure d'observer une trace de l'apprentissage à partir des potentiels évoqués

sur les régions occipito-temporales, ces derniers sont-ils réellement le reflet du recrutement des aires visuelles ? Cependant, la question la plus intéressante concerne probablement la localisation des zones de convergence mises en évidence dans nos études 1 et 3. Ces dernières sont-elles, comme il l'a été proposé, localisées dans les cortex associatifs hétéro-modaux (Damasio, 1989 ; Meyer & Damasio, 2009 ; Binder & Desai, 2011) ? Reste alors à déterminer comment procéder afin de mettre en évidence ces zones de convergence. Selon notre opinion, les zones de convergence doivent être activées lors du traitement de nouveaux mots appris dans le contexte de l'exécution d'actions et lors de l'observation de ces actions apprises. Il serait alors nécessaire de comparer dans un premier temps les activations cérébrales induites par l'observation de vidéos d'actions apprises en relation avec les nouveaux mots et par l'observation de vidéos d'actions inconnues. Dans un second temps, il faudrait examiner si les activations cérébrales issues de ce contraste coïncident avec les activations cérébrales obtenues pour un contraste entre le traitement de nouveaux mots d'action et de nouveaux mots « inconnus ». La même démarche pourrait être appliquée pour de nouveaux mots appris dans le contexte de l'observation de nouveaux objets et conduire à la mise en évidence de zones de convergence différentes. Enfin, le recrutement d'une zone convergence de haut-niveau, commune au traitement de l'ensemble de ces stimuli pourrait-il être observé ? Ces questions font l'objet d'une étude en IRMf en cours de réalisation.

En ce qui concerne les zones de convergence, l'existence de ces dernières pose la question des mécanismes sous-jacents aux processus d'abstraction. En effet, si le développement de zones de convergence pourrait être le corrélat d'un processus graduel d'abstraction à partir des représentations à modalité spécifique (Thompson-Schill, 2003), quels sont les mécanismes neuronaux qui sous-tendent un tel processus ? Le langage est-il dans une certaine mesure un « catalyseur » de l'abstraction ? Afin de répondre à ces questions, il serait intéressant de développer des études visant à renseigner plus encore sur le rôle du langage dans l'établissement des représentations en mémoire, et notamment dans la formation des zones de convergence. Par ailleurs, nous avons vu dans nos études réalisées sur deux jours qu'il était difficile d'interpréter les phénomènes observés après une nuit de sommeil. Notons que selon un modèle classique de la consolidation de la mémoire, celle-ci est dépendante du sommeil. Le complexe hippocampal dans le lobe temporal médian apparaît crucial dans la formation de nouvelles représentations à long-terme (Marr, 1970; McClelland et al., 1995; Frankland and Bontempi, 2005), en intégrant au moment de l'encodage les informations provenant des aires primaires et associatives (informations à modalité spécifique). Les réactivations des circuits hippocampo-corticaux semblent conduire par la suite au renforcement progressif de connections cortico-corticales, plus indépendantes de l'hippocampe (Takashima et al., 2009; Walker, 2009) pour une étude récente). Ces dernières pourraient alors à la base de représentations plus abstraites. Nous avons d'ailleurs prévu dans l'étude IRM en cours de réalisation de contraster l'apprentissage de nouvelles relations mots-référents selon que celui-ci inclut une nuit de sommeil ou non.

Par ailleurs, bien que la mise en place d'études d'apprentissage soit fastidieuse, il serait intéressant de mettre à profit l'acquisition par des participants d'un certain nombre de nouvelles associations mots-référents afin d'explorer plus encore la pertinence du modèle que nous avons développé. En effet, d'une part nous avons montré que les régions motrices étaient recrutées lors du traitement d'un nouveau mot d'action (Fargier et al., 2012), tandis que d'autre part la verbalisation de mots d'action (e.g. « attraper ») facilitait l'exécution d'un mouvement de

préhension (Fargier, Ménoret, et al., 2012). Ainsi, les mots appris dans le contexte de l'exécution d'une action seraient-ils en mesure de faciliter l'exécution d'un mouvement de préhension au contraire de mots appris dans le contexte de l'observation d'images ? De plus, en regard d'une flexibilité des activations motrices pour les mots d'action, Aravena et collaborateurs (2012) ont récemment montré que le traitement de verbes d'action présentés dans des phrases en contexte de négation n'avait pas d'impact sur la force de préhension. Examiner les variations de l'amplitude de la force de préhension lors du traitement de nouveaux mots appris dans le contexte de l'exécution d'actions puis placés en contexte phrastique serait alors un moyen pertinent de vérifier que ceux-ci se comportent de façon similaire à de réels mots d'action.

Enfin, du fait des liens forts qui unissent le langage et l'action, de nombreux intérêts en réhabilitation peuvent être tirés des travaux réalisés dans cette thèse. En premier lieu, nos résultats démontrant une facilitation de l'exécution d'un mouvement de préhension d'objet par la verbalisation d'un mot d'action congruent (Fargier, Ménoret et al., 2012) amènent inévitablement à envisager d'adapter ce protocole expérimental chez des patients souffrant de troubles moteurs. Si la production spontanée de mots d'action peut améliorer la performance motrice chez des participants sains, son impact chez des personnes atteintes, par exemple de la maladie de Parkinson, pourrait s'avérer significatif. L'on pourrait dès lors envisager des programmes de réhabilitation mettant en œuvre l'association de la production de mots d'action à la réalisation des gestes de la vie quotidienne. Notons que mettre au service de la rééducation les liens entre action et langage a déjà été proposé dans le cadre du traitement de l'aphasie (Pulvermüller and Berthier, 2008) et mis en évidence dans la récupération des verbes (Marangolo et al., 2012). Les bénéfices de l'observation d'actions ont été d'ailleurs montrés chez des patients souffrant de déficits moteurs à la suite de congestions cérébrales (Ertelt et al., 2007) ou encore des suites d'une chirurgie orthopédique (Bellelli et al., 2010).

En second lieu, le rôle des gestes en soutien de la parole et de l'apprentissage, notamment chez les enfants, constitue encore aujourd'hui un domaine de recherche très prisé, et qui compte de nombreux intérêts dans le milieu médico-éducatif (Goldin-Meadow and Alibali, 2012) pour une revue récente). Ainsi, Cook et collaborateurs (2008) ont-ils montré que les enfants qui produisaient des gestes pendant l'apprentissage d'un nouveau concept retenaient mieux ce concept que les enfants qui n'en produisaient pas. Des études ont en outre démontré que le pointage améliorait les performances des enfants lors de tâches verbales de comptage (Alibali & DiRusso, 1999), tandis que les performances de rappel de mots étaient 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). Récemment, McGregor et collaborateurs (2012) ont observé que lorsque le concept et le mot « sous » étaient appris à des enfants selon un paradigme intégrant le geste « sous » réalisé par un enseignant, la rétention du concept était meilleure que lorsque le paradigme était uniquement linguistique. Considérant que des méthodes s'appuyant sur les interactions entre le geste et le langage ont déjà été mises en place auprès d'enfants sourds, ou de jeunes enfants présentant des difficultés d'expression (i.e. la méthode Borel-Maisonny), nos contributions expérimentales pourraient conduire au développement de nouveaux paradigmes chez des enfants présentant des retards d'acquisition du langage, ou encore des troubles d'apprentissage.

4. Conclusion générale

Les questions relatives à la manière dont les concepts et le sens des mots sont représentés dans le cerveau cristallisent depuis de nombreuses années les recherches issues de domaines multiples tels que la philosophie et la psychologie jusqu'aux neurosciences. Le présent travail de thèse dont l'objectif était d'étudier ces questions d'une part, au travers de l'apprentissage de nouvelles relations mots-référents et d'autre part, en apportant des informations supplémentaires quant à l'impact du traitement de mots d'action sur le comportement moteur, nous a conduits vers un nouveau modèle de la représentation du sens des mots dans le cerveau. En accord avec de nombreuses études, nos données soulignent le rôle des régions à modalité spécifique et des informations perceptuo-motrices associées à l'expérience dans le traitement et la représentation du sens des mots. Néanmoins, elles pointent également du doigt l'existence de zones de convergence au travers desquelles pourraient s'établir des représentations plus abstraites. Nos travaux ouvrent également la voie à de futures recherches, visant à identifier de façon précise les régions cérébrales sous-tendant la représentation du sens des mots, ou encore la spécificité du langage vis-à-vis de l'établissement et du recrutement subséquent des zones de convergence. Enfin, car les travaux de recherche ne sauraient être entièrement déconnectés des attentes sociétales, nos résultats pourraient être initiateurs de nouveaux programmes de réhabilitation et de rééducation afin de réduire les déficits moteurs ou de langage.

BIBLIOGRAPHIE

- Alegre, M., Gurtubay, I.G., Labarga, A., Iriarte, J., Malanda, A., Artieda, J., 2003. Alpha and beta oscillatory changes during stimulus-induced movement paradigms: effect of stimulus predictability. *Neuroreport* 14, 381–385.
- Alexandrov, A.A., Boricheva, D.O., Pulvermüller, F., Shtyrov, Y., 2011. Strength of word-specific neural memory traces assessed electrophysiologically. *PLoS ONE* 6, e22999.
- Allport A. Distributed memory, modular subsystems and dysphasia. *In: Current perspectives in dysphasia (Newman SK, Epstein R, eds), Edinburgh: Churchill Livingstone, 1985: 207-244.*
- Andersen, R.A., Asanuma, C., Essick, G., Siegel, R.M. 1990. Corticocortical connections of anatomically and physiologically defined subdivisions within the inferior parietal lobule. *J Comp Neurol.* 296:65--113.
- Aravena, P., Hurtado, E., Riveros, R., Cardona, J.F., Manes, F., Ibáñez, A., 2010. Applauding with closed hands: neural signature of action-sentence compatibility effects. *PLoS ONE* 5, e11751.
- Aravena, P., Delevoeye-Turrell, Y., Deprez, V., Cheylus, A., Paulignan, Y., Frak, V. and Nazir, T.A. 2012 Grip Force Reveals the Context Sensitivity of Language-Induced Motor Activity during “Action Words” Processing: Evidence from Sentential Negation. *PLoS ONE* 7(12): e50287.
- Arbib, M.A., 2008. From grasp to language: embodied concepts and the challenge of abstraction. *J. Physiol. Paris* 102, 4–20.
- Arbib, M.A., Liebal, K., Pika, S., 2008. Primate vocalization, gesture, and the evolution of human language. *Curr. Anthropol.* 49, 1053–1063; discussion 1063–1076.
- Arevalo, A., Perani, D., Cappa, S.F., Butler, A., Bates, E., Dronkers, N., 2007. Action and object processing in aphasia: from nouns and verbs to the effect of manipulability. *Brain Lang* 100, 79–94.
- Aziz-Zadeh, L., Damasio, A., 2008. Embodied semantics for actions: findings from functional brain imaging. *J.Physiol Paris* 102, 35–39.
- Aziz-Zadeh, L., Iacoboni, M., Zaidel, E., Wilson, S., Mazziotta, J., 2004. Left hemisphere motor facilitation in response to manual action sounds. *Eur. J. Neurosci.* 19, 2609–2612.
- Aziz-Zadeh, L., Wilson, S.M., Rizzolatti, G., Iacoboni, M., 2006. Congruent embodied representations for visually presented actions and linguistic phrases describing actions. *Curr.Biol.* 16, 1818–1823.
- Bak, T.H., Chandran, S., 2012. What wires together dies together: verbs, actions and neurodegeneration in motor neuron disease. *Cortex* 48, 936–944.
- Bak, T.H., Hodges, J.R., 2004. The effects of motor neurone disease on language: further evidence. *Brain Lang* 89, 354–361.

