

Cours 2017-2018:

Origines du langage et singularité de l'espèce humaine

Stanislas Dehaene
Chaire de Psychologie Cognitive Expérimentale

Cours n°2

La communication animale spontanée et ses limites

Fresque de Marietta Ren (mariettaren.com)





Cris d'alarme chez le singe vervet: Classification des prédateurs et communication sémantique

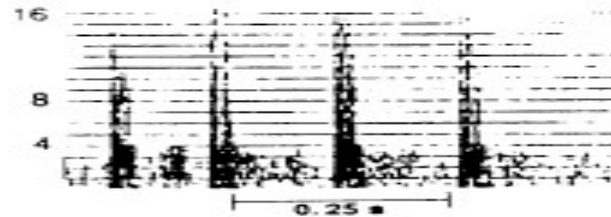
Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science (New York, N.Y.)*, 210(4471), 801–803.



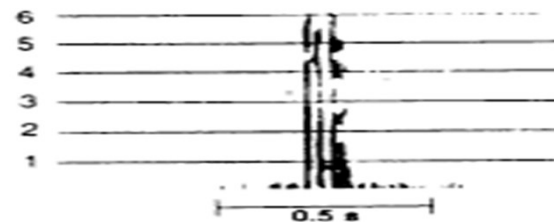
Singe vervet

Observations (1500 heures de vidéo!): Les singes semblent utiliser trois cris distincts dans trois contextes:

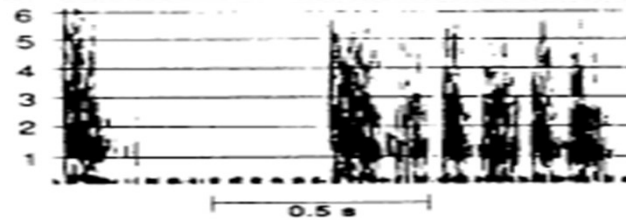
serpent



aigle



léopard



3 types de réponses concomitantes:

- « Léopard » → courir dans les arbres
- « Serpent » → se dresser et regarder autour de soi
- « Aigle » → regarder en l'air, se réfugier dans les buissons

Mais ces réponses reflètent-elles simplement le fait d'avoir vu le prédateur?

Premières expériences de « playback » avec un haut-parleur caché.

Les cris d'alarme chez le singe vervet

Cri « Léopard »

Cri « Serpent »



Pas de différence significative en fonction de l'intensité ou de la durée des cris.

Remerciements à Klaus Zuberbühler

Alarm type	Responses on ground					Responses in tree				
	No. of trials	Run into tree	Run into cover	Look up	Look down	No. of trials	Run higher in tree	Run out of tree	Look up	Look down
Leopard	19	8 (E)S*	2	4	1	10	4	0	3	4
Eagle	14	2	6 LS	7 (L)S	4	17	4	5 (L)S	11 (L)	12
Snake	19	2	2	2	14 L*E*	9	2	0	5	9 L*(E)

Les conditions d'émission des cris d'alarme chez le singe vervet

- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science (New York, N.Y.)*, 210(4471), 801–803.
- Price, T., Wadewitz, P., Cheney, D., Seyfarth, R., Hammerschmidt, K., & Fischer, J. (2015). Vervets revisited: A quantitative analysis of alarm call structure and context specificity. *Scientific Reports*, 5, 13220

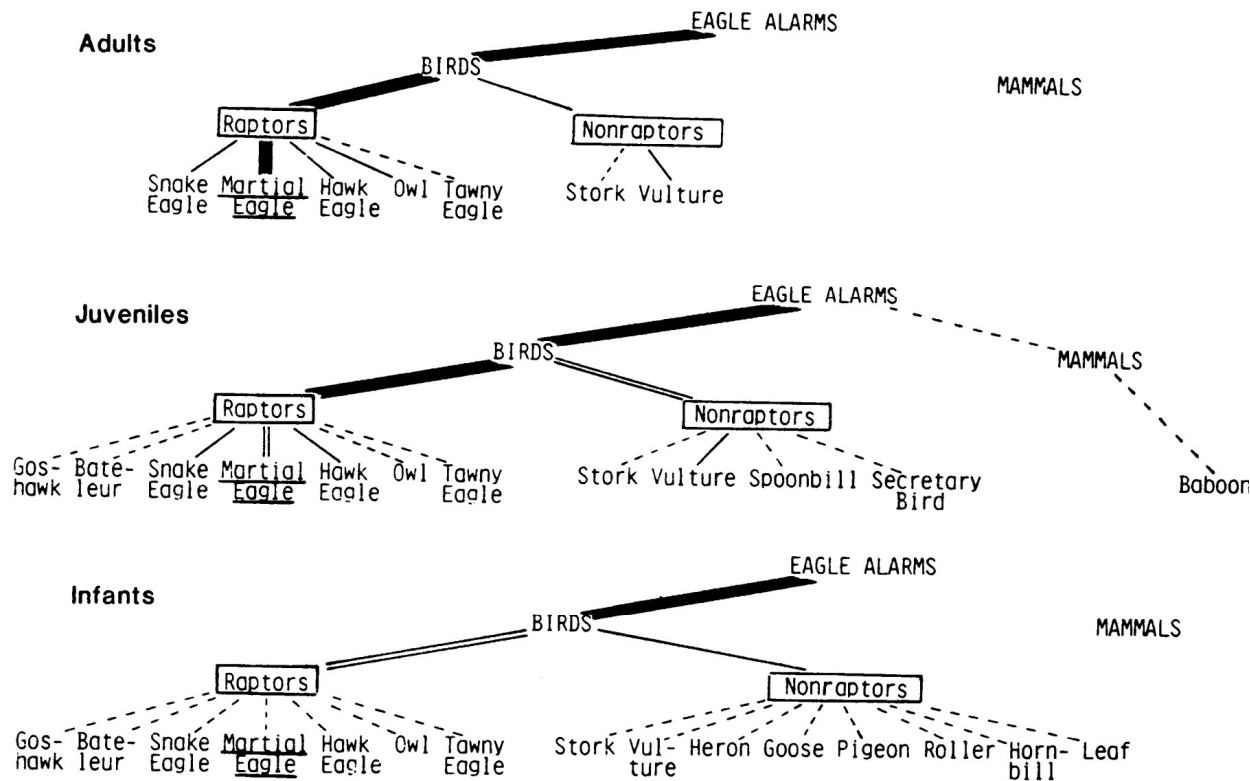


Fig. 1. Eagle alarms given by adult, juvenile, and infant monkeys to different species or objects. Broken line, 1 to 5 alarms; single line, 6 to 10 alarms; double line, 11 to 15 alarms; solid line, more than 15 alarms. Data on 149 alarms were collected over 14 months from 31 adults, 16 juveniles, and 17 infants.

Les singes adultes emploient ces signaux sélectivement (par ex. pour les rapaces, mais pas les charognards).

La sélectivité est un peu moins grande chez les plus jeunes.

Il s'agit bien d'une association arbitraire et bidirectionnelle entre un signifiant et un signifié... mais

- Ces signaux sont largement innés
- Leur spécificité est mise en doute par Price et al. (2015), qui montrent que les mêmes signaux sont également émis dans un contexte d'agression.

→ Ils reflèteraient, en partie, les différents états internes, émotionnels et/ou motivationnels – ce qui remet en question l'existence d'une vraie « intention » d'informer les autres.

Les singes de Campbell possèdent-ils une syntaxe?

- Zuberbühler K (2002) A syntactic rule in forest monkey communication. *Anim Behav* 63:293–299
- Ouattara, K., Lemasson, A., & Zuberbühler, K. (2009). Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *PNAS*, 106(51), 22026–22031. <http://doi.org/10.1073/pnas.0908118106>

Les singes de Campbell (Côte d'ivoire, Sierra Leone...) produisent des « booms » et des « hacks » d'au moins 5 types: wak-oo, krak, krak-oo, hok, hok-oo

Dès 2002, Klaus Zuberbühler montre que le signal « prédateur » est annulé s'il est précédé de « booms ».

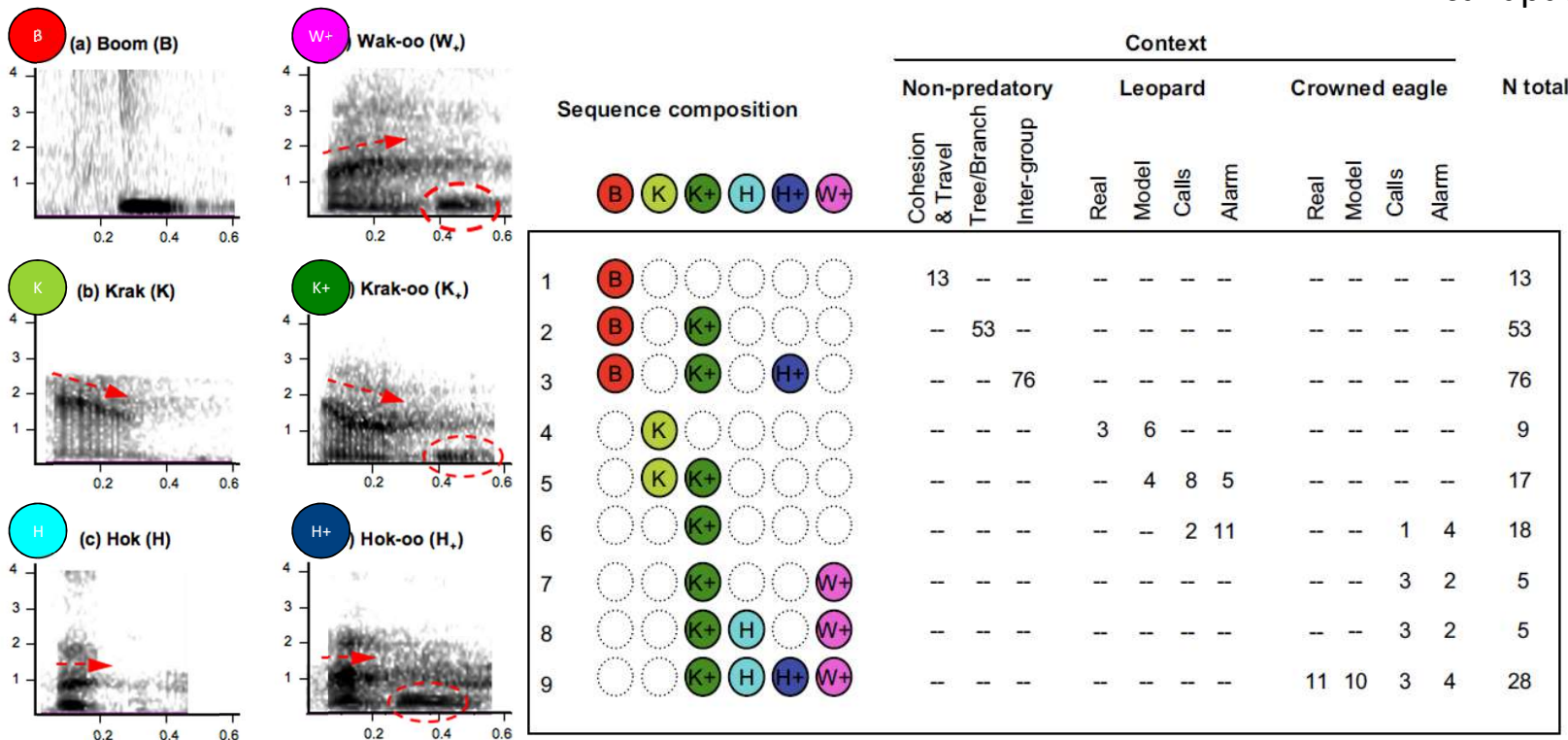
La présence du suffixe « oo » élargit le sens de « krak » : Krak = « leopard », Krak-oo = « leopard-ish ».