- 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., Yancopoulou, 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, 321–332.
- Balaban, M.T., Waxman, S.R., 1997. Do words facilitate object categorization in 9-month-old infants? *J Exp Child Psychol* 64, 3–26.
- Barber, H.A., Kousta, S.-T., Otten, L.J., Vigliocco, G., 2010. Event-related potentials to event-related words: grammatical class and semantic attributes in the representation of knowledge. *Brain Res.* 1332, 65–74.
- Barbieri, F., Buonocore, A., Volta, R.D., Gentilucci, M., 2009. How symbolic gestures and words interact with each other. *Brain Lang* 110, 1–11.
- Barrós-Loscertales, A., González, J., Pulvermüller, F., Ventura-Campos, N., Bustamante, J.C., Costumero, V., Parcet, M.A., Avila, C., 2011. Reading Salt Activates Gustatory Brain Regions: fMRI Evidence for Semantic Grounding in a Novel Sensory Modality. *Cereb. Cortex.*
- Barsalou, L.W., 1999. Perceptual symbol systems. *Behav. Brain Sci.* 22, 577–609.
- Barsalou, L.W., 2003. Abstraction in perceptual symbol systems. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 358, 1177–1187.
- Barsalou, L.W., 2008. Grounded cognition. *Annu Rev Psychol* 59, 617–645.
- Barsalou, L.W., 2009. Simulation, situated conceptualization, and prediction. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 364, 1281–1289.
- Barsalou, L.W., Kyle Simmons, W., Barbey, A.K., Wilson, C.D., 2003. Grounding conceptual knowledge in modality-specific systems. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 7, 84–91.
- Beauchamp, M.S., Martin, A., 2007. Grounding object concepts in perception and action: evidence from fMRI studies of tools. *Cortex* 43, 461–468.
- Bedny, M., Caramazza, A., 2011. Perception, action, and word meanings in the human brain: the case from action verbs. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1224, 81–95.
- Bedny, M., Caramazza, A., Grossman, E., Pascual-Leone, A., Saxe, R., 2008. Concepts are more than percepts: the case of action verbs. *J. Neurosci.* 28, 11347–11353.
- Bellebaum, C., Tettamanti, M., Marchetta, E., Della Rosa, P., Rizzo, G., Daum, I., Cappa, S.F., 2012. Neural representations of unfamiliar objects are modulated by sensorimotor experience. *Cortex; a journal devoted to the study of the nervous system and behavior.*
- Bellelli, G., Buccino, G., Bernardini, B., Padovani, A., Trabucchi, M., 2010. Action observation treatment improves recovery of postsurgical orthopedic patients: evidence for a top-down effect? *Arch Phys Med Rehabil* 91, 1489–1494.
- Bernardis, P., Gentilucci, M., 2006. Speech and gesture share the same communication system. *Neuropsychologia* 44, 178–190.

- Bidet-Ildei, C., Sparrow, L., & Coello, Y., 2011. Reading action word affects the visual perception of biological motion, *Acta Psychologica*, 137, 330-334.
- Binder, J.R., Desai, R.H., 2011. The neurobiology of semantic memory. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 15, 527–536.
- Binder, J.R., Frost, J.A., Hammeke, T.A., Bellgowan, P.S., Springer, J.A., Kaufman, J.N., Possing, E.T., 2000. Human temporal lobe activation by speech and nonspeech sounds. *Cereb. Cortex* 10, 512–528.
- Bloom, P. 2000. *How Children Learn the Meanings of Words*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Borghini, A.M., Scorolli, C., 2009. Language comprehension and dominant hand motion simulation. *Hum Mov Sci* 28, 12–27.
- Borgo, F., Shallice, T., 2001. When living things and other “sensory quality” categories behave in the same fashion: a novel category specificity effect. *Neurocase* 7, 201–220.
- Boulenger, V., Hauk, O., Pulvermüller, F., 2009. Grasping ideas with the motor system: semantic somatotopy in idiom comprehension. *Cereb. Cortex* 19, 1905–1914.
- Boulenger, V., Mechtouff, L., Thobois, S., Broussolle, E., Jeannerod, M., Nazir, T.A., 2008. Word processing in Parkinson’s disease is impaired for action verbs but not for concrete nouns. *Neuropsychologia* 46, 743–756.
- Boulenger, V., Roy, A.C., Paulignan, Y., Deprez, V., Jeannerod, M., Nazir, T.A., 2006. Cross-talk between language processes and overt motor behavior in the first 200 msec of processing. *J Cogn Neurosci* 18, 1607–1615.
- Boulenger, V., Silber, B.Y., Roy, A.C., Paulignan, Y., Jeannerod, M., Nazir, T.A., 2008. Subliminal display of action words interferes with motor planning: a combined EEG and kinematic study. *J. Physiol. Paris* 102, 130–136.
- Bozeat, S., Lambon Ralph, M.A., Patterson, K., Garrard, P., Hodges, J.R., 2000. Non-verbal semantic impairment in semantic dementia. *Neuropsychologia* 38, 1207–1215.
- Bozeat, S., Ralph, M.A.L., Graham, K.S., Patterson, K., Wilkin, H., Rowland, J., Rogers, T.T., Hodges, J.R., 2003. A duck with four legs: Investigating the structure of conceptual knowledge using picture drawing in semantic dementia. *Cogn Neuropsychol* 20, 27–47.
- Breedin, S.D., Martin, N., & Saffran, E.M. 1994. Category specific semantic impairments: An infrequent occurrence? *Brain and Language*, 47, 383–386.
- Bright, P., Moss, H., Tyler, L.K., 2004. Unitary vs multiple semantics: PET studies of word and picture processing. *Brain Lang* 89, 417–432.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.J., 2001. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur.J.Neurosci.* 13, 400–404.
- 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. *Brain Res.Cogn Brain Res.* 24, 355–363.

- Caetano, G., Jousmaki, V., Hari, R., 2007. Actor's and observer's primary motor cortices stabilize similarly after seen or heard motor actions. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* 104, 9058–9062.
- Capitani, E., Laiacona, M., Mahon, B., Caramazza, A., 2003. What are the facts of semantic category-specific deficits? A critical review of the clinical evidence. *Cogn Neuropsychol* 20, 213–261.
- Cappa, S.F., 2008. Imaging studies of semantic memory. *Curr. Opin. Neurol.* 21, 669–675.
- 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 [see comment]. *Neurology* 50, 351–355.
- Cappa, S.F., Frugoni, M., Pasquali P. et al. 1998. Category-specific naming impairment for artefacts: a new case, 391-397.
- Caramazza, A., & Coltheart, M. 2006. Cognitive Neuropsychology twenty years on. *Cognitive Neuropsychology*, 23(1), 3-12
- Caramazza, A., Mahon, B.Z., 2003. The organization of conceptual knowledge: the evidence from category-specific semantic deficits. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 7, 354–361.
- Caramazza, A., Shelton, J.R., 1998. Domain-specific knowledge systems in the brain the animate-inanimate distinction. *J Cogn Neurosci* 10, 1–34.
- Carr, T.H., McCauley, C., Sperber, R.D., & Parmelee, C.M. 1982. Words, pictures, and priming: On semantic activation, conscious identification, and the automaticity of information processing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 8, 757–777.
- Catmur, C., Gillmeister, H., Bird, G., Liepelt, R., Brass, M., Heyes, C., 2008. Through the looking glass: counter-mirror activation following incompatible sensorimotor learning. *Eur.J.Neurosci.* 28, 1208–1215.
- Catmur, C., Walsh, V., Heyes, C., 2007. Sensorimotor learning configures the human mirror system. *Curr. Biol.* 17, 1527–1531.
- Cavada, C. 2001. The visual parietal areas in the macaque monkey: current structural knowledge and ignorance. *Neuroimage*, 14, 21-28.
- Chao, L.L., Martin, A., 1999. Cortical regions associated with perceiving, naming, and knowing about colors. *J.Cogn Neurosci.* 11, 25–35.
- Chersi, F., Thill, S., Ziemke, T., Borghi, A.M., 2010. Sentence processing: linking language to motor chains. *Front Neurobot.* 4.
- Cheyne, D., Gaetz, W., Garnero, L., Lachaux, J.-P., Ducorps, A., Schwartz, D., Varela, F.J., 2003. Neuromagnetic imaging of cortical oscillations accompanying tactile stimulation. *Brain Res Cogn Brain Res* 17, 599–611.
- Clark, A., 2006. Language, embodiment, and the cognitive niche. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 10, 370–374.
- Clark, A., 2009. Perception, action, and experience: unraveling the golden braid. *Neuropsychologia* 47, 1460–1468.

- Coccia, M., Bartolini, M., Luzzi, S., Provinciali, L., Ralph, M.A.L., 2004. Semantic memory is an amodal, dynamic system: Evidence from the interaction of naming and object use in semantic dementia. *Cogn Neuropsychol* 21, 513–527.
- Connell, L., 2007. Representing object colour in language comprehension. *Cognition* 102, 476–485.
- Corballis, M.C., 2009. The evolution of language. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1156, 19–43.
- Creem-Regehr, S.H., Dilda, V., Vicchirilli, A.E., Federer, F., Lee, J.N., 2007. The influence of complex action knowledge on representations of novel graspable objects: evidence from functional magnetic resonance imaging. *J Int Neuropsychol Soc* 13, 1009–1020.
- Dalla, V.R., Gianelli, C., Campione, G.C., Gentilucci, M., 2009. Action word understanding and overt motor behavior. *Exp. Brain Res.* 196, 403–412.
- Damasio, A.R., 1989. Time-locked multiregional retroactivation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition. *Cognition* 33, 25–62.
- Damasio, A.R., Tranel, D., 1993. Nouns and verbs are retrieved with differently distributed neural systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 90, 4957–4960.
- Damasio, H., Grabowski, T.J., Tranel, D., Hichwa, R.D., Damasio, A.R., 1996. A neural basis for lexical retrieval. *Nature* 380, 499–505.
- 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, 1053–1064.
- Daniele, A., Giustolisi, L., Silveri, M.C., Colosimo, C., Gainotti, G., 1994. Evidence for a possible neuroanatomical basis for lexical processing of nouns and verbs. *Neuropsychologia* 32, 1325–1341.
- Davis, M.H., Di Betta, A.M., Macdonald, M.J., Gaskell, M.G., 2009. Learning and consolidation of novel spoken words. *J. Cogn Neurosci.* 21, 803–820.
- Davis, M.H., Gaskell, M.G., 2009. A complementary systems account of word learning: neural and behavioural evidence. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 364, 3773–3800.
- Dehaene-Lambertz, G., Dehaene, S., Hertz-Pannier, L., 2002. Functional neuroimaging of speech perception in infants. *Science* 298, 2013–2015.
- Desai, R.H., Binder, J.R., Conant, L.L., Seidenberg, M.S., 2010. Activation of sensory-motor areas in sentence comprehension. *Cereb. Cortex* 20, 468–478.
- de Saussure, F. 1916. *Cours de linguistique générale*, édition originale, édition 1979 : Payot, Paris.
- Devlin, J.T., Gonnerman, L.M., Andersen, E.S., Seidenberg, M.S., 1998. Category-specific semantic deficits in focal and widespread brain damage: a computational account. *J Cogn Neurosci* 10, 77–94.
- Devlin, J.T., Russell, R.P., Davis, M.H., Price, C.J., Wilson, J., Moss, H.E., Matthews, P.M., Tyler, L.K., 2000. Susceptibility-induced loss of signal: comparing PET and fMRI on a semantic task. *Neuroimage* 11, 589–600.