La combinaison avec « boom », par contre, change complètement de domaine sémantique.

ca rapace



Singe de Campbell



Ouattara et al. observent 9 séquences associées à des contextes variés: non-prédateurs, léopard, aigle...

Par exemple:

- Boom boom = déplacement du groupe vers un mâle isolé
- Boom boom Krak-oo = chute de branche
- Boom boom Hok-oo Krak-oo = rencontre d'individus d'un autre groupe
- Krak (+Krak-oo) = alarme léopard

(cf. Rizzi, qui propose que les singes seraient limités à 1-merge)

Communications chez les primates: Quels parallèles avec le langage humain?

Schlenker, P., Chemla, E., & Zuberbühler, K. (2016). What Do Monkey Calls Mean? *Trends in Cognitive Sciences*, 20(12), 894–904.

Schlenker et al. proposent d'analyser les cris des primates selon les principes de la linguistique contemporaine, comme un langage formel, en distinguant **syntaxe, sémantique, et pragmatique**.

Syntaxe (quelles types de combinaisons sont légales ou attestées?):

Pas de morphologie aussi riche que celle des langues humaines.

Syntaxe limitée à une « grammaire à états finis », sans récursion.

Usage fréquent de la répétition.

Sémantique:

La plupart des cris réfèrent à des menaces ou des surprises.

Pratiquement pas de composition (à l'exception des singes de Campbell)

Pragmatique:

Pas d'évidence d'une communication intentionnelle.

Mais principe d'informativité.

Box 2. What Is the Relation between Monkey Languages and Human Language?

We argue in the text that the methods of formal linguistics can prove useful in the investigation of monkey languages, but that it does not follow that the latter share nontrivial properties with human language. There are important dissimilarities and some limited similarities between the two systems [5,30,47,48].

Morphology and Syntax

Word-internal and sentence-internal structure is extremely limited in the species we have studied (but see [21]): calls are limited to two components (e.g., *krak* + *-oo*) and there is no evidence that sequences have a complex structure. By contrast, human language has arbitrarily complex words (e.g., *anti-dis-establish-ment-ari-an-ism*) and highly sophisticated syntactic structures [6,7,48]. Furthermore, monkey languages display numerous cases of call repetition, which have no equivalent in human language.

Semantics

Unlike most human words, call meanings that have been posited so far usually pertain to threats, although this is partly due to a selection bias (for female social calls, see [24,25]). Call-internal composition seems to exist in Campbell's monkeys (*krak-oo*), and possibly beyond, but remains limited [30,32]. There is no real evidence of nontrivial composition of meaning sequence internally, as each call can be taken as an individual sentence interpreted independently from the others.

Pragmatics

While there is no clear evidence for an ability to represent communicative intentions in monkeys, we postulated in the text an Informativity Principle that is similar in form to one found in human language, but their evolutionary relationship is unclear.

Communications chez les primates: syntaxe ou non?

Schlenker, P., et al., with Zuberbühler: Formal monkey linguistics. *Theoretical Linguistics* 2016; 42(1-2): 1–90
 Schlenker, P., Chemla, E., & Zuberbühler, K. (2016). What Do Monkey Calls Mean? *Trends in Cognitive Sciences*, 20(12), 894–904. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.10.004>

Schlenker et al. proposent un principe pragmatique d’informativité: « Si un locuteur énonce la phrase S, et que celle-ci évoque (et entre en compétition avec) une alternative S’ qui est plus précise que S, alors on peut supposer que S’ est fautive (car sinon, le locuteur aurait énoncé S’). »

Campbells monkeys

boom boom	non-predation alert
hok	presence of an eagle
krak	<i>Tai</i> : presence of a leopard <i>Tiwai</i> : unspecific alert
hok-oo	alert from above
krak-oo	unspecfic alert

Literal meanings

boom boom	non-predation alert
hok	non-ground alert
krak	alert
R-oo	weak R-alert

Informativity principle

“Prefer more informative expressions!”

Par exemple:

« hok » signifierait « alerte non terrestre » mais comme ce mot entre en compétition avec hok-oo qui est plus spécifique (alerte faible), le choix de « hok » acquiert un sens plus précis (« aigle »).

De même krak entre en compétition avec hok et krak-oo, et finit par signifier spécifiquement « une alerte sérieuse (pas « oo ») et terrestre (pas « hok ») donc un léopard.

La proposition la plus importante de Schlenker et al. est que le sens des cris concaténés dérive d’une simple addition ou conjonction des sens des cris isolés – enrichis par le contraste pragmatique avec les autres cris disponibles.

L'apprentissage vocal : un parallèle plus net avec le langage humain ?

Jarvis, E. D., Gunturkun, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., ... Butler, A. B. (2005). Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nat Rev Neurosci*, 6(2), 151–9. <https://doi.org/10.1038/nrn1606>

La capacité d'**apprentissage vocal** est définie comme la capacité d'acquérir de nouvelles vocalisations par imitation.
→ À distinguer de l'apprentissage auditif, par ex. un chien qui répond à un ordre... mais ne l'imité pas!

L'apprentissage vocal n'existe que chez 3 groupes distants de mammifères (humains, chauve-souris, et cétacés) et 3 groupes distants d'oiseaux (perroquets, colibris, oiseaux chanteurs).

Charles Darwin (La filiation de l'homme, 1871): "Les sons que font entendre les oiseaux offrent, à plusieurs points de vue, la plus grande analogie avec le langage ; en effet, tous les individus appartenant à une même espèce expriment leurs émotions par les mêmes cris instinctifs, et tous ceux qui peuvent chanter exercent instinctivement cette faculté ; mais c'est le père ou le père nourricier qui leur apprend le véritable chant, et même les notes d'appel.

Ces chants et ces cris, ainsi que l'a prouvé Daines Barrington « ne sont pas plus innés chez les oiseaux que le langage ne l'est chez l'homme. Les premiers essais de chant chez les oiseaux peuvent être comparés aux tentatives imparfaites que traduisent les premiers bégaiements de l'enfant. (...)

On peut comparer, comme le fait si ingénieusement remarquer Barrington, les légères différences naturelles du chant chez une même espèce, habitant des régions diverses, à des dialectes provinciaux (...)

J'ai tenu à donner les détails qui précèdent pour montrer qu'une tendance instinctive à acquérir un art n'est point un fait particulier, restreint à l'homme seul. »

Le modèle des chants d'oiseau: nombreux parallèles avec le langage humain

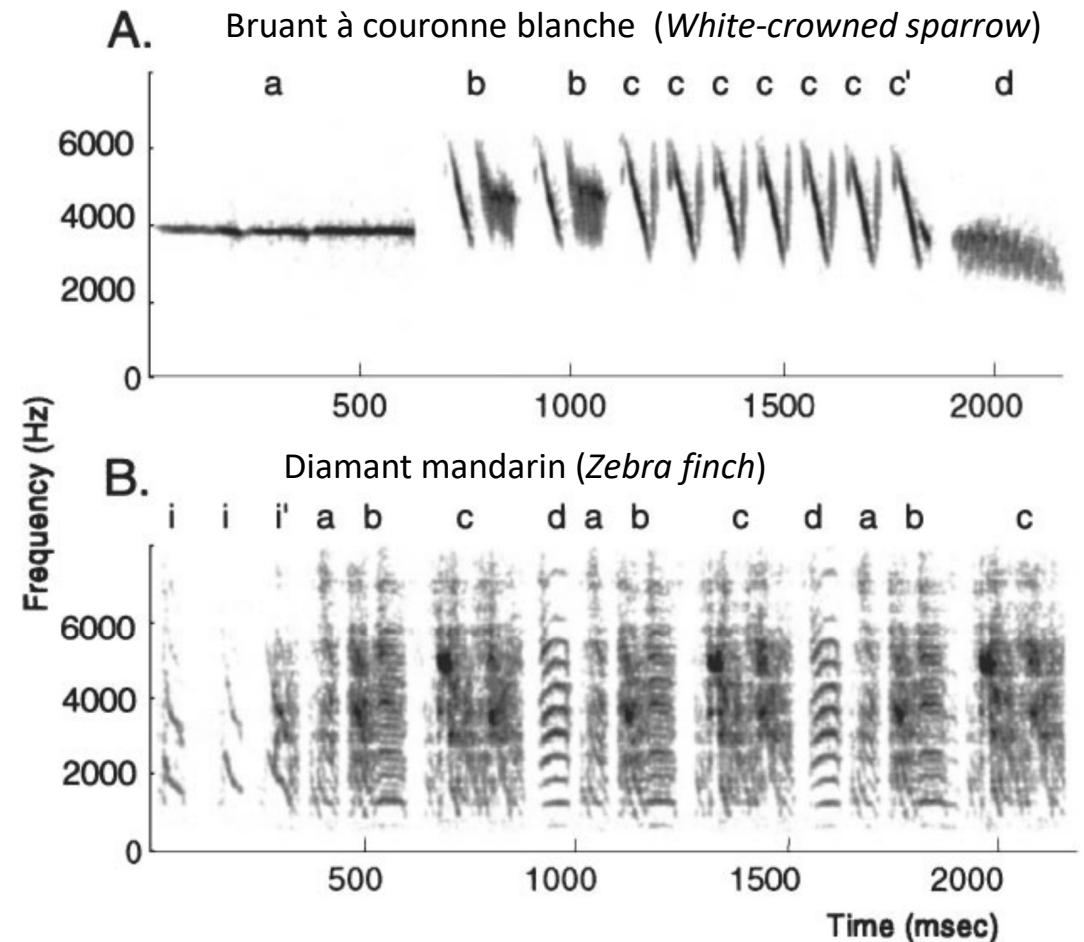
Doupe, A. J., & Kuhl, P. K. (1999). Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 567–631. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.22.1.567>

Le flux de l'air dans l'organe de la phonation (syrinx) produit des **notes** élémentaires (par ex. un glissando). Dans le chant, celles-ci se combinent en **syllabes** (par ex. b), qui elles-mêmes forment des **motifs** (par ex. abcd) obéissant à des ordonnancements complexes.

- Double articulation : phonologie et syntaxe?
- Mais absence de sémantique combinatoire?

Les chants des oiseaux chanteurs ne sont pas instinctifs mais appris:

- Variations dialectales au sein d'une même espèce, transmises de génération en génération
- Un animal juvénile exposé à l'enregistrement d'un adulte finit par imiter ce chant (travaux de Peter Marler dès les années 1970).
- Un oiseau chanteur élevé en isolement ne développe pas un chant normal (contrairement à la poule par exemple); de même pour un animal sourd.



Les phases de l'apprentissage du chant

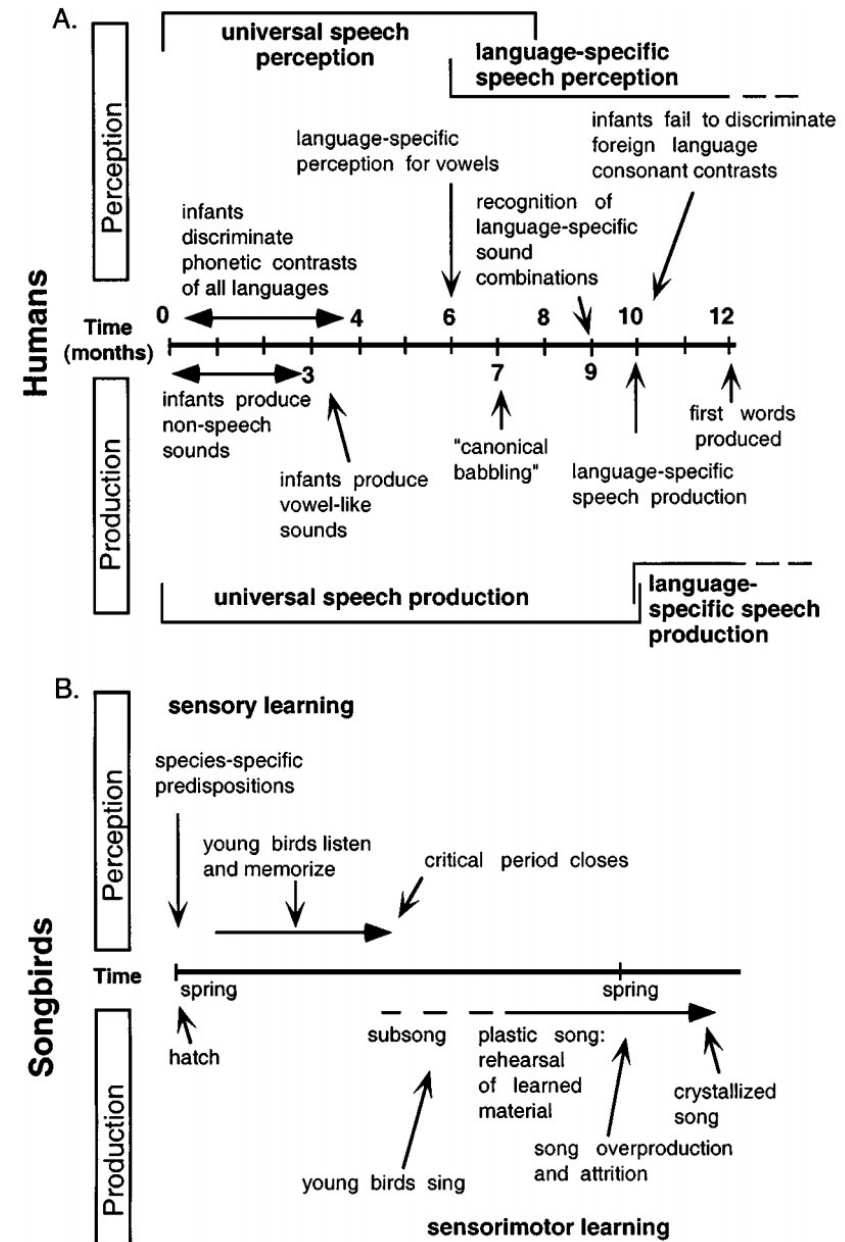
Doupe, A. J., & Kuhl, P. K. (1999). Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 567–631. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.22.1.567>

Le chant est appris en plusieurs étapes:

- l'oiseau doit d'abord entendre et mémoriser le chant d'un adulte
 - Durant cette période, les oiseaux acquièrent une préférence pour le chant auquel ils ont été exposé.
 - Il existe une période critique pour cette exposition auditive.
- Des mois plus tard, l'oiseau commence à produire du chant
 - D'abord très déstructuré (*subsong*)
 - Puis plastique, avec une surproduction de syllabes
 - Et enfin, par sélection progressive (*attrition*), convergence vers le chant « cristallisé ».

Comme dans l'espèce humaine, l'apprentissage est guidé par des contraintes innées:

- Préférence précoce pour le chant de sa propre espèce
- Apprentissage sélectif de syllabes propres à son espèce



L'exposition à des transitions entre syllabes suffit



Rose, G. J., Goller, F., Gritton, H. J., Plamondon, S. L., Baugh, A. T., & Cooper, B. G. (2004). Species-typical songs in white-crowned sparrows tutored with only phrase pairs. *Nature*, 432(7018), 753. <https://doi.org/10.1038/nature02992>

Le chant du bruant à couronne blanche (*white-crowned sparrow*) comprend 5 syllabes dont la nature et l'ordre peuvent varier d'un « dialecte » à l'autre.

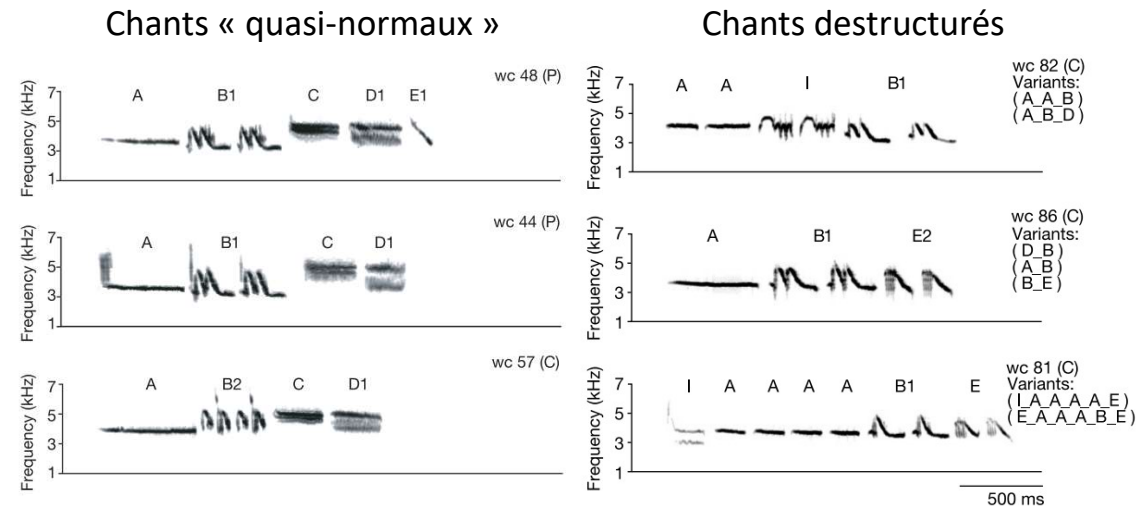
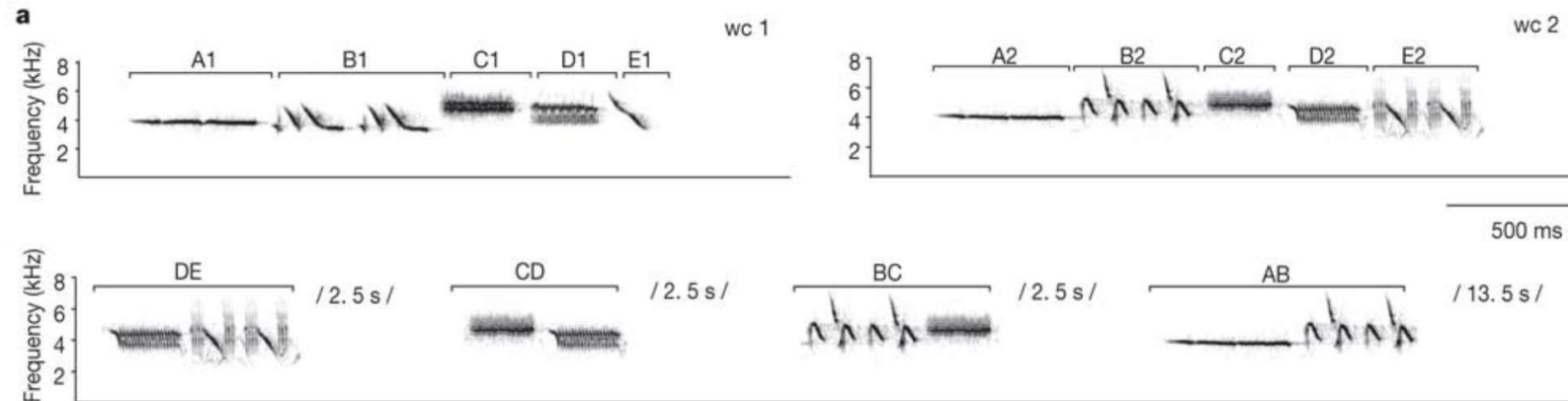
Pendant la période sensible, les chercheurs ont exposé les oiseaux uniquement aux transitions entre syllabes: DE, CD, BC, AB (dans cet ordre).