- di Pellegrino G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G., 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp. Brain Res.* 91, 176–180.
- Dove, G., 2009. Beyond perceptual symbols: a call for representational pluralism. *Cognition* 110, 412–431.
- Dove, G., 2010. On the need for Embodied and Dis-Embodied Cognition. *Front Psychol* 1, 242.
- Erbil, N., Urgan, P., 2007. Changes in the alpha and beta amplitudes of the central EEG during the onset, continuation, and offset of long-duration repetitive hand movements. *Brain Res.* 1169, 44–56.
- Ertelt, D., Small, S., Solodkin, A., Dettmers, C., McNamara, A., Binkofski, F., Buccino, G., 2007. Action observation has a positive impact on rehabilitation of motor deficits after stroke. *Neuroimage* 36 Suppl 2, T164–173.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., Rizzolatti, G., 1995. Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J. Neurophysiol.* 73, 2608–2611.
- Fadiga, L., Craighero, L., Buccino, G., Rizzolatti, G., 2002. Speech listening specifically modulates the excitability of tongue muscles: a TMS study. *Eur. J. Neurosci.* 15, 399–402.
- 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, 339-357.
- Fargier, R., Ménoret, M., Boulenger, V., Nazir, T.A., Paulignan, Y., 2012. Grasp it loudly! Supporting actions with semantically congruent spoken action words. *PLoS ONE* 7, e30663.
- Fargier, R., Paulignan, Y., Boulenger, V., Monaghan, P., Reboul, A., Nazir, T.A., 2012. Learning to associate novel words with motor actions: language-induced motor activity following short training. *Cortex* 48, 888–899.
- Feldman, J., Narayanan, S., 2004. Embodied meaning in a neural theory of language. *Brain Lang* 89, 385–392.
- Ferry, A.L., Hespos, S.J., Waxman, S.R., 2010. Categorization in 3- and 4-month-old infants: an advantage of words over tones. *Child Dev* 81, 472–479.
- Fischer, M.H., Zwaan, R.A., 2008. Embodied language: a review of the role of the motor system in language comprehension. *Q J Exp Psychol (Hove)* 61, 825–850.
- Fodor, J.A. 1975. *The Language of Thought*, Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Fodor, J.A., 1980. *The Language of Thought*, 1st ed. Harvard University Press.
- Fodor, J.A. 1985. "Fodor's Guide to Mental Representation: The Intelligent Auntie's Vade-Mecum", *Mind* 94, 1985, pp.76-100.
- Fodor, J.A., 1987. *Psychosemantics: The problem of meaning in the philosophy of mind*, Explorations in cognitive science, No. 2. The MIT Press, Cambridge, MA, US.
- Fodor, J.A., 1998. *Concepts: Where Cognitive Science Went Wrong*. Clarendon Press.
- Forde, E.M.E., Humphreys, 1999. Category specific recognition impairments: a review of important case studies and influential theories. *Aphasiology* 13, 169–193.

- Frak, V., Nazir, T., Goyette, M., Cohen, H., Jeannerod, M., 2010. Grip force is part of the semantic representation of manual action verbs. *PLoS ONE* 5, e9728.
- Frankland, P.W., Bontempi, B., 2005. The organization of recent and remote memories. *Nat.Rev.Neurosci.* 6, 119–130.
- Frege, G. 1892. « Über Sinn und Bedeutung", in *Zeitschrift für Philosophie und philosophische Kritik C*: 25–5.
- Friederici, A.D., Ruëschemeyer, S.A., Hahne, A., Fiebach, C.J. 2003. The role of left inferior frontal gyrus and superior temporal cortex in sentence comprehension: localizing syntactic and semantic processes. *Cereb Cortex.* 13:170--177.
- Friedrich, M., Friederici, A.D., 2011. Word learning in 6-month-olds: fast encoding-weak retention. *J Cogn Neurosci* 23, 3228–3240.
- Fulkerson, A.L., Waxman, S.R., 2007. Words (but not tones) facilitate object categorization: evidence from 6- and 12-month-olds. *Cognition* 105, 218–228.
- Gainotti, G., 2000. What the locus of brain lesion tells us about the nature of the cognitive defect underlying category-specific disorders: a review. *Cortex* 36, 539–559.
- Gainotti, G., 2011. The format of conceptual representations disrupted in semantic dementia: A position paper. *Cortex*.
- Gallese, V., Keysers, C., Rizzolatti, G., 2004. A unifying view of the basis of social cognition. *Trends Cogn Sci.* 8, 396–403.
- Gallese, V., Lakoff, G., 2005. The Brain's concepts: the role of the Sensory-motor system in conceptual knowledge. *Cogn Neuropsychol* 22, 455–479.
- Gallese, V., Sinigaglia, C., 2011. What is so special about embodied simulation? *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 15, 512–519.
- Gentilucci, M., 2003. Grasp observation influences speech production. *Eur. J. Neurosci.* 17, 179–184.
- Gentilucci, M., Benuzzi, F., Bertolani, L., Daprati, E., Gangitano, M., 2000. Language and motor control. *Exp.Brain Res.* 133, 468–490.
- Gentilucci, M., Benuzzi, F., Gangitano, M., Grimaldi, S., 2001. Grasp with hand and mouth: a kinematic study on healthy subjects. *J. Neurophysiol.* 86, 1685–1699.
- Gentilucci, M., Campione, G.C., Dalla, V.R., Bernardis, P., 2009. The observation of manual grasp actions affects the control of speech: a combined behavioral and Transcranial Magnetic Stimulation study. *Neuropsychologia* 47, 3190–3202.
- Gentilucci, M., Corballis, M.C., 2006. From manual gesture to speech: a gradual transition. *Neurosci Biobehav Rev* 30, 949–960.
- Gentilucci, M., Dalla Volta, R., 2008. Spoken language and arm gestures are controlled by the same motor control system. *Q J Exp Psychol (Hove)* 61, 944–957.
- Gentilucci, M., Gangitano, M., 1998. Influence of automatic word reading on motor control. *Eur.J.Neurosci.* 10, 752–756.

- Gentilucci, M., Stefanini, S., Roy, A.C., Santunione, P., 2004. Action observation and speech production: study on children and adults. *Neuropsychologia* 42, 1554–1567.
- Gibbs, R.W., Jr, 2003. Embodied experience and linguistic meaning. *Brain Lang* 84, 1–15.
- Glenberg, A.M., 1997. What memory is for. *Behav. Brain Sci.* 20, 1–19.
- Glenberg, A.M., Kaschak, M.P., 2002. Grounding language in action. *Psychon Bull Rev* 9, 558–565.
- Glenberg, A.M., Sato, M., Cattaneo, L., 2008. Use-induced motor plasticity affects the processing of abstract and concrete language. *Curr. Biol.* 18, R290–R291.
- Glenberg, A.M., Sato, M., Cattaneo, L., Riggio, L., Palumbo, D., Buccino, G., 2008. Processing abstract language modulates motor system activity. *Q.J. Exp. Psychol. (Colchester.)* 61, 905–919.
- Glover, S., Dixon, P., 2002. Semantics affect the planning but not control of grasping. *Exp Brain Res* 146, 383–387.
- Glover, S., Rosenbaum, D.A., Graham, J., Dixon, P., 2004. Grasping the meaning of words. *Exp. Brain Res.* 154, 103–108.
- Gold, B.T., Balota, D.A., Jones, S.J., Powell, D.K., Smith, C.D., Andersen, A.H., 2006. Dissociation of automatic and strategic lexical-semantics: functional magnetic resonance imaging evidence for differing roles of multiple frontotemporal regions. *J. Neurosci.* 26, 6523–6532.
- Goldberg, R.F., Perfetti, C.A., Schneider, W., 2006. Perceptual knowledge retrieval activates sensory brain regions. *J. Neurosci.* 26, 4917–4921.
- Goldin-Meadow, 1999. The role of gesture in communication and thinking. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 3, 419–429.
- Goldin-Meadow, S., Alibali, M.W., 2012. Gesture's Role in Speaking, Learning, and Creating Language. *Annual review of psychology.*
- Goldin-Meadow, S., Alibali, M.W., Church, R.B., 1993. Transitions in concept acquisition: using the hand to read the mind. *Psychol Rev* 100, 279–297.
- Goldstone, R. L., & Kersten, A.. Concepts and Categories. 2003 In. A. F. Healy & R. W. Proctor (Eds.) *Comprehensive handbook of psychology, Volume 4: Experimental psychology.* (pp. 591-621). New York: Wiley.
- González, J., Barros-Loscertales, A., Pulvermüller, F., Meseguer, V., Sanjuán, A., Belloch, V., Avila, C., 2006. Reading cinnamon activates olfactory brain regions. *Neuroimage* 32, 906–912.
- Goodglass, H., Klein, B., Carey, P. & Jones, K. 1966. Specific semantic word category in aphasia. *Cortex*, 2, 74-89.
- Grabowski, T.J., Damasio, H., Damasio, A.R., 1998. Premotor and prefrontal correlates of category-related lexical retrieval. *Neuroimage* 7, 232–243.
- Graham, S.A., Kilbreath, C.S., 2007. It's a sign of the kind: gestures and words guide infants' inductive inferences. *Dev Psychol* 43, 1111–1123.
- Grossman, M., Anderson, C., Khan, A., Avants, B., Elman, L., McCluskey, L., 2008. Impaired action knowledge in amyotrophic lateral sclerosis. *Neurology* 71, 1396–1401.

- Grossman, M., Zurif, E., Lee, C., Prather, P., Kalmanson, J., Stern, M.B. & Hurlitz, H.I. 2002. Information processing speed and sentence comprehension in Parkinson's disease. *Neuropsychology*, 16(2), 174-181.
- Harnad, S. 1990. The Symbol Grounding Problem *Physica D* 42: 335-346
- Hauk, O., Johnsrude, I., Pulvermüller, F., 2004. Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron* 41, 301–307.
- Hauk, O., Pulvermüller, F., 2004. Neurophysiological distinction of action words in the fronto-central cortex. *Hum. Brain Mapp.* 21, 191–201.
- Hauk, O., Shtyrov, Y., Pulvermüller, F., 2008. The time course of action and action-word comprehension in the human brain as revealed by neurophysiology. *J. Physiol. Paris* 102, 50–58.
- Havas, D.A., Glenberg, A.M., Rinck, M., 2007. Emotion simulation during language comprehension. *Psychon Bull Rev* 14, 436–441.
- Hillis, A.E., Caramazza, A., 1991. Category-specific naming and comprehension impairment: a double dissociation. *Brain* 114 (Pt 5), 2081–2094.
- Hirsh-Pasek, K. & Michnick Golinkoff, R. 2006. Action meets word: How children learn verbs. Oxford University Press.
- Hjelmslev, L. 1975. Résumé of a theory of language. Madison: Univ. of Wisconsin Press.
- Hodges, J.R., Patterson, K., 2007. Semantic dementia: a unique clinicopathological syndrome. *Lancet Neurol* 6, 1004–1014.
- Hodges, J.R., Patterson, K., Oxbury, S., Funnell, E., 1992. Semantic dementia. Progressive fluent aphasia with temporal lobe atrophy. *Brain* 115 (Pt 6), 1783–1806.
- Hoffman, P., Jones, R.W., Lambon Ralph, M.A., 2012. Be concrete to be comprehended: Consistent imageability effects in semantic dementia for nouns, verbs, synonyms and associates. *Cortex; a journal devoted to the study of the nervous system and behavior*.
- Hultén, A., Laaksonen, H., Vihla, M., Laine, M., Salmelin, R., 2010. Modulation of brain activity after learning predicts long-term memory for words. *J. Neurosci.* 30, 15160–15164.
- Humphreys, G.W., Forde, E.M., 2001. Hierarchies, similarity, and interactivity in object recognition: “category-specific” neuropsychological deficits. *Behav Brain Sci* 24, 453–476; discussion 476–509.
- Humphreys, G.W., Riddoch, M.J., Price, C.J., 1997. Top-down processes in object identification: evidence from experimental psychology, neuropsychology and functional anatomy. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 352, 1275–1282.
- Humphries, C., Binder, J.R., Medler, D.A., Liebenthal, E. 2007. Time course of semantic processes during sentence comprehension: an fMRI study. *Neuroimage.* 36:924--932.
- Hwang, K., Palmer, E.D., Basho, S., Zadra, J.R., Muller, R.A., 2009. Category-specific activations during word generation reflect experiential sensorimotor modalities. *Neuroimage.* 48, 717–725.