Cette information suffit à apprendre un chant structuré (ABCD et parfois E).

Contrôles: Les oiseaux exposés aux syllabes seules n'apprennent pas un chant structuré – mais présentent tout de même un biais génétique pour commencer par un sifflement (A) suivi d'un biais probabiliste pour la syllabe B.

Les oiseaux exposés aux bigrammes inverses (BA, CB, DC, ED) apprennent le chant inverse (EDBCA).

Le chant semble donc engendré par une grammaire à état finis.

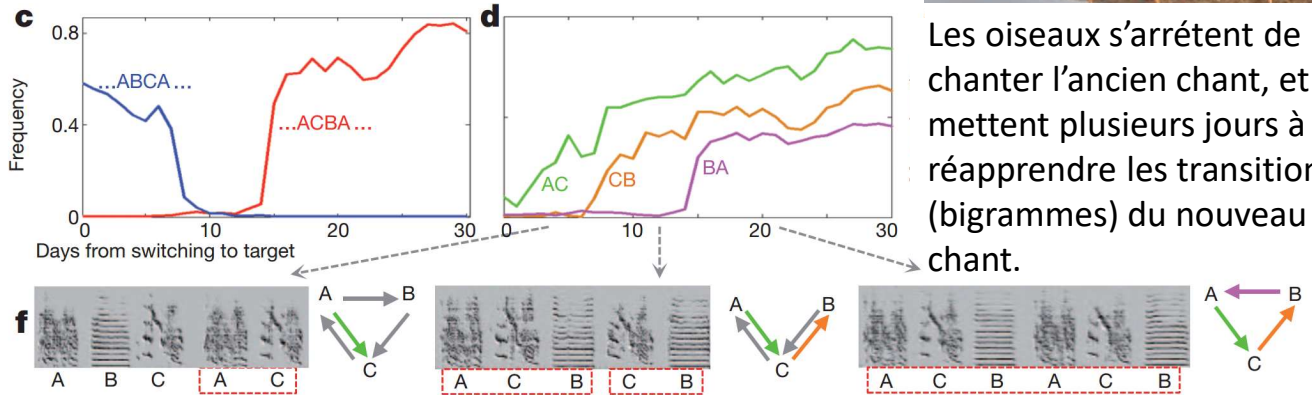
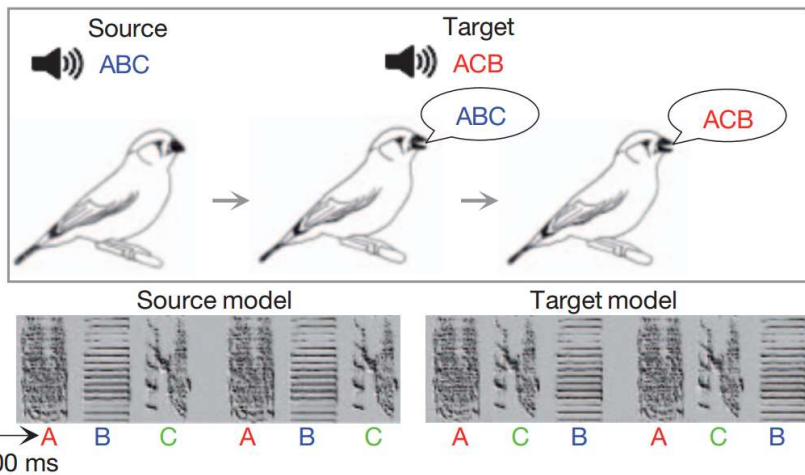


L'apprentissage progressif des transitions entre syllabes

Lipkind, D., Marcus, G. F., Bemis, D. K., Sasahara, K., Jacoby, N., Takahasi, M., ... Tchernichovski, O. (2013). Stepwise acquisition of vocal combinatorial capacity in songbirds and human infants. *Nature*, 498(7452), 104–108.

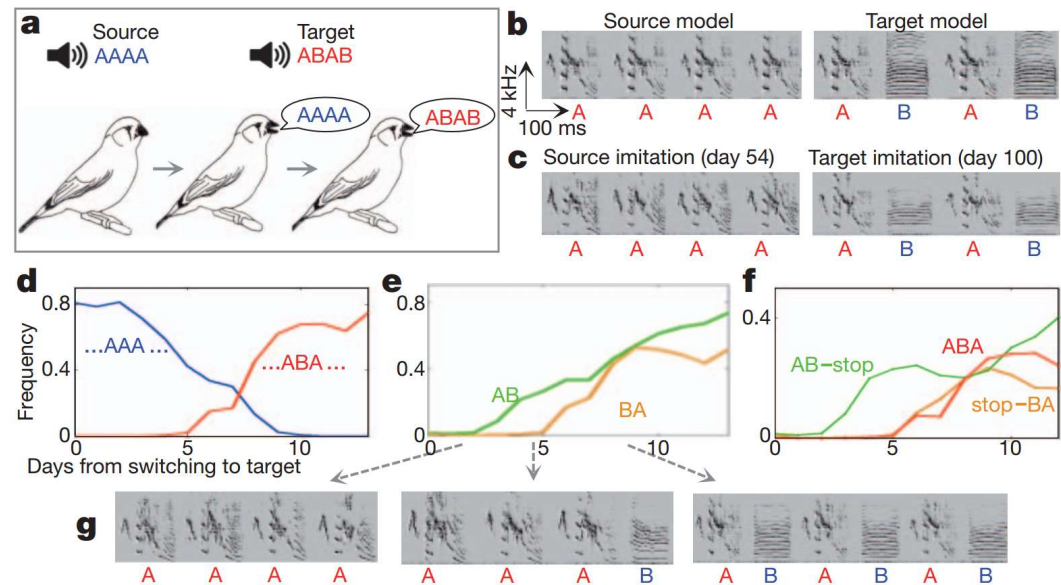


On demande à un diamant mandarin (*zebra finch*) d'apprendre un premier chant, puis de le réajuster en direction d'un second chant dans lequel les syllabes sont réordonnées.



Les oiseaux s'arrêtent de chanter l'ancien chant, et mettent plusieurs jours à réapprendre les transitions (bigrammes) du nouveau chant.

Dans une seconde expérience, on demande de passer de AAAA à ABAB. Les oiseaux pourraient insérer des B au hasard, mais ce n'est pas ce qu'ils font: tous apprennent, lentement, deux nouvelles transitions AB et BA – en insérant B exclusivement aux bornes de la séquence.



L'apprentissage progressif des transitions entre syllabes

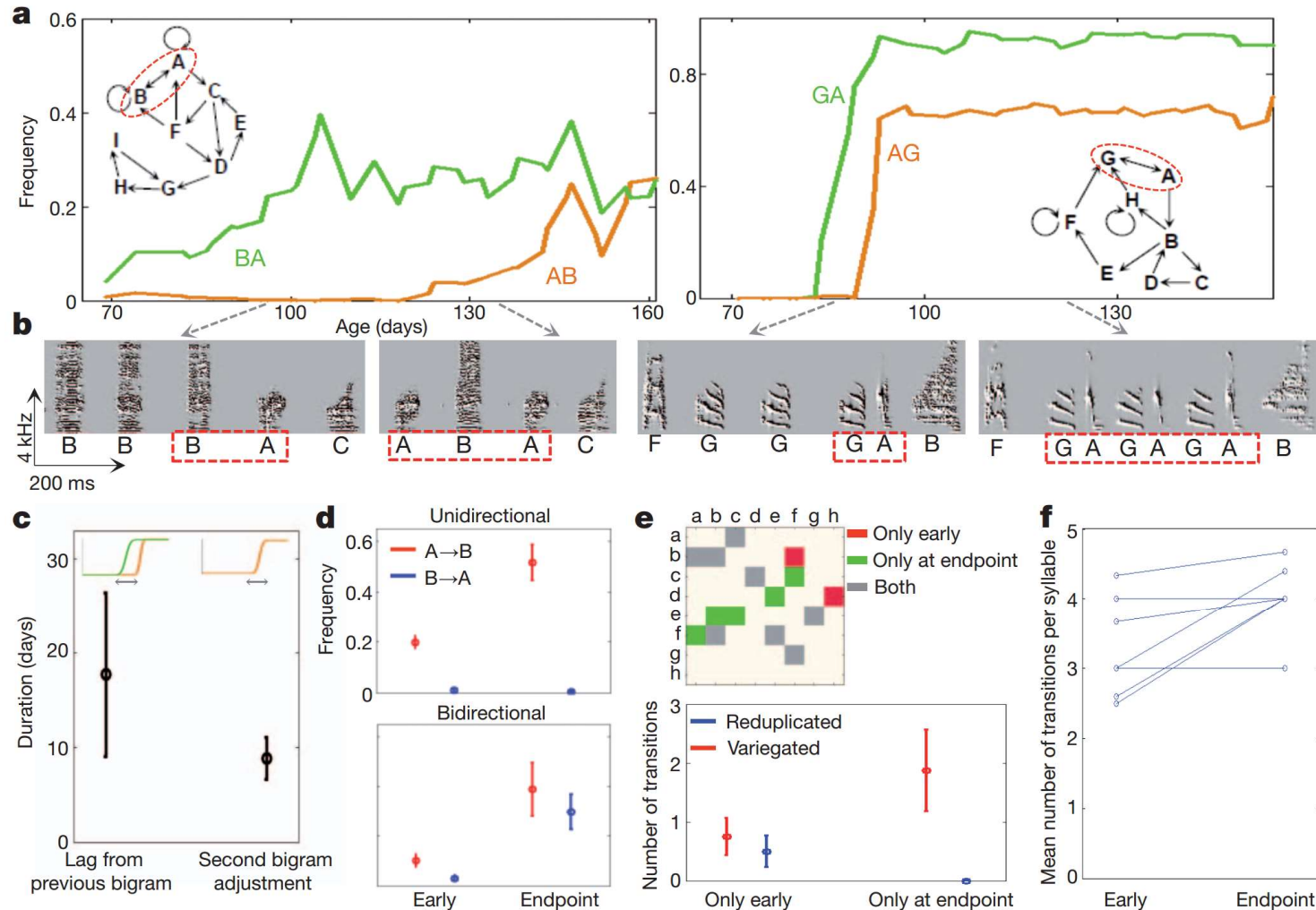
Lipkind, D., Marcus, G. F., Bemis, D. K., Sasahara, K., Jacoby, N., Takahasi, M., ... Tchernichovski, O. (2013). Stepwise acquisition of vocal combinatorial capacity in songbirds and human infants. *Nature*, 498(7452), 104–108.



Le phénomène est répliqué chez une autre espèce, le moineau du Japon (*bengalese finch*), qui réordonne spontanément les syllabes au cours de l'apprentissage du chant.

L'analyse des paires bidirectionnelles (AB BA sont présents dans le chant adulte) montre que l'apprentissage n'est pas stochastique, mais hautement reproductible, avec une diversification progressive des transitions:

- Il existe une phase au cours de laquelle l'animal ne produit qu'une seule des deux transitions, de façon systématique, et toujours à la frontière (début ou fin) d'une série de répétitions: BBBA... GGGA...
- Plusieurs jours plus tard, la seconde transition apparaît, et on voit donc apparaître des alternances ABAB..., GAGA...



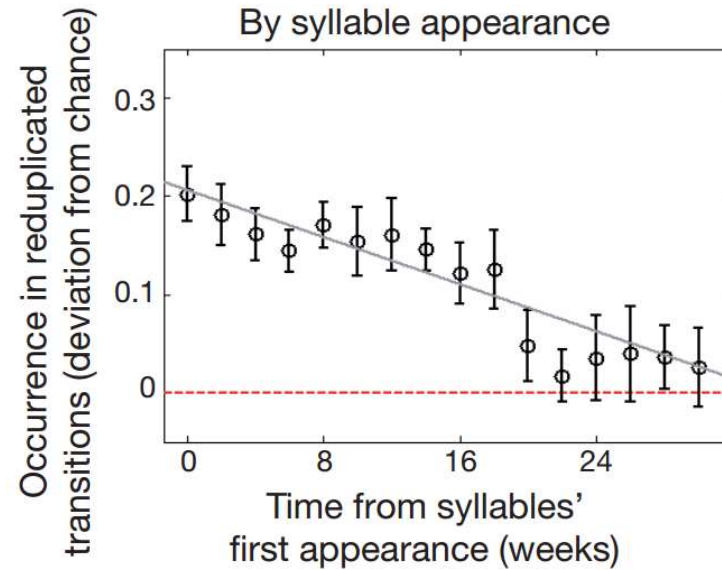
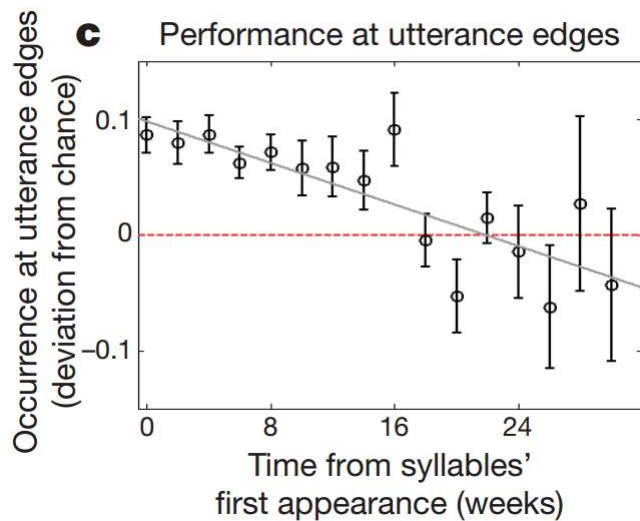
L'apprentissage progressif des transitions entre syllabes

Lipkind, D., Marcus, G. F., Bemis, D. K., Sasahara, K., Jacoby, N., Takahasi, M., ... Tchernichovski, O. (2013). Stepwise acquisition of vocal combinatorial capacity in songbirds and human infants. *Nature*, 498(7452), 104–108.



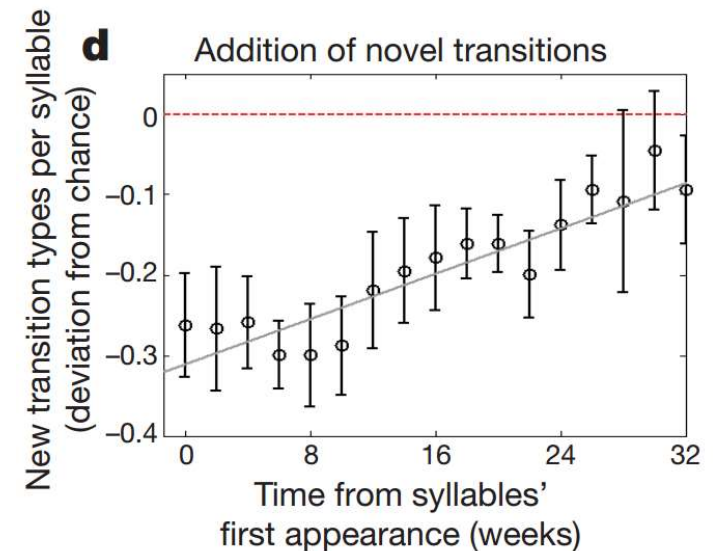
L'analyse des productions des enfants humains montre un phénomène très similaire:

Lorsqu'une syllabe apparaît, elle a tendance à être dupliquée plusieurs fois (AAA...), puis cette reduplication disparaît au profit d'une transition vers une autre syllabe (AAAB).



Les nouvelles syllabes, lorsqu'elles apparaissent, surviennent soit au début, soit à la fin d'une production.

Et on observe, comme chez l'oiseau, l'addition très progressive de transitions nouvelles vers d'autres syllabes.

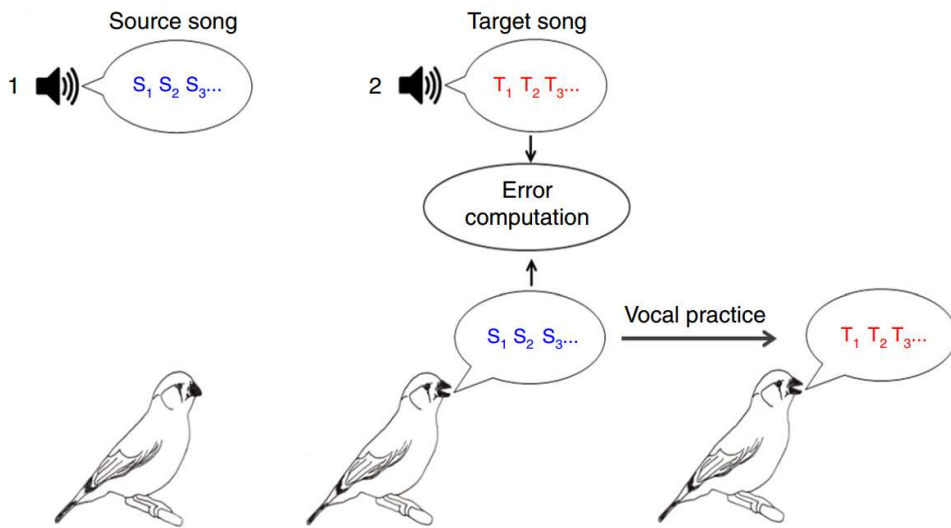


Conclusion: l'augmentation progressive de la matrice de transitions entre syllabes semble expliquer la production d'un répertoire croissant de vocalisations, parmi lesquelles l'enfant pourra sélectionner les mots de sa langue → simple matrice de transitions, rien à voir avec Merge.

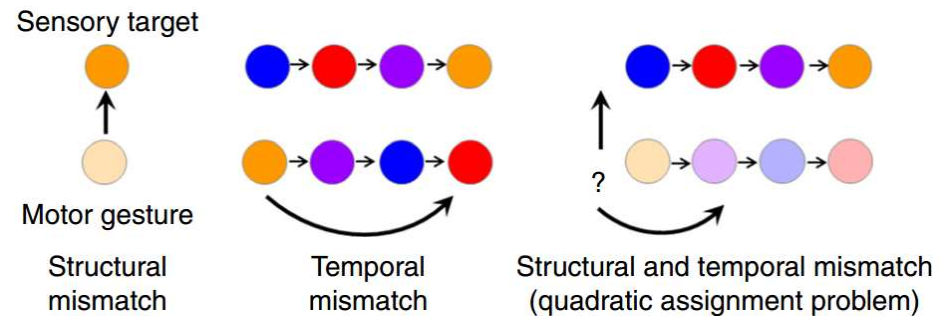
Mécanismes de l'apprentissage du chant: Dissociation entre phonologie et syntaxe

Lipkind, D., Zai, A. T., Hanuschkin, A., Marcus, G. F., Tchernichovski, O., & Hahnloser, R. H. R. (2017). Songbirds work around computational complexity by learning song vocabulary independently of sequence. *Nature Communications*, 8(1), 1247. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01436-0>

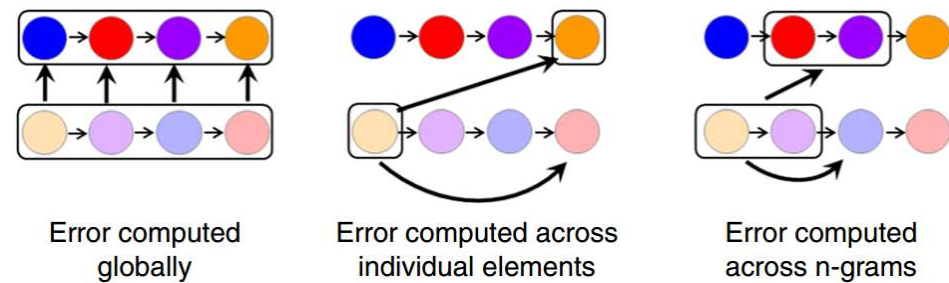
On demande à un diamant mandarin (*zebra finch*) d'apprendre un premier chant, puis de le réajuster en direction d'un second chant qui peut être partiellement similaire



Lorsqu'il y a plusieurs syllabes, le problème computationnel est difficile: faut-il réordonner les syllabes? En changer la phonologie? Les deux?