- Indefrey, P., Levelt, W.J.M., 2004. The spatial and temporal signatures of word production components. *Cognition* 92, 101–144.
- Jeannerod, M., 2001. Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage* 14, S103–109.
- Jefferies, E., Patterson, K., Jones, R.W., Lambon Ralph, M.A., 2009. Comprehension of concrete and abstract words in semantic dementia. *Neuropsychology* 23, 492–499.
- Johnson, Mark. 1987. *The body in the mind: The bodily basis of meaning, imagination, and reason*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kable JW, Kan IP, Wilson A, Thompson-Schill SL, and Chatterjee A. Conceptual representations of action in the lateral temporal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17 (12): 1855-1870, 2005.
- Kable JW, Lease-Spellmeyer J, and Chatterjee A. Neural substrates of action event knowledge. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14 (5): 795-805, 2002.
- Kaschak, M.P., Madden, C.J., Therriault, D.J., Yaxley, R.H., Aveyard, M., Blanchard, A.A., Zwaan, R.A., 2005. Perception of motion affects language processing. *Cognition* 94, B79–89.
- Kellenbach, M.L., Wijers, A.A., Hovius, M., Mulder, J., Mulder, G., 2002. Neural differentiation of lexico-syntactic categories or semantic features? Event-related potential evidence for both. *J. Cognit. Neurosci.* 14, 561–577.
- Kemmerer, D., Castillo, J.G., Talavage, T., Patterson, S., Wiley, C., 2008. Neuroanatomical distribution of five semantic components of verbs: evidence from fMRI. *Brain Lang* 107, 16–43.
- Keysers, C., Kohler, E., Umiltà, M.A., Nanetti, L., Fogassi, L., Gallese, V., 2003. Audiovisual mirror neurons and action recognition. *Exp. Brain Res.* 153, 628–636.
- Keysers, C., Perrett, D.I., 2004. Demystifying social cognition: a Hebbian perspective. *Trends Cogn Sci.* 8, 501–507.
- Kiefer, M., 2001. Perceptual and semantic sources of category-specific effects: event-related potentials during picture and word categorization. *Mem Cognit* 29, 100–116.
- Kiefer, M., Pulvermüller, F., 2011. Conceptual representations in mind and brain: Theoretical developments, current evidence and future directions. *Cortex*.
- Kiefer, M., Sim, E.J., Herrnberger, B., Grothe, J., Hoenig, K., 2008. The sound of concepts: four markers for a link between auditory and conceptual brain systems. *J. Neurosci.* 28, 12224–12230.
- Kilner, J.M., Neal, A., Weiskopf, N., Friston, K.J., Frith, C.D., 2009. Evidence of mirror neurons in human inferior frontal gyrus. *J. Neurosci.* 29, 10153–10159.
- 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.
- Kraus, N., McGee, T., Carrell, T.D. & Sharma, A. 1995. Neurophysiologic bases of speech discrimination. *Ear Hearing*, 16, 19-37.
- Lahav, A., Saltzman, E., Schlaug, G., 2007. Action representation of sound: audiomotor recognition network while listening to newly acquired actions. *J. Neurosci.* 27, 308–314.

- Laiacona, M., Capitani, E., 2001. A case of prevailing deficit of nonliving categories or a case of prevailing sparing of living categories? *Cogn Neuropsychol* 18, 39–70.
- Laiacona, M., Capitani, E., Barbarotto, R., 1997. Semantic category dissociations: a longitudinal study of two cases. *Cortex* 33, 441–461.
- Lambon Ralph, M.A., Graham, K.S., Ellis, A.W., Hodges, J.R., 1998. Naming in semantic dementia--what matters? *Neuropsychologia* 36, 775–784.
- Lambon Ralph, M.A., Graham, K.S., Patterson, K., Hodges, J.R., 1999. Is a picture worth a thousand words? Evidence from concept definitions by patients with semantic dementia. *Brain Lang* 70, 309–335.
- Lambon Ralph, M.A., McClelland, J.L., Patterson, K., Galton, C.J., Hodges, J.R., 2001. No right to speak? The relationship between object naming and semantic impairment: neuropsychological evidence and a computational model. *J Cogn Neurosci* 13, 341–356.
- Lambon Ralph, M.A., Pobric, G., Jefferies, E., 2009. Conceptual knowledge is underpinned by the temporal pole bilaterally: convergent evidence from rTMS. *Cereb.Cortex* 19, 832–838.
- Lambon Ralph, M.A., Sage, K., Jones, R.W., Mayberry, E.J., 2010. Coherent concepts are computed in the anterior temporal lobes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 2717–2722.
- Landauer, T.K. and Dumais, S.T. 1997. A solution to Plato's problem: the Latent Semantic Analysis theory of acquisition, induction and representation of knowledge. (html) *Psychological Review*, 104(2), 211-240.
- Lepron, E., Péran, P., Cardebat, D., Démonet, J.-F., 2009. A PET study of word generation in Huntington's disease: effects of lexical competition and verb/noun category. *Brain Lang* 110, 49–60.
- Levelt, W. J. M. 1989. *Speaking: from intention to articulation*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- 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. & Whalen, D.H 2000. On the relation of speech to language. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 187-196.
- Lincoln, T., 2007. Colour vision: seeing red. *Nature* 447, 541.
- Londei, A., D'Ausilio, A., Basso, D., Sestieri, C., Gratta, C.D., Romani, G.L., Belardinelli, M.O., 2009. Sensory-motor brain network connectivity for speech comprehension. *Hum.Brain Mapp*.
- Lupyan, G., 2008. From chair to “chair”: a representational shift account of object labeling effects on memory. *J Exp Psychol Gen* 137, 348–369.
- Lupyan, G., Rakison, D.H., McClelland, J.L., 2007. Language is not just for talking: redundant labels facilitate learning of novel categories. *Psychol Sci* 18, 1077–1083.
- Luria, A.R. & Tsvetkova, L.S. 1967. Towards the mechanisms of “dynamic aphasia.” *Acta Neurologica & Psychiatrica Belgica*, 67, 1045-1057.

- Luzzi, S., Snowden, J.S., Neary, D., Coccia, M., Provinciali, L., Lambon Ralph, M.A., 2007. Distinct patterns of olfactory impairment in Alzheimer's disease, semantic dementia, frontotemporal dementia, and corticobasal degeneration. *Neuropsychologia* 45, 1823–1831.
- MacGregor, L.J., Pulvermüller, F., van Casteren, M., Shtyrov, Y., 2012. Ultra-rapid access to words in the brain. *Nat Commun* 3, 711.
- MacKenzie, H., Graham, S.A., Curtin, S., 2011. Twelve-month-olds privilege words over other linguistic sounds in an associative learning task. *Dev Sci* 14, 249–255.
- Mahon, B.Z., Caramazza, A., 2003. Constraining questions about the organisation and representation of conceptual knowledge. *Cogn Neuropsychol* 20, 433–450.
- Mahon, B.Z., Caramazza, A., 2005. The orchestration of the sensory-motor systems: Clues from Neuropsychology. *Cogn Neuropsychol* 22, 480–494.
- Mahon, B.Z., Caramazza, A., 2008. A critical look at the embodied cognition hypothesis and a new proposal for grounding conceptual content. *J.Physiol Paris* 102, 59–70.
- Mahon, B.Z., Caramazza, A., 2009. Concepts and categories: a cognitive neuropsychological perspective. *Annu.Rev.Psychol.* 60, 27–51.
- Mahon, B.Z., Caramazza, A., 2011. What drives the organization of object knowledge in the brain? *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 15, 97–103.
- Marangolo, P., Cipollari, S., Fiori, V., Razzano, C., Caltagirone, C., 2012. Walking but not barking improves verb recovery: implications for action observation treatment in aphasia rehabilitation. *PLoS ONE* 7, e38610.
- Markman, Dietrich, 2000. Extending the classical view of representation. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 4, 470–475.
- Marr, D., 1970. A theory for cerebral neocortex. *Proc.R.Soc.Lond B Biol.Sci.* 176, 161–234.
- Martin, A., 2007. The representation of object concepts in the brain. *Annu.Rev.Psychol.* 58, 25–45.
- Martin, A., Chao, L.L., 2001. Semantic memory and the brain: structure and processes. *Curr. Opin. Neurobiol.* 11, 194–201.
- 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.
- Matelli, M. & Luppino, G. 2001. Parietofrontal circuits for action and space perception in the macaque monkey. *NeuroImage*, 14, 27–32.
- Mätzig, S., Druks, J., Masterson, J., Vigliocco, G., 2009. Noun and verb differences in picture naming: past studies and new evidence. *Cortex* 45, 738–758.
- McCarthy, R.A., Warrington, E.K., 1987. The double dissociation of short-term memory for lists and sentences. Evidence from aphasia. *Brain* 110 (Pt 6), 1545–1563.

- McCarthy, R.A., Warrington, E.K., 1988. Evidence for modality-specific meaning systems in the brain. *Nature* 334, 428–430.
- McCarthy, R.A., Warrington, E.K., 1994. Disorders of semantic memory. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 346, 89–96.
- McClelland, J.L., McNaughton, B.L., O'Reilly, R.C., 1995. Why there are complementary learning systems in the hippocampus and neocortex: insights from the successes and failures of connectionist models of learning and memory. *Psychol.Rev.* 102, 419–457.
- McMurray, B., Horst, J.S., Samuelson, L.K., 2012. Word learning emerges from the interaction of online referent selection and slow associative learning. *Psychol Rev* 119, 831–877.
- McRae, K. & Boisvert S. 1998. Automatic Semantic Similarity Priming *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 24:3, 558-572
- Mechelli, A., Sartori, G., Orlandi, P., Price, C.J., 2006. Semantic relevance explains category effects in medial fusiform gyri. *Neuroimage* 30, 992–1002.
- Medin, D.L., Lynch, E.B., & Solomon, K.O. 2000. Are there kinds of concepts? *Annual Review of Psychology*, 51, 121-147.
- Mehler, J., Jusczyk, P., Lambertz, G., Halsted, N., Bertocini, J., Amiel-Tison, C., 1988. A precursor of language acquisition in young infants. *Cognition* 29, 143–178.
- Mesulam, M.M., 1998. From sensation to cognition. *Brain* 121, 1013–1052.
- Mesulam, M.M., Van Hoesen, G.W., Pandya, D.N., Geschwind, N. 1977. Limbic and sensory connections of the inferior parietal lobule (Area PG) in the rhesus monkey: a study with a new method for horseradish peroxidase histochemistry. *Brain Res.* 136:393–414.
- Meteyard, L., Bahrami, B., Vigliocco, G., 2007. Motion detection and motion verbs: language affects low-level visual perception. *Psychol Sci* 18, 1007–1013.
- Meteyard, L., Cuadrado, S.R., Bahrami, B., Vigliocco, G., 2010. Coming of age: A review of embodiment and the neuroscience of semantics. *Cortex*.
- Meteyard, L., Zokaei, N., Bahrami, B., Vigliocco, G., 2008. Visual motion interferes with lexical decision on motion words. *Curr. Biol.* 18, R732–R733.
- Meyer, K., Damasio, A., 2009. Convergence and divergence in a neural architecture for recognition and memory. *Trends Neurosci.* 32, 376–382.
- Moody, C.L., Gennari, S.P., 2010. Effects of implied physical effort in sensory-motor and pre-frontal cortex during language comprehension. *Neuroimage* 49, 782–793.
- Moscato del Prado Martín, F., Hauk, O., Pulvermüller, F., 2006. Category specificity in the processing of color-related and form-related words: an ERP study. *Neuroimage* 29, 29–37.
- Moss, H.E., Tyler, L.K., Jennings, F., 1997. When leopards lose their spots : Knowledge of visual properties in category-specific deficits for living things. *Cognitive neuropsychology* 14, 901–950.