Plusieurs stratégies de détection d'erreur sont envisageables:



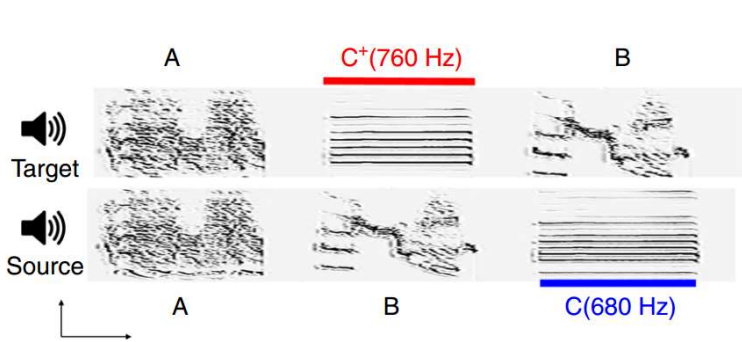
Mécanismes de l'apprentissage du chant: dissociation entre phonologie et syntaxe

Lipkind, D., Zai, A. T., Hanuschkin, A., Marcus, G. F., Tchernichovski, O., & Hahnloser, R. H. R. (2017). Songbirds work around computational complexity by learning song vocabulary independently of sequence. *Nature Communications*, 8(1), 1247. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01436-0>

Expérience 1: On enseigne d'abord la séquence ABC, puis A C₊ B où C₊ indique un changement d'un ou deux demi-tons de la syllabe C.

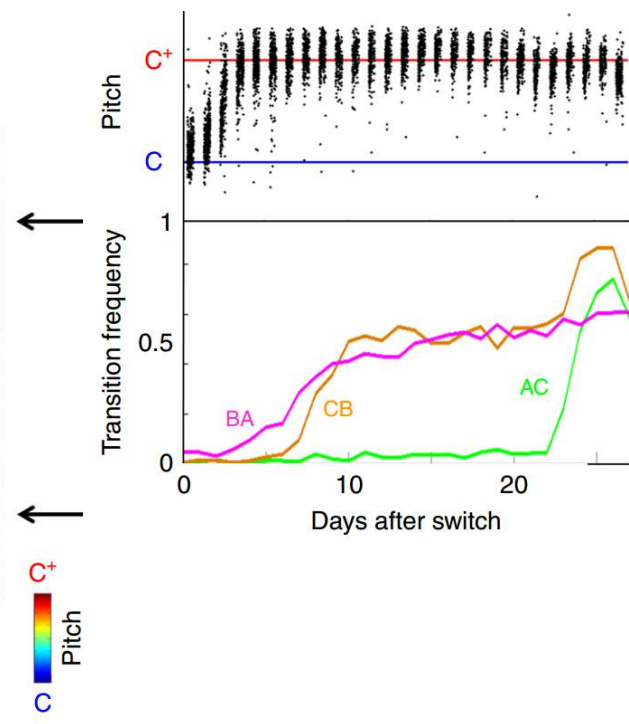
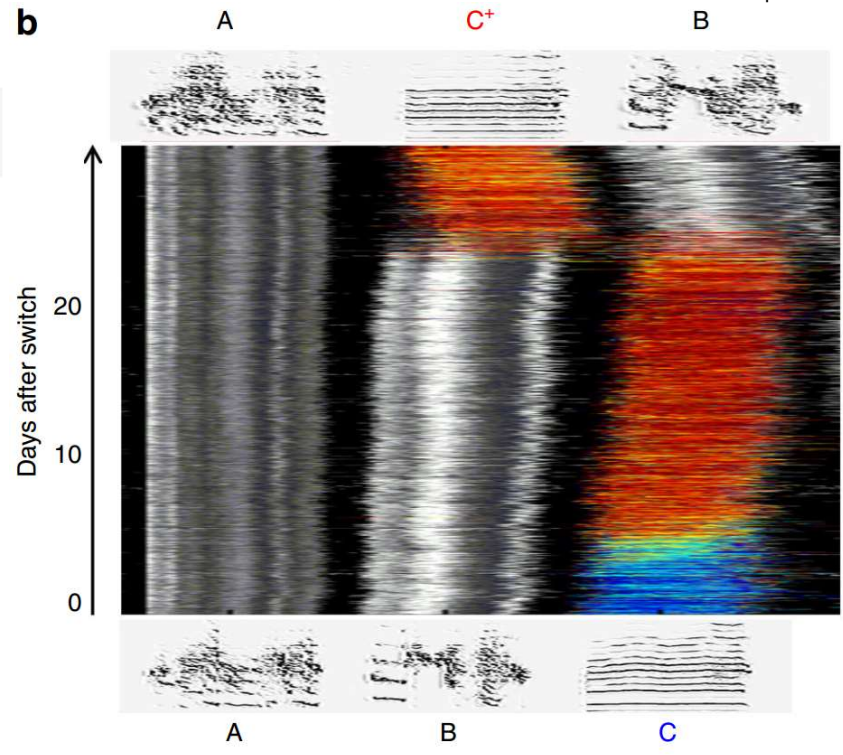
De façon remarquable, les oiseaux commencent par produire la séquence A B C₊ (qu'ils n'ont jamais entendue), puis changent l'ordre en A C₊ B.

La hauteur (« phonologie ») change beaucoup plus vite que les transitions entre syllabes (« syntaxe »)



Dans d'autres expériences, la distance tonale à ajuster est opposée à la syntaxe, par exemple $A B C B_{+1} \rightarrow A B_{+2} C B_{-1}$

Les oiseaux commencent par apprendre les changements de hauteur tonale, quitte à *augmenter* (transitoirement) les erreurs globales (ils font A B₋₁ C B₊₂ ...) avant d'apprendre à réordonner ces syllabes.



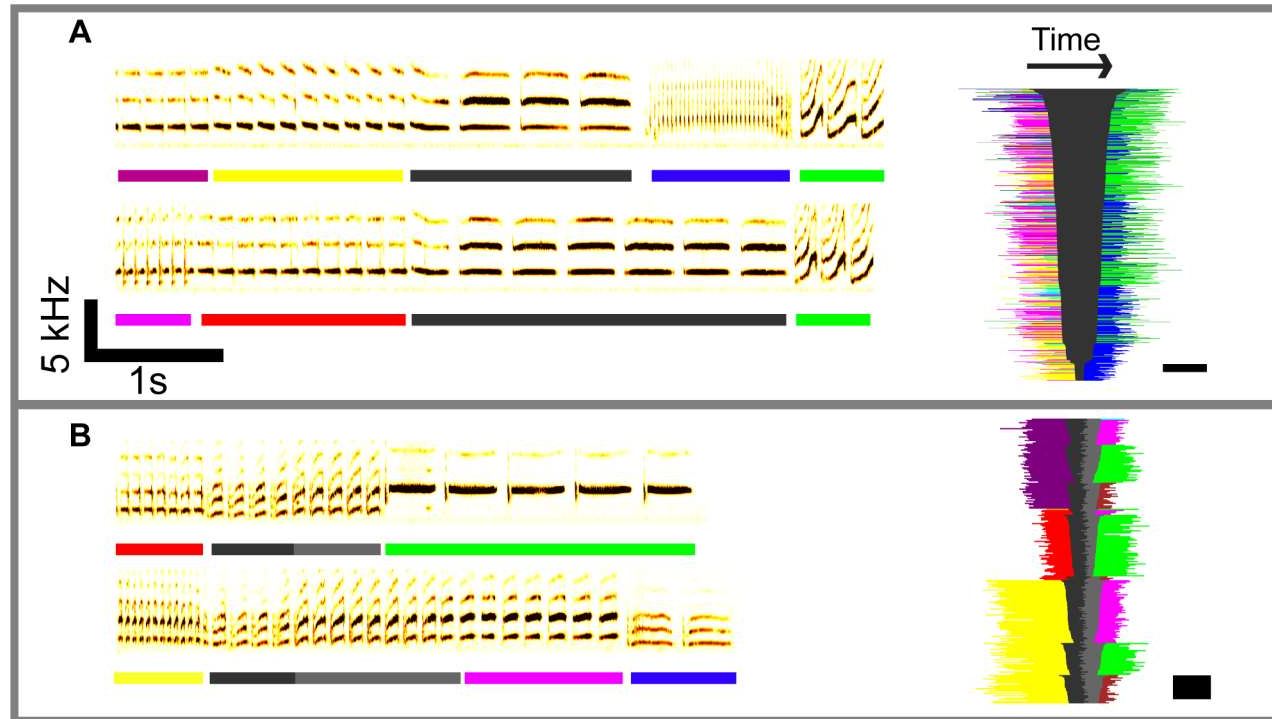
Conclusion: existence d'un « module » d'ajustement des erreurs phonologiques, qui ignore totalement les informations syntaxiques.

Des relations à longue distance dans le chant du canari?

Markowitz, J. E., Ivie, E., Kligler, L., & Gardner, T. J. (2013). Long-range order in canary song. *PLoS Computational Biology*, 9(5), e1003052. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003052>



Dans certaines espèces, comme le canari, les chants sont beaucoup plus complexes et variés, et il semble qu'on soit obligé de postuler un peu plus que des probabilités de transition -- des dépendances à longue distance.



Deux exemples:

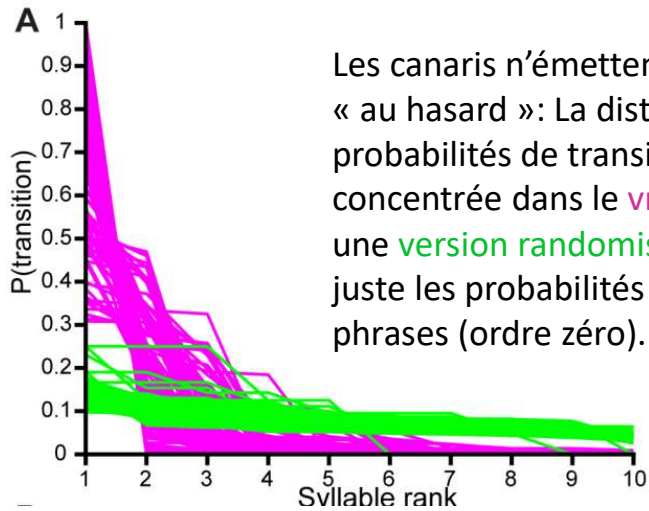
1. La longueur de la phrase en gris foncé prédit la probabilité de passer à la phrase en vert ou à celle en bleu
2. La présence de la phrase en rouge prédit quelle phrase suivra celle en gris.