- Mummery, C.J., Patterson, K., Price, C.J., Ashburner, J., Frackowiak, R.S., Hodges, J.R., 2000. A voxel-based morphometry study of semantic dementia: relationship between temporal lobe atrophy and semantic memory. *Ann. Neurol.* 47, 36–45.
- Murphy, G.L. 2002. *The big book of concepts*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Muthukumaraswamy, S.D., Johnson, B.W., 2004. Primary motor cortex activation during action observation revealed by wavelet analysis of the EEG. *Clin. Neurophysiol.* 115, 1760–1766.
- Muthukumaraswamy, S.D., Johnson, B.W., McNair, N.A., 2004. Mu rhythm modulation during observation of an object-directed grasp. *Brain Res. Cogn Brain Res.* 19, 195–201.
- Namy, L.L., Waxman, S.R., 1998. Words and gestures: infants' interpretations of different forms of symbolic reference. *Child Dev* 69, 295–308.
- Nazir, T.A., Boulenger, V., Roy, A., Silber, B., Jeannerod, M., Paulignan, Y., 2008a. Language-induced motor perturbations during the execution of a reaching movement. *Q J Exp Psychol (Hove)* 61, 933–943.
- Nazir, T.A., Boulenger, V., Roy, A., Silber, B., Jeannerod, M., Paulignan, Y., 2008b. Language-induced motor perturbations during the execution of a reaching movement. *Q.J.Exp.Psychol.(Colchester.)* 61, 933–943.
- Neininger, B. & Pulvermüller, F. 2003. Word-category specific deficits after lesions in the right hemisphere. *Neuropsychologia*, 41(1), 53-70.
- Nestor, P.J., Fryer, T.D., Hodges, J.R., 2006. Declarative memory impairments in Alzheimer's disease and semantic dementia. *Neuroimage* 30, 1010–1020.
- Neuper, C., Pfurtscheller, G., 2001. Event-related dynamics of cortical rhythms: frequency-specific features and functional correlates. *Int.J.Psychophysiol.* 43, 41–58.
- Neuper, C., Wortz, M., Pfurtscheller, G., 2006. ERD/ERS patterns reflecting sensorimotor activation and deactivation. *Prog.Brain Res.* 159, 211–222.
- Newman, S.D., Just, M.A., Keller, T.A., Roth, J., Carpenter, P.A. 2003. Differential effects of syntactic and semantic processing on the subregions of Broca's area. *Cogn Brain Res.* 16:297--307.
- Ni, W., Constable, R.T., Mencl, W.E., Pugh, K.R., Fullbright, R.K., Shaywitz, S.E., Shaywitz, B.A., Gore, J.C. 2000. An event-related neuroimaging study distinguishing form and content in sentence processing. *J Cogn Neurosci.* 12:120--133.
- Ninio, J. 1994. *L'empreinte des sens*. Perception, mémoire, langage. Odile Jacob, Paris.
- Noppeney, U., Josephs, O., Kiebel, S., Friston, K.J., Price, C.J., 2005. Action selectivity in parietal and temporal cortex. *Brain Res. Cogn Brain Res.* 25, 641–649.
- Ogden, C.K. & Richards, I. A. 1923. "The Meaning of Meaning." 8th Ed. New York, Harcourt, Brace & World, Inc.
- 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. *J.Cogn Neurosci.* 16, 374–381.

- Papeo, L., Corradi-Dell'Acqua, C., Rumiati, R.I., 2011. "She" is not like "I": the tie between language and action is in our imagination. *J Cogn Neurosci* 23, 3939–3948.
- Patterson, K., Nestor, P.J., Rogers, T.T., 2007. Where do you know what you know? The representation of semantic knowledge in the human brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 8, 976–987.
- Pecher, D., Zwaan, R.A. (Eds.), 2005. *Grounding Cognition: The Role of Perception and Action in Memory, Language, and Thinking*. Cambridge University Press.
- Peña, M., Maki, A., Kovacic, D., Dehaene-Lambertz, G., Koizumi, H., Bouquet, F., Mehler, J., 2003. Sounds and silence: an optical topography study of language recognition at birth. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100, 11702–11705.
- Péran, P., Cardebat, D., Cherubini, A., Piras, F., Luccichenti, G., Peppe, A., Caltagirone, C., Rascol, O., Demonet, J.F., Sabatini, U., 2009. Object naming and action-verb generation in Parkinson's disease: a fMRI study. *Cortex* 45, 960–971.
- Perani, D., Cappa, S.F., Schnur, T., Tettamanti, M., Collina, S., Rosa, M.M., Fazio, F., 1999. The neural correlates of verb and noun processing. A PET study. *Brain* 122 (Pt 12), 2337–2344.
- Perani, D., Dehaene, S., Grassi, F., Cohen, L., Cappa, S.F., Dupoux, E., Fazio, F., Mehler, J., 1996. Brain processing of native and foreign languages. *Neuroreport* 7, 2439–2444.
- Perry, A., Bentin, S., 2009. Mirror activity in the human brain while observing hand movements: a comparison between EEG desynchronization in the mu-range and previous fMRI results. *Brain Res.* 1282, 126–132.
- Perry, A., Bentin, S., 2010. Does focusing on hand-grasping intentions modulate electroencephalogram μ and α suppressions? *Neuroreport* 21, 1050–1054.
- Pesonen, P. 2002. *Concepts and Object-Oriented Knowledge Representation*. Master's thesis, University of Helsinki.
- Pfurtscheller, G., Brunner, C., Schlogl, A., Lopes da Silva, F.H., 2006. Mu rhythm (de)synchronization and EEG single-trial classification of different motor imagery tasks. *Neuroimage.* 31, 153–159.
- Pfurtscheller, G., Neuper, C., Andrew, C., Edlinger, G., 1997. Foot and hand area mu rhythms. *Int.J.Psychophysiol.* 26, 121–135.
- 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.
- Pineda, J.A., 2005. The functional significance of mu rhythms: translating "seeing" and "hearing" into "doing". *Brain Res.Brain Res.Rev.* 50, 57–68.
- Pineda, J.A., 2008. Sensorimotor cortex as a critical component of an "extended" mirror neuron system: Does it solve the development, correspondence, and control problems in mirroring? *Behav Brain Funct* 4, 47.
- Pinker, S., Prince, A. 1999. The nature of human concepts: evidence from an unusual source. in R. Jackendoff, P. Bloom, and K. Wynn (Eds.), *Language, logic, and concepts: Essays in memory of John Macnamara*. Cambridge, MA: MIT Press.

- Pobric, G., Jefferies, E., Lambon Ralph, M.A., 2010. Category-specific versus category-general semantic impairment induced by transcranial magnetic stimulation. *Curr.Biol.* 20, 964–968.
- Pobric, G., Jefferies, E., Ralph, M.A.L., 2007. Anterior temporal lobes mediate semantic representation: mimicking semantic dementia by using rTMS in normal participants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 20137–20141.
- Pobric, G., Jefferies, E., Ralph, M.A.L., 2010a. Amodal semantic representations depend on both anterior temporal lobes: evidence from repetitive transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia* 48, 1336–1342.
- Pobric, G., Jefferies, E., Ralph, M.A.L., 2010b. Induction of semantic impairments using rTMS: evidence for the hub-and-spoke semantic theory. *Behav Neurol* 23, 217–219.
- Price, C.J., 2000. The anatomy of language: contributions from functional neuroimaging. *J.Anat.* 197 Pt 3, 335–359.
- Price, C.J., 2010. The anatomy of language: a review of 100 fMRI studies published in 2009. *Ann.N.Y.Acad.Sci.* 1191, 62–88.
- Price, C.J., 2012. A review and synthesis of the first 20 years of PET and fMRI studies of heard speech, spoken language and reading. *Neuroimage* 62, 816–847.
- Pulvermüller, F., 1999. Words in the brain's language. *Behav.Brain Sci.* 22, 253–279.
- Pulvermüller, F., 2005. Brain mechanisms linking language and action. *Nat.Rev.Neurosci.* 6, 576–582.
- Pulvermüller, F., Berthier, M.L., 2008. Aphasia therapy on a neuroscience basis. *Aphasiology.* 22, 563–599.
- Pulvermüller, F., Cooper-Pye, E., Dine, C., Hauk, O., Nestor, P.J., Patterson, K., 2010. The word processing deficit in semantic dementia: all categories are equal, but some categories are more equal than others. *J Cogn Neurosci* 22, 2027–2041.
- Pulvermüller, F., Fadiga, L., 2010. Active perception: sensorimotor circuits as a cortical basis for language. *Nat. Rev. Neurosci.* 11, 351–360.
- Pulvermüller, F., Harle, M., Hummel, F., 2001. Walking or talking? Behavioral and neurophysiological correlates of action verb processing. *Brain Lang* 78, 143–168.
- Pulvermüller, F., Hauk, O., 2006. Category-specific conceptual processing of color and form in left fronto-temporal cortex. *Cereb. Cortex* 16, 1193–1201.
- Pulvermüller, F., Hauk, O., Nikulin, V.V., Ilmoniemi, R.J., 2005. Functional links between motor and language systems. *Eur.J.Neurosci.* 21, 793–797.
- Pulvermüller, F., Lutzenberger, W., Preissl, H., 1999. Nouns and verbs in the intact brain: evidence from event-related potentials and high-frequency cortical responses. *Cereb. Cortex* 9, 497–506.
- Pulvermüller, F., Mohr, B., 1996. The concept of transcortical cell assemblies: a key to the understanding of cortical lateralization and interhemispheric interaction. *Neurosci.Biobehav.Rev.* 20, 557–566.