Figure 1. Sonograms show a relationship between phrase duration, the context of a phrase, and future choices. Phrases consist of repetitions of elementary units—the syllables. Distinct phrase types are indicated by colored bars beneath each sonogram. On the right side of each sonogram is a “barcode” summary of all occurrences of the phrases shown in the sonograms. The phrases before (left) and after (right) the gray phrase are color-coded by syllable identity, and the length of the bars in each row indicates duration of the phrase. A square flanks each barcode to indicate the scale, with the width corresponding to 2 seconds and the height to 20 trials. **A**, A case where the duration of a phrase predicts the future path—the barcode is sorted by duration of the black phrase. Short black bars at the top typically lead to blue, while long black bars at the top typically lead to green. **B**, A case where the identity of the starting phrase (red, yellow, or purple) determines which phrase type comes after the black/gray phrase (green or magenta for example.) The barcode in this panel is sorted by the phrase that comes before the black/gray phrase.

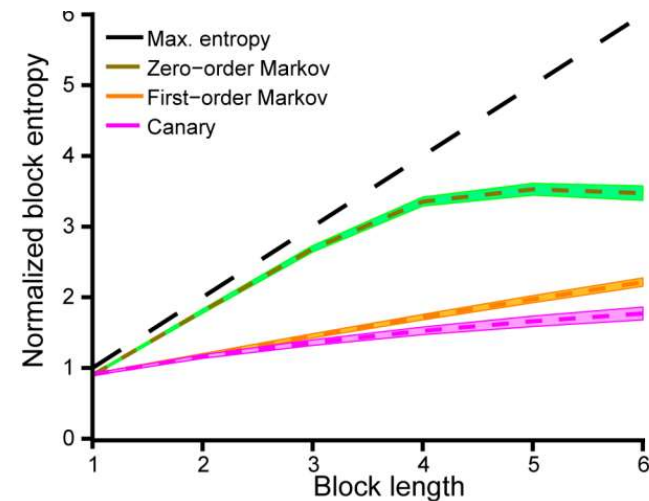
doi:10.1371/journal.pcbi.1003052.g001

Des relations à longue distance dans le chant du canari?

Markowitz, J. E., Ivie, E., Kligler, L., & Gardner, T. J. (2013). Long-range order in canary song. *PLoS Computational Biology*, 9(5), e1003052. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003052>



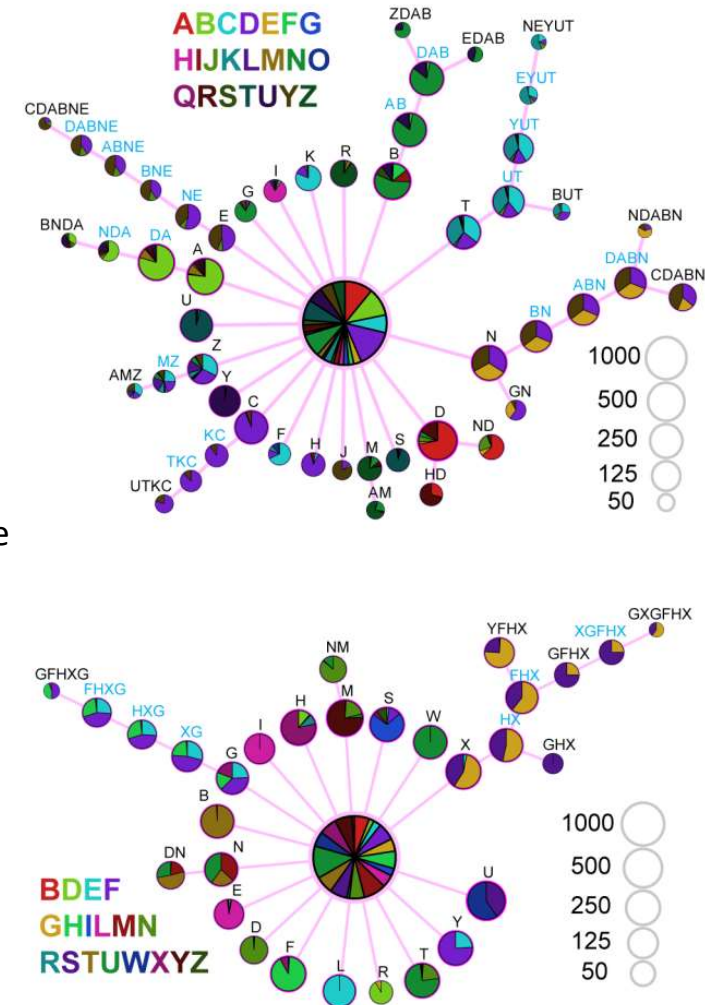
Les canaris n'émettent pas des phrases « au hasard »: La distribution des probabilités de transition est plus concentrée dans le **vrai chant** que dans une **version randomisée** qui respecte juste les probabilités d'apparition des phrases (ordre zéro).



L'entropie (le désordre) croît moins vite avec le nombre d'éléments du passé dans le chant du canari que dans un modèle de Markov d'ordre 0 ou 1.

Un modèle d'ordre 2 au moins est nécessaire: pour 70% des triplets XYZ, $P(Z|Y)$ n'est pas constant mais dépend de X.

Le modèle de *prediction suffix trees* permet d'évaluer jusqu'à quelle distance on observe une telle dépendance. Le résultat ci-contre (2 oiseaux) indique l'existence de dépendances jusqu'à une distance de 5 ou plus.

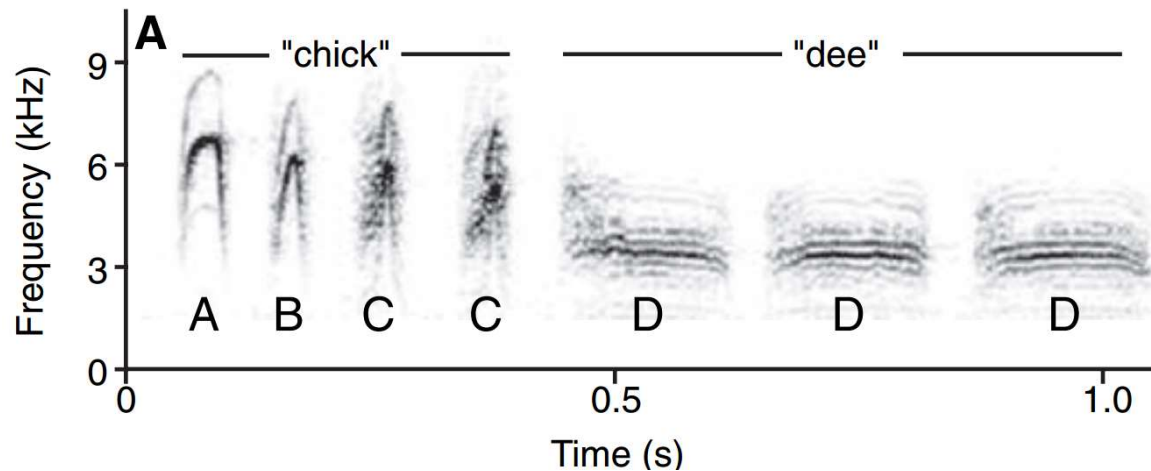


Sémantique et syntaxe chez la mésange?

Templeton, C. N., Greene, E., & Davis, K. (2005). Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science (New York, N.Y.)*, 308(5730), 1934–1937. <https://doi.org/10.1126/science.1108841>

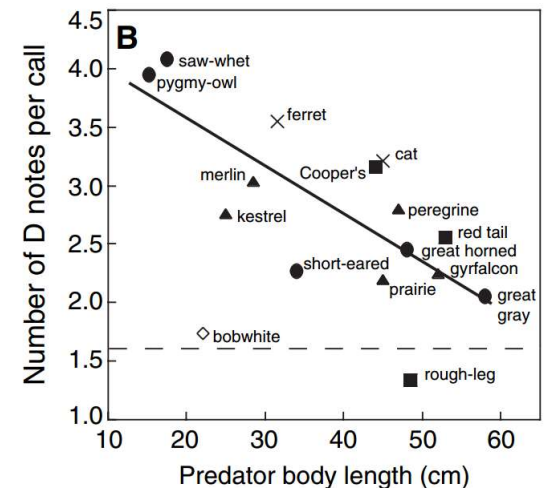
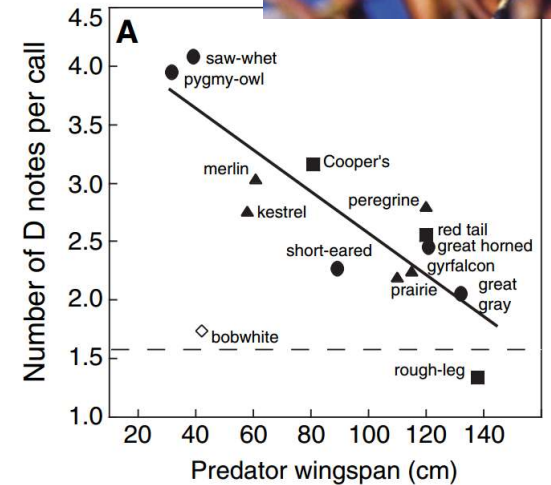
Les mésanges à tête noire produisent deux types de vocalisations:

- “seet” lorsqu’elles voient un prédateur en mouvement (par exemple un aigle en vol)
- “chickadee” lorsqu’elles voient un prédateur statique (par exemple perché).



Elles produisent d’autant plus de “dee” que le prédateur est petit.

Des expériences de playback montrent que les animaux sont sensible au nombre de « dee ». Cela pourrait refléter le degré de danger: plus un prédateur est petit, plus il peut manoeuvrer rapidement.



Mécanismes neuronaux de la production du chant

Hvc et RA sont deux noyaux essentiels de la production du chant chez l'oiseau. Le contrôle est organisé de façon hiérarchique: les neurones de RA codent pour des éléments de l'ordre de 10 millisecondes, tandis que ceux d'Hvc codent pour des éléments de l'ordre de la syllabe (50-100 ms).