- Pulvermüller, F., Mohr, B., Schleichert, H., 1999. Semantic or lexico-syntactic factors: what determines word-class specific activity in the human brain? *Neurosci. Lett.* 275, 81–84.
- Pulvermüller, F., Preissl, H., Lutzenberger, W., Birbaumer, N., 1996. Brain rhythms of language: nouns versus verbs. *Eur.J.Neurosci.* 8, 937–941.
- Pulvermüller, F., Shtyrov, Y., Hauk, O., 2009. Understanding in an instant: neurophysiological evidence for mechanistic language circuits in the brain. *Brain Lang* 110, 81–94.
- Pulvermüller, F., Shtyrov, Y., Ilmoniemi, R., 2005. Brain signatures of meaning access in action word recognition. *J.Cogn Neurosci.* 17, 884–892.
- Pylyshyn, Z.W. 1984. *Computation and Cognition: Toward a Foundation for Cognitive Science*, Cambridge, Massachusetts: MIT Press
- Rafal, R. 2001. Virtual neurology. *Nature Neuroscience*, 4, 862-864.
- Raposo, A., Moss, H.E., Stamatakis, E.A., Tyler, L.K., 2009. Modulation of motor and premotor cortices by actions, action words and action sentences. *Neuropsychologia* 47, 388–396.
- Revill, K.P., Aslin, R.N., Tanenhaus, M.K., Bavelier, D., 2008. Neural correlates of partial lexical activation. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* 105, 13111–13115.
- Richter, T., Zwaan, R.A., 2010. Integration of perceptual information in word access. *Q J Exp Psychol (Hove)* 63, 81–107.
- Rips, L.J. & Medin, D.L. 2005. Concepts, Categories, and Semantic Memory. In K. Holyoak & R. Morrison (Eds.). *Cambridge Handbook of Thinking and Reasoning* . Cambridge : Cambridge University Press.
- Ritter, P., Moosmann, M., Villringer, A., 2009. Rolandic alpha and beta EEG rhythms' strengths are inversely related to fMRI-BOLD signal in primary somatosensory and motor cortex. *Hum Brain Mapp* 30, 1168–1187.
- Rizzolatti, G., Arbib, M.A., 1998. Language within our grasp. *Trends Neurosci.* 21, 188–194.
- Rizzolatti, G., Craighero, L., 2004. The mirror-neuron system. *Annu.Rev.Neurosci.* 27, 169–192.
- 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., Fadiga, L., Gallese, V., Fogassi, L., 1996. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res.Cogn Brain Res.* 3, 131–141.
- Rizzolatti, G., Luppino, G., 2001. The cortical motor system. *Neuron* 31, 889–901.
- Rodríguez-Ferreiro, J., Menéndez, M., Ribacoba, R., Cuetos, F., 2009. Action naming is impaired in Parkinson disease patients. *Neuropsychologia* 47, 3271–3274.
- Rogers, T.T., Hocking, J., Noppeney, U., Mechelli, A., Gorno-Tempini, M.L., Patterson, K., Price, C.J., 2006. Anterior temporal cortex and semantic memory: reconciling findings from neuropsychology and functional imaging. *Cogn Affect.Behav.Neurosci.* 6, 201–213.

- Rogers, T.T., Lambon Ralph, M.A., Garrard, P., Bozeat, S., McClelland, J.L., Hodges, J.R., Patterson, K., 2004. Structure and deterioration of semantic memory: a neuropsychological and computational investigation. *Psychol.Rev.* 111, 205–235.
- Rolls, E.T.2000. The orbitofrontal cortex and reward. *Cereb Cortex* 10:284–294.
- Rosch, E. 1973. *Natural categories*. *Cognitive Psychology* 4, 328-350.
- Rosch, E. 1975. *Cognitive representations of semantic categories*. *Journal of Experimental Psychology: General*, 104, 192-233.
- Rosch, E. & Mervis, C.B. 1975. *Family resemblances: Studies in the internal structure of categories*. *Cognitive Psychology*, 7, 573-605.
- Rosch, E., Mervis, C.B., Gray, W., Johnson, D., & Boyes-Braem, P. 1976. *Basic objects in natural categories*. *Cognitive Psychology*, 8, 382-439
- Rueschemeyer, S.A., van, R.D., Lindemann, O., Willems, R.M., Bekkering, H., 2010. The function of words: distinct neural correlates for words denoting differently manipulable objects. *J.Cogn Neurosci.* 22, 1844–1851.
- Russell, B. 1905. "On Denoting," *Mind*, New Series, Vol. 14, No. 56. pp. 479–493.
- 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 parts. *Cognitive Neuropsychology* 9, 73–86.
- Saffran, E.M. & Scholl, A.S. 1998. Clues to the functional and neural architecture of word meaning. In *Handbook of neurolinguistics* edited by Stemmer, B. & Whitaker, H.A.
- Salmelin, R., Hämäläinen, M., Kajola, M., Hari, R., 1995. Functional segregation of movement-related rhythmic activity in the human brain. *Neuroimage* 2, 237–243.
- Salmelin, R., Hari, R., 1994. Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement. *Neuroscience* 60, 537–550.
- Samson, D., Pillon, A., De Wilde, V., 1998. Impaired Knowledge of Visual and Non-visual Attributes in a Patient with a Semantic Impairment for Living Entities: A Case of a True Category-specific Deficit. *Neurocase* 4, 273–290.
- Scorolli, C. 2009. *Language and Embodiment: sensory-motor and linguistic-social experience. Evidence on sentence comprehension.* Thèse de doctorat, Université de Bologne.
- Scorolli, C., Borghi, A.M., 2007. Sentence comprehension and action: effector specific modulation of the motor system. *Brain Res.* 1130, 119–124.
- Scorolli, C., Borghi, A.M., Glenberg, A., 2009. Language-induced motor activity in bi-manual object lifting. *Exp.Brain Res.* 193, 43–53.
- Searle, J.R. 1980. "Minds, Brains, and Programs" *Behavioral and Brain Sciences* III, 3: 417–24.
- Shtyrov, Y., 2011. Fast mapping of novel word forms traced neurophysiologically. *Front Psychol* 2, 340.
- Shtyrov, Y., 2012. Neural bases of rapid word learning. *Neuroscientist* 18, 312–319.

- Shtyrov, Y., Hauk, O., Pulvermüller, F., 2004. Distributed neuronal networks for encoding category-specific semantic information: the mismatch negativity to action words. *Eur.J.Neurosci.* 19, 1083–1092.
- Shtyrov, Y., Nikulin, V.V., Pulvermüller, F., 2010. Rapid cortical plasticity underlying novel word learning. *J. Neurosci.* 30, 16864–16867.
- Silveri, M.C., Ciccarelli, N., 2007. The deficit for the word-class “verb” in corticobasal degeneration: linguistic expression of the movement disorder? *Neuropsychologia* 45, 2570–2579.
- Silveri, M.C., Gainotti, G., Perani, D., Cappelletti, J.Y., Carbone, G., Fazio, F., 1997. Naming deficit for non-living items: neuropsychological and PET study. *Neuropsychologia* 35, 359–367.
- Sim, E.J., Kiefer, M., 2005. Category-related brain activity to natural categories is associated with the retrieval of visual features: Evidence from repetition effects during visual and functional judgments. *Brain Res.Cogn Brain Res.* 24, 260–273.
- Simmons, W.K., Barsalou, L.W., 2003. The similarity-in-topography principle: reconciling theories of conceptual deficits. *Cogn Neuropsychol* 20, 451–486.
- Simmons, W.K., Martin, A., 2009. The anterior temporal lobes and the functional architecture of semantic memory. *J.Int.Neuropsychol.Soc.* 15, 645–649.
- Simmons, W.K., Martin, A., Barsalou, L.W., 2005. Pictures of appetizing foods activate gustatory cortices for taste and reward. *Cereb.Cortex* 15, 1602–1608.
- Simmons, W.K., Ramjee, V., Beauchamp, M.S., McRae, K., Martin, A., Barsalou, L.W., 2007. A common neural substrate for perceiving and knowing about color. *Neuropsychologia* 45, 2802–2810.
- Small, D., Zald, D.H., Jones-Gotman, M., Zatorre, R.J., Pardo, J.V., Frey, S., Petrides, M. 1999. Human cortical gustatory areas: a review of functional neuroimaging data. *Neuroreport* 10:7--14.
- Snowden, J.S., Griffiths, H.L., Neary, D., 1995. Autobiographical experience and word meaning. *Memory* 3, 225–246.
- Solomon, Medin, Lynch, 1999. Concepts do more than categorize. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 3, 99–105.
- Sperber, R.D., McCauley, C., Ragain, R.D., & Weil, C.M. 1979. Semantic priming effects and word processing. *Memory & Cognition*, 7, 339–345.
- Stanfield, R.A., Zwaan, R.A., 2001. The effect of implied orientation derived from verbal context on picture recognition. *Psychol Sci* 12, 153–156.
- Takashima, A., Nieuwenhuis, I.L., Jensen, O., Talamini, L.M., Rijpkema, M., Fernandez, G., 2009. Shift from hippocampal to neocortical centered retrieval network with consolidation. *J.Neurosci.* 29, 10087–10093.
- Terao, Y., Ugawa, Y., Enomoto, H., Furubayashi, T., Shiio, Y., Machii, K., Hanajima, R., Nishikawa, M., Iwata, N.K., Saito, Y., Kanazawa, I., 2001. Hemispheric lateralization in the cortical motor preparation for human vocalization. *J. Neurosci.* 21, 1600–1609.

- 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. *J Cogn Neurosci* 17, 273–281.
- Thompson-Schill, S.L., 2003. Neuroimaging studies of semantic memory: inferring “how” from “where”. *Neuropsychologia* 41, 280–292.
- Toni, I., De Lange, F.P., Noordzij, M.L., Hagoort, P., 2008. Language beyond action. *J.Physiol Paris* 102, 71–79.
- Tranel, D., Damasio, H., Damasio, A.R., 1997. A neural basis for the retrieval of conceptual knowledge. *Neuropsychologia* 35, 1319–1327.
- Tranel, D., Grabowski, T.J., Lyon, J., Damasio, H., 2005. Naming the same entities from visual or from auditory stimulation engages similar regions of left inferotemporal cortices. *J Cogn Neurosci* 17, 1293–1305.
- Tranel, D., Kemmerer, D., Adolphs, R., Damasio, H., Damasio, A.R., 2003. Neural correlates of conceptual knowledge for actions. *Cogn Neuropsychol.* 20, 409–432.
- Tremblay, P., Small, S.L., 2010. From Language Comprehension to Action Understanding and Back Again. *Cereb.Cortex*.
- Turing, M.A. 1950. Computing Machinery and Intelligence. *Mind* 49: 433-460
- Tyler, L.K., Moss, H.E., Patterson, K., Hodges, J., 1997. The gradual deterioration of syntax and semantics in a patient with progressive aphasia. *Brain Lang* 56, 426–476.
- Ulloa, E.R., Pineda, J.A., 2007. Recognition of point-light biological motion: mu rhythms and mirror neuron activity. *Behav. Brain Res.* 183, 188–194.
- van Dam, W.O., Rueschemeyer, S.A., Bekkering, H., 2010. How specifically are action verbs represented in the neural motor system: an fMRI study. *Neuroimage.* 53, 1318–1325.
- van Dam, W.O., van Dijk, M., Bekkering, H., Rueschemeyer, S.-A., 2011. Flexibility in embodied lexical-semantic representations. *Hum Brain Mapp.*
- Vanderwart, M. 1984. Priming by pictures in lexical decision. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 23, 67–83.
- van Elk, M., van Schie, H.T., Zwaan, R.A., Bekkering, H., 2010. The functional role of motor activation in language processing: motor cortical oscillations support lexical-semantic retrieval. *Neuroimage* 50, 665–677.
- van Wijk, B.C.M., Beek, P.J., Daffertshofer, A., 2012. Neural synchrony within the motor system: what have we learned so far? *Front Hum Neurosci* 6, 252.
- Vigliocco G, Vinson DP. 2007. Semantics. *Oxford Handbook of Psycholinguistics* ; Oxford University Press
- Vigliocco, G., Vinson, D.P, Lewis, W. & Garrett, M.F. 2004. Representing the meanings of object and action words: The featural and unitary semantic space hypothesis. *Cognitive Psychology*, 48, 422-488

- Vigliocco, G., Vinson, D.P., Druks, J., Barber, H., Cappa, S.F., 2011. Nouns and verbs in the brain: a review of behavioural, electrophysiological, neuropsychological and imaging studies. *Neurosci Biobehav Rev* 35, 407–426.
- Visser, M., Embleton, K.V., Jefferies, E., Parker, G.J., Ralph, M.A.L., 2010. The inferior, anterior temporal lobes and semantic memory clarified: novel evidence from distortion-corrected fMRI. *Neuropsychologia* 48, 1689–1696.
- Visser, M., Jefferies, E., Lambon Ralph, M.A., 2010. Semantic processing in the anterior temporal lobes: a meta-analysis of the functional neuroimaging literature. *J Cogn Neurosci* 22, 1083–1094.
- Walker, M.P., 2009. The role of sleep in cognition and emotion. *Ann.N.Y.Acad.Sci.* 1156, 168–197.
- Walsh, V. & Cowey, A. 2000. Transcranial magnetic stimulation and cognitive neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, 1, 73-79.
- Watkins, K.E., Strafella, A.P., Paus, T., 2003. Seeing and hearing speech excites the motor system involved in speech production. *Neuropsychologia* 41, 989–994.
- Warrington, E.K., McCarthy, R.A., 1987. Categories of knowledge. Further fractionations and an attempted integration. *Brain* 110 (Pt 5), 1273–1296.
- Warrington, E.K., Shallice, T., 1984. Category specific semantic impairments. *Brain* 107 (Pt 3), 829–854.
- Waxman, S.R., Markow, D.B., 1995. Words as invitations to form categories: evidence from 12- to 13-month-old infants. *Cogn Psychol* 29, 257–302.
- Willems, R.M., Casasanto, D., 2011. Flexibility in embodied language understanding. *Front Psychol* 2, 116.
- Willems, R.M., Hagoort, P., 2007. Neural evidence for the interplay between language, gesture, and action: a review. *Brain Lang* 101, 278–289.
- Willems, R.M., Toni, I., Hagoort, P., Casasanto, D., 2010. Neural dissociations between action verb understanding and motor imagery. *J.Cogn Neurosci.* 22, 2387–2400.
- Wilson, B. A. 1997. Semantic memory impairments following nonprogressive brain injury: A study of four cases. *Brain Injury*, 11, 259–269.
- Wittgenstein, L. 1953. *Philosophical investigations*. (Anscombe, G.E.M., trans.). Oxford: Basil Blackwell.
- Zwaan, R.A., Stanfield, R.A., Yaxley, R.H., 2002. Language comprehenders mentally represent the shapes of objects. *Psychol Sci* 13, 168–171.
- Zwaan, R.A., Taylor, L.J., 2006. Seeing, acting, understanding: motor resonance in language comprehension. *J.Exp.Psychol.Gen.* 135, 1–11.
- Zwaan, R.A., Yaxley, R.H., 2004. Lateralization of object-shape information in semantic processing. *Cognition* 94, B35–43.

PARTIE D :
ANNEXES

Annexe 1:

Documents supplémentaires à l'étude rapportée dans le chapitre VII et publiée dans la revue Cortex (Fargier et al., 2012)

Supplementary material

A- During viewing of videos

Day 1 : Amplitude values for the contrast “Movement minus Image” for the different electrodes over the centro-parietal region during viewing of videos

Time-bins	1 st session				2 nd session			
	CP3	CP1	P3	Pz	CP3	CP1	P3	Pz
450	-0.88	-0.58	-1.25	-0.14	-0.86	-1.27	-1.61	-0.89
500	-1.11	-0.57	-1.21	0.03	-0.94	-1.48	-1.70	-0.93
550	-1.25	-0.61	-1.14	0.25	-0.95	-1.57	-1.72	-0.81
600	-1.30	-0.64	-1.17	0.42	-0.95	-1.53	-1.71	-0.62
650	-1.26	-0.65	-1.20	0.50	-0.92	-1.48	-1.67	-0.41
700	-1.18	-0.67	-1.17	0.49	-0.78	-1.45	-1.48	-0.18
750	-1.07	-0.61	-1.12	0.46	-0.52	-1.29	-1.17	0.08
800	-0.86	-0.56	-1.10	0.39	-0.17	-1.04	-0.85	0.30

Day 2 : Amplitude values for the contrast “Movement minus Image” for the different electrodes over the centro-parietal region during viewing of videos

Time-bins	1 st session				2 nd session			
	CP3	CP1	P3	Pz	CP3	CP1	P3	Pz
450	-2.43	-1.42	-1.52	-0.99	-2.14	-1.57	-1.67	-0.76
500	-2.43	-1.40	-1.49	-0.73	-2.41	-1.78	-1.97	-0.80
550	-2.17	-1.25	-1.35	-0.53	-2.51	-1.66	-2.13	-0.69
600	-1.97	-1.10	-1.24	-0.32	-2.43	-1.41	-2.07	-0.43
650	-2.09	-1.10	-1.27	-0.02	-2.29	-1.21	-1.85	-0.16
700	-2.41	-1.35	-1.42	0.18	-2.22	-1.12	-1.70	0.02
750	-2.65	-1.59	-1.51	0.26	-2.24	-1.16	-1.71	0.07
800	-2.66	-1.60	-1.53	0.30	-2.34	-1.29	-1.78	0.04

Day 1 : Amplitude values for the contrast “Movement minus Image” for the different electrodes over the fronto-central region during viewing of videos

Time-bins	1 st session							2 nd session						
	F4	F3	Fz	FC4	FC2	FC3	FC1	F4	F3	Fz	FC4	FC2	FC3	FC1
750	-0.05	0.06	0	0.53	0.09	0.22	0.57	-0.87	0.20	-0.70	-0.21	-0.05	0.39	0.41
800	-0.15	-0.19	-0.15	0.40	0.07	0.12	0.37	-0.75	0.06	-0.61	-0.07	0.16	0.19	0.41
850	-0.01	-0.32	-0.11	0.41	0.19	0.12	0.26	-0.71	0.05	-0.49	-0.03	0.36	0.09	0.42
900	0.20	-0.29	-0.07	0.45	0.26	0.15	0.30	-0.76	0.11	-0.40	-0.03	0.37	0.12	0.47
950	0.36	-0.15	-0.06	0.45	0.22	0.19	0.42	-0.8	0.16	-0.38	-0.14	0.18	0.23	0.55

Day 2 : Amplitude values for the contrast “Movement minus Image” for the different electrodes over the fronto-central region during viewing of videos

Time-bins	1 st session							2 nd session						
	F4	F3	Fz	FC4	FC2	FC3	FC1	F4	F3	Fz	FC4	FC2	FC3	FC1
750	-0.59	-0.17	0.22	-0.02	0.20	0.14	0.69	-0.39	-1.72	-1.32	0	-0.43	-1.28	-1.30
800	-0.47	0.08	0.26	-0.03	0.25	0.31	0.70	-0.46	-1.96	-1.44	0.02	-0.43	-1.38	-1.40
850	-0.39	0.27	0.32	0	0.28	0.38	0.62	-0.50	-1.91	-1.43	0.06	-0.41	-1.26	-1.31
900	-0.38	0.42	0.37	-0.02	0.26	0.36	0.58	-0.51	-1.65	-1.34	0.21	-0.39	-1.02	-1.17
950	-0.34	0.61	0.46	-0.06	0.16	0.39	0.61	-0.54	-1.49	-1.40	0.39	-0.40	-0.89	-1.06

B- During listening to novel verbal stimuli

Day 1 : Amplitude values for the contrast “Movement minus Image” for the different electrodes over the centro-parietal region during listening to novel verbal stimuli

Time-bins	1 st session				2 nd session			
	CP3	CP1	P3	Pz	CP3	CP1	P3	Pz
450	0.21	0.43	0.11	-0.56	-1.41	-0.59	-1.44	-0.90
500	0.21	0.33	-0.04	-0.48	-1.45	-0.39	-1.20	-1.06
550	0.14	0.17	-0.22	-0.20	-1.33	-0.45	-1.11	-1.17
600	0	0.09	-0.28	0.10	-1.10	-0.54	-1.10	-1.24
650	-0.05	0.24	-0.30	0.25	-0.98	-0.60	-1.32	-1.36
700	0.09	0.49	-0.38	0.19	-1.10	-0.57	-1.73	-1.44
750	0.30	0.59	-0.35	-0.05	-1.29	-0.42	-2.07	-1.21
800	0.47	0.62	-0.41	-0.41	-1.41	-0.21	-1.99	-0.84
850	0.62	0.52	-0.54	-0.84	-1.33	-0.07	-1.54	-0.61
900	0.70	0.36	-0.52	-1.21	-1.16	-0.02	-1.06	-0.58
950	0.72	0.22	-0.23	-1.38	-0.88	-0.10	-0.73	-0.51

Day 2 : Amplitude values for the contrast “Movement minus Image” for the different electrodes over the centro-parietal region during listening to novel verbal stimuli

Time-bins	1 st session				2 nd session			
	CP3	CP1	P3	Pz	CP3	CP1	P3	Pz
450	-0.63	-0.09	-0.01	-0.48	0.52	0.90	0.15	1.39
500	-0.83	-0.29	-0.38	-0.60	0.68	1.04	0.31	1.70
550	-0.85	-0.29	-0.48	-0.40	0.67	1.05	0.38	1.97
600	-0.67	-0.11	-0.45	-0.03	0.54	0.83	0.29	1.98
650	-0.33	0.09	-0.35	0.26	0.34	0.67	0.13	1.88
700	-0.09	0.24	-0.14	0.26	0.25	0.68	0.03	1.83
750	-0.10	0.26	0.03	0.13	0.45	0.82	0.03	1.83
800	-0.21	0.23	-0.04	0.13	0.64	0.85	0.04	1.78
850	-0.41	0.03	-0.30	0.19	0.55	0.76	-0.04	1.64
900	-0.67	-0.10	-0.56	0.21	0.38	0.66	0.01	1.68
950	-0.74	-0.22	-0.60	0.20	0.35	0.57	0.43	2.06

Day 1 : Amplitude values for the contrast “Movement minus Image” for the different electrodes over the fronto-central region during listening to novel verbal stimuli

Time-bins	1 st session							2 nd session						
	F4	F3	Fz	FC4	FC2	FC3	FC1	F4	F3	Fz	FC4	FC2	FC3	FC1
250	-0.33	-0.43	-0.12	0.49	0.18	-0.32	-0.62	-1.40	-1.51	-1.60	-1.69	-1.71	-0.74	-0.91
300	-0.09	-0.39	0.06	0.72	0.33	-0.33	-0.21	-1.63	-1.64	-2.07	-1.83	-2.02	-0.91	-1.27
350	-0.24	-0.31	0.10	0.75	0.27	-0.53	0.24	-1.61	-1.63	-2.05	-1.79	-1.98	-0.91	-1.21
400	-0.54	-0.27	0.15	0.49	0.21	-0.69	0.57	-1.37	-1.37	-1.68	-1.65	-1.65	-0.84	-1.02
450	-0.78	-0.25	0.15	0.30	0.24	-0.74	0.64	-1.12	-0.98	-1.25	-1.58	-1.34	-0.68	-0.79

Day 2 : Amplitude values for the contrast “Movement minus Image” for the different electrodes over the fronto-central region during listening to novel verbal stimuli

Time-bins	1 st session							2 nd session						
	F4	F3	Fz	FC4	FC2	FC3	FC1	F4	F3	Fz	FC4	FC2	FC3	FC1
250	-0.72	0.05	0.22	0.14	0.05	0.17	0.25	0.40	0.98	0.76	0.52	0.79	0.11	0.40
300	-0.46	-0.10	0.35	0.32	0.25	0.13	0.39	0.73	1.27	1.24	0.39	0.87	0.31	0.68
350	-0.23	-0.13	0.48	0.60	0.33	0.09	0.36	1.11	1.46	1.77	0.33	1.01	0.49	1.13
400	-0.12	-0.03	0.66	0.66	0.24	0.01	0.32	1.41	1.37	2.05	0.28	1.12	0.65	1.48
450	-0.26	0.09	0.68	0.33	0.08	-0.08	0.21	1.48	1.08	1.89	0.23	1.04	0.68	1.62

Annexe 2 : Stimuli utilisés pour les études d'apprentissage

A- Liste des stimuli de l'étude 1 rapportée dans le chapitre VII.

<i>Pseudo-mot</i>	<i>Nombre de lettres</i>	<i>Fréquence de lettre</i>	<i>Fréquence de bigramme</i>	<i>Fréquence de trigramme</i>	<i>Structure</i>
galou	5	61962	5496	519	cvcvv
pitou	5	73096	7675	536	cvcvv
munon	5	63697	6431	804	cvcvc
supon	5	71490	7397	1121	cvcvc
lival	5	71569	4260	480	cvcvc
tirbe	5	94443	9917	263	cvccv
chile	5	74222	12955	1472	ccvcv
blare	5	85756	13341	1020	ccvcv
gatur	5	76598	6129	874	cvcvc
oubir	5	72539	5412	281	vvcvc

B- Liste des stimuli de l'étude 3 rapportée dans le chapitre IX.

<i>Pseudo-mot</i>	<i>Nombre de lettres</i>	<i>Fréquence de lettre</i>	<i>Fréquence de bigramme</i>	<i>Fréquence de trigramme</i>	<i>Structure</i>
alote	5	72367	9337	1104	vcvcv
arsic	5	73465	2148	69	vccvc
cubal	5	46967	2289	259	cvcvc
emban	5	51080	4600	234	vccvc
fexim	5	58639	1050	52	cvcvc
gabut	5	55066	5681	95	cvcvc
rolco	5	43345	2678	24	cvccv
tubol	5	39879	1680	61	cvcvc
caiton	6	79622	9069	1633	cvvcvc
fargol	6	60098	2655	136	cvccvc
gempis	6	71058	10933	1013	cvccvc
gredol	6	67214	3997	127	ccvcvc
leptus	6	71399	8015	191	cvccvc
paraut	6	72187	9150	350	cvcvvc
saflin	6	63748	4093	269	cvccvc
cestor	6	86234	7374	413	cvccvc

<i>Noms concrets courants</i>	<i>Nombre de lettres</i>	<i>Fréquence de lettre</i>	<i>Fréquence de bigramme</i>	<i>Fréquence de trigramme</i>	<i>Structure</i>
avion	5	79799	8203	1824	vcvvc
grange	6	94284	12172	1351	vvcvvc
flocon	6	56835	7348	1321	ccvcvc
volcan	6	64824	5325	336	cvccvc
requin	6	85471	8896	1354	cvcvvc
trésor	6	62373	4386	410	ccvcvc
désert	6	67775	9272	468	cvcvcc
château	7	57889	5163	382	ccvcvuv
<i>Verbes d'action courants</i>	<i>Nombre de lettres</i>	<i>Fréquence de lettre</i>	<i>Fréquence de bigramme</i>	<i>Fréquence de trigramme</i>	<i>Structure</i>
jeter	5	86043	8612	1946	cvcvc
scier	5	102098	9960	1863	ccvvc
râper	5	56536	6806	1221	cvcvc
plier	5	89280	11320	2039	ccvvc
couper	6	76279	10744	2762	cvvcvc
pincer	6	89104	9877	1724	cvccvc
jongler	6	70182	8630	1280	cvccvc
prendre	7	81049	14388	1856	ccvcccv

Né le 01-03-1986

Nationalité : Française

Adresse professionnelle :

L2C2, Laboratoire sur le langage, le cerveau et la cognition
Institut des Sciences Cognitives
67, boulevard Pinel
69670 Bron Cedex

Tél : +33 (0)6-83-69-08-93

+33 (0)4-37-91-12-51

Courriel: raphael.fargier@isc.cnrs.fr

FORMATION

Octobre 2009 – aujourd’hui **Doctorat en Neurosciences cognitives**, Université Claude Bernard Lyon1, Sous la direction de Tatjana Nazir & Yves Paulignan, *Laboratoire sur le Langage, le cerveau et la cognition (L2C2, FRE3406 CNRS), Bron, France*

2008-2009, **Master2 Recherche Neurosciences**, Université Claude Bernard Lyon I, *Lyon, France*. Obtenu avec mention Bien. Rang 3^{ème}

2007-2008, **Master1 Physiologie et Neurosciences**, Université Claude Bernard Lyon I, *Lyon, France*. Obtenu avec mention AB

2004-2007, **Licence « Biologie des Organismes et des Populations »**, Université Claude Bernard Lyon I, *Lyon, France*

Juin 2004, **Baccalauréat Scientifique**, Lycée La Martinière Duchère, *Lyon, France*. Obtenu avec mention AB

RECHERCHES

Octobre 2009 – aujourd’hui **Doctorat en Neurosciences cognitives**, (EEG et enregistrements cinématiques). « Les réseaux neuronaux partagés entre action, perception et langage : De leur développement à une dimension fonctionnelle », sous la direction de T. Nazir & Y. Paulignan

Septembre 2008 – Juin 2009 « Emergence des réseaux neuronaux partagés entre action, perception et langage : Une analyse des oscillations cérébrales » sous la direction de T. Nazir et Y. Paulignan

Février 2008 – Juin 2008 « Détermination de la latéralité du réseau du langage dans le cerveau et son impact sur la lecture : Une étude en EEG » sous la direction de T. Nazir

PUBLICATIONS

Fargier, R., Ménoret, M., Boulenger, V., Nazir, T.A and Paulignan, Y. (2012) Grasp it loudly ! Supporting motor actions with semantically congruent spoken words, *PLoS ONE*.

Fargier, R., Paulignan, Y., Boulenger, V., Monaghan, P., Reboul, A. and Nazir, T.A. (2012) Learning to associate novel words with motor actions: Language-induced motor activity following short training, *Cortex*

Nazir, T.A., **Fargier, R.**, Aravena, P. and Boulenger, V. (sous presse) When words trigger activity in the brain's sensory and motor systems: It is not Remembrance of Things past, in *Language and action in cognitive neuroscience*, Coello, Y. & Bartolo, A. (eds), Psychology Press

Manuscrits soumis ou en révision:

Fargier, R., Ploux, S., Paulignan, Y., Cheylus, A., Reboul, A., and Nazir, T.A. Differentiating two semantic categories in ERPs during the acquisition of novel words

Fargier, R., Ménoret, M., Reboul, A., Paulignan, Y. and Nazir, T.A. Linking language to motor structures through words: the privileged status of verbal stimuli

Ménoret, M., **Fargier, R.**, Curie, A., Des Portes, V., Nazir, T.A. and Paulignan, Y. Neural basis of non-verbal social interactions : a Dual-EEG study. *En révision*

Manuscrits en préparation:

Nazir, T.A., **Fargier, R.**, Cheylus, A., Ploux, S., Paulignan, Y. and Reboul, A. The emergence of shared meaning in the brain: Inter-subjects correlations of ERPs during acquisition of novel words

COMMUNICATIONS ORALES OU AFFICHEES

Octobre 2012 **Fargier, R.**, Ménoret, M., Reboul, A., Paulignan, Y., and Nazir, T.A. Linking language to motor structures through words: the privileged status of verbal stimuli. *Neurobiology of Language Conference, San Sebastian, Spain.* (poster)

Juin 2012 **Fargier, R.**, Ménoret, M., Boulenger, V., Nazir, T.A and Paulignan, Y. Grasp it loudly ! Impact de la verbalisation de mots d'action sur la performance motrice. *Journée scientifique de l'Ecole Doctorale Neurosciences et Cognition (NSCo), Lyon, France* (présentation orale)

Avril 2012 Ménoret, M., **Fargier, R.**, Curie, A., Des Portes, V., Nazir, T.A. and Paulignan, Y. Neural basis of non-verbal social interactions : a Dual-EEG study. *19th Annual Meeting of the Cognitive Neuroscience Society, Chicago, Illinois, Etats-Unis* (poster)

Novembre 2011 **Fargier, R.**, Ploux, S., Paulignan, Y., Reboul, A., and Nazir, T.A. Differentiating semantic categories in ERPs during acquisition of novel words. *Neurobiology of Language Conference, Annapolis, Maryland, Etats-Unis.* (poster)

Juin 2010 **Fargier, R.**, Ploux, S., Paulignan, Y., van der Enst, JB., Reboul, A., and Nazir, T.A. The emergence of shared meaning during the acquisition of novel words (an EEG study). *Human Brain Mapping, Barcelona, Espagne.* (poster)

Octobre 2009 **Fargier, R.**, Paulignan, Y., Boulenger, V., Monaghan, P. and Nazir, T. Monitoring the emergence of shared neural networks between action, perception and language : An analysis of brain dynamics. *Neurobiology of Language Conference, Chicago, Illinois, Etats-Unis.* (présentation orale)

FINANCEMENTS

Juin 2010 Obtention de financement Appel d'offres 2010 pour le financement de projets structurants Institut Fédératif des Neurosciences de Lyon IFNL (montant : 6500€) (projet porté par T. Nazir)

Juin 2009 Obtention de l'allocation doctorale pour une durée de 3ans (Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche MESR). Contrat doctoral débuté le 1^{er} Octobre 2009.

Juin 2009 Financement Matériel ProjetCIBLE Région Rhône-Alpes (montant : 25000€) (projet porté par T. Nazir)

ACTIVITES D'ENCADREMENT

2011 Lucie Ravella. Master Psychobiologie des comportements, Université Claude Bernard Lyon1 (co-encadrement Y.Paulignan)

2010 Ouazna Habchi. Master Spécialité Neurosciences et Imagerie de la Santé, Université de Caen-Basse Normandie (co-encadrement T.Nazir)

COMPETENCES

Méthodologie : Enregistrements électroencéphalographiques (Brain Vision). Analyse des Potentiels évoqués (Brain Vision *Analyser*). Analyse temps-fréquence (pack ELAN, BrainVision *Analyzer*). Analyses cinématiques (*Optodisp*). Analyses statistiques (STATISTICA)

Informatique : E-Prime, Utilisation générale Windows, Linux, Word, Excel, Powerpoint, Matlab

Thèmes de recherche : Langage, action, réseaux partagés, apprentissage, oscillations cérébrales

Langues : Français, Anglais niveau universitaire, Espagnol niveau secondaire

Informations supplémentaires :

Représentant des étudiants au L2C2 de Janvier 2010 à Septembre 2012

FORMATIONS COMPLEMENTAIRES

Janvier 2012 JIRFNI : Neuroanatomie (INSERM & CNRS), *Lyon, France*

Avril 2011 Certificat de compétences de citoyen de sécurité civile « Prévention et Secours Civiques Niveau1 », *Bron, France*

Février 2011 JIRFNI : IRM fonctionnelle et anatomique : une introduction aux principes et outils (INSERM & CNRS), *Lyon, France*

Novembre 2009 BrainVision Analyzer 2 Intermediate user Workshop, *Lyon, France*

AUTRES EXPERIENCES PROFESSIONNELLES

Étés 2005, 2006, 2007, 2008 Remplacements dans divers services hospitaliers, Hôpital gériatrique du Val d'Azergues, *Alix, Rhône, France*