Michael Long et Michale Fee ont développé des techniques d'enregistrement de plusieurs dizaines de neurones de Hvc chez le diamant mandarin (*Zebra finch*), qui produit un chant hautement stéréotypé.

Les décharges neurales surviennent à des moments systématiques, au cours d'une syllabe donnée.

Elles sont distribuées de façon très homogène dans le temps, sans marquer spécialement le début des syllabes ou des gestes moteurs.
→ Modèle du « tapis roulant » ou *synfire chain*

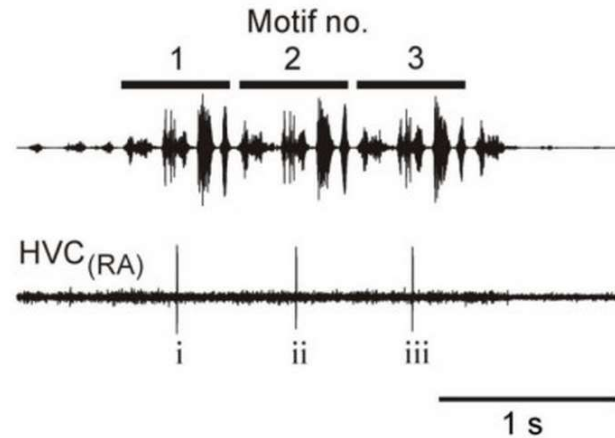


Figure 4 - Extracellular recording of a single RA-projecting neuron in nucleus HVC in the singing zebra finch.

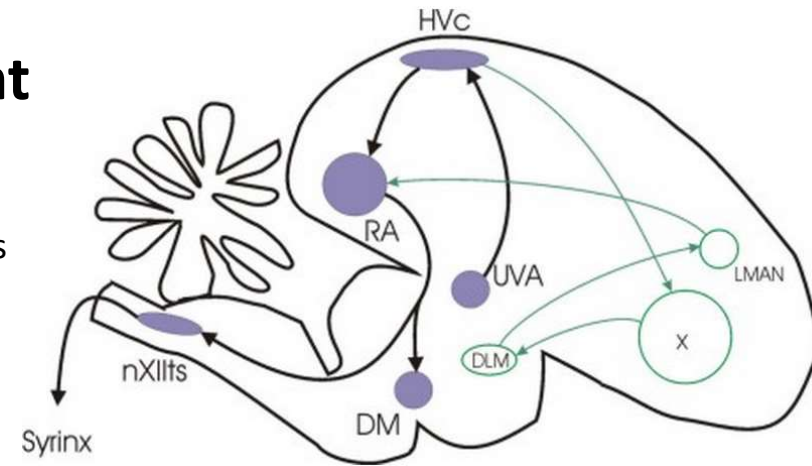


Figure 2 - Anatomy of brain areas involved in vocal motor production (blue) and vocal learning (green).

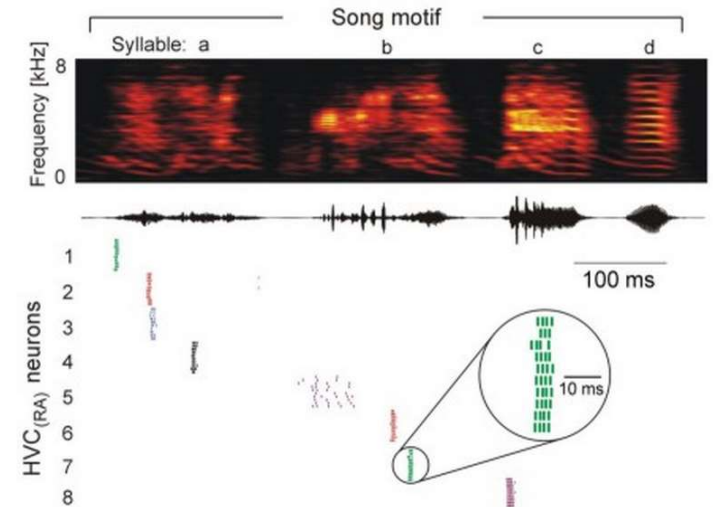


Figure 5 - Spike raster plot of eight sequentially recorded RA-projecting HVC neurons in one zebra finch, during singing.

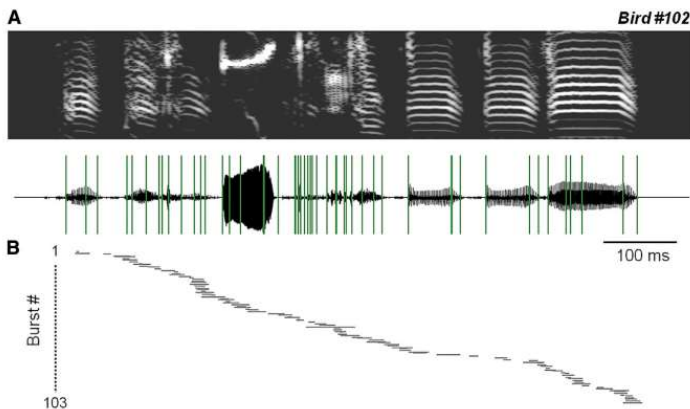
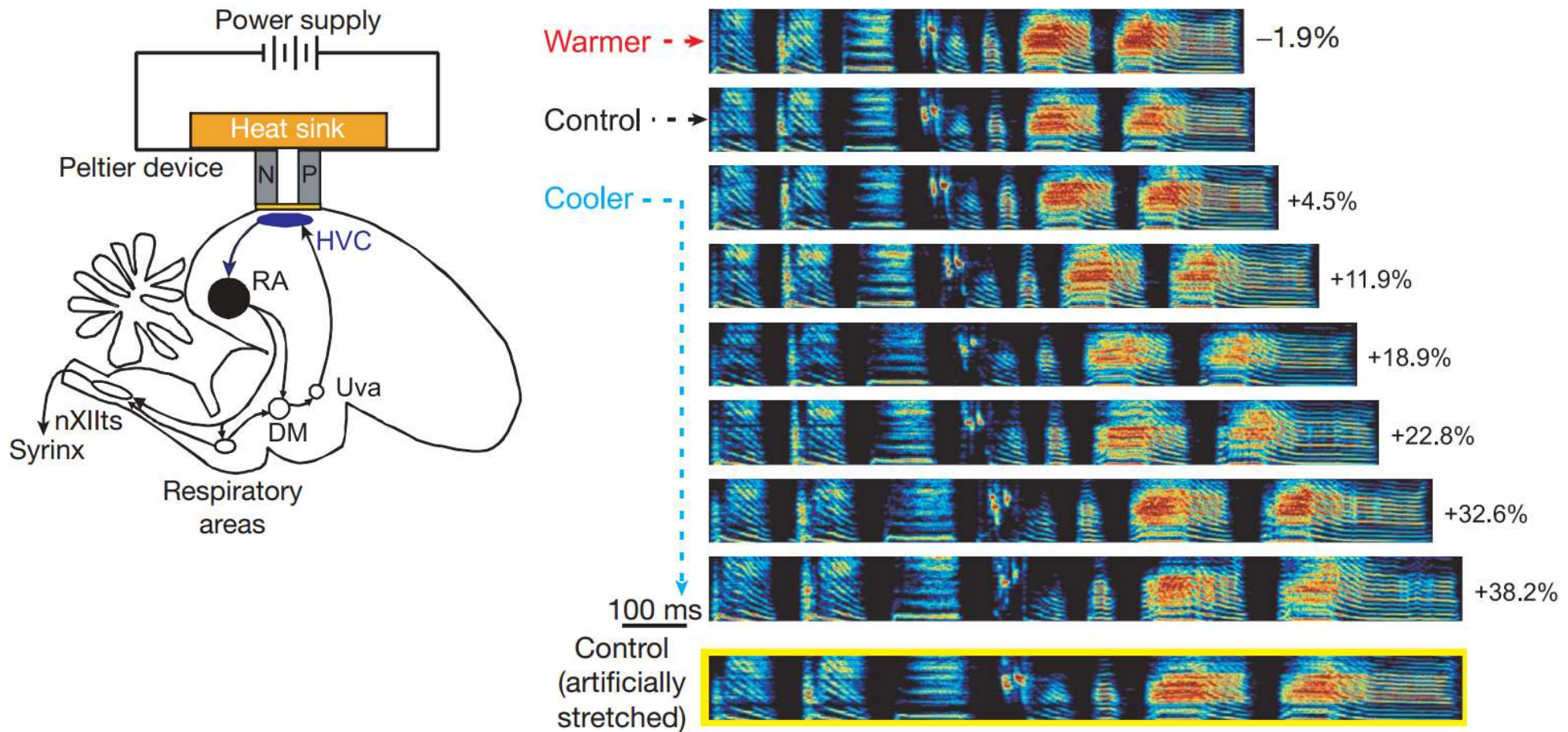


Figure 6 - Spike raster plot of eight sequentially recorded RA-projecting HVC neurons in one zebra finch, during singing.

Le refroidissement ralentit le chant chez l'oiseau

Long, M. A., & Fee, M. S. (2008). Using temperature to analyse temporal dynamics in the songbird motor pathway. *Nature*, 456(7219), 189–194.

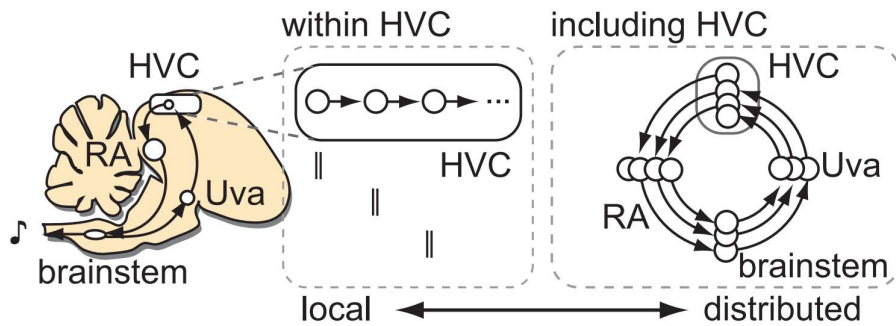
Le refroidissement de la région HVC conduit à un ralentissement strictement proportionnel du chant stéréotypé. Pas d'effet dans l'aire RA.
→ Compatible avec un modèle en chaîne (*synfire chain*).



Mécanismes neuronaux de la production du chant: deux modèles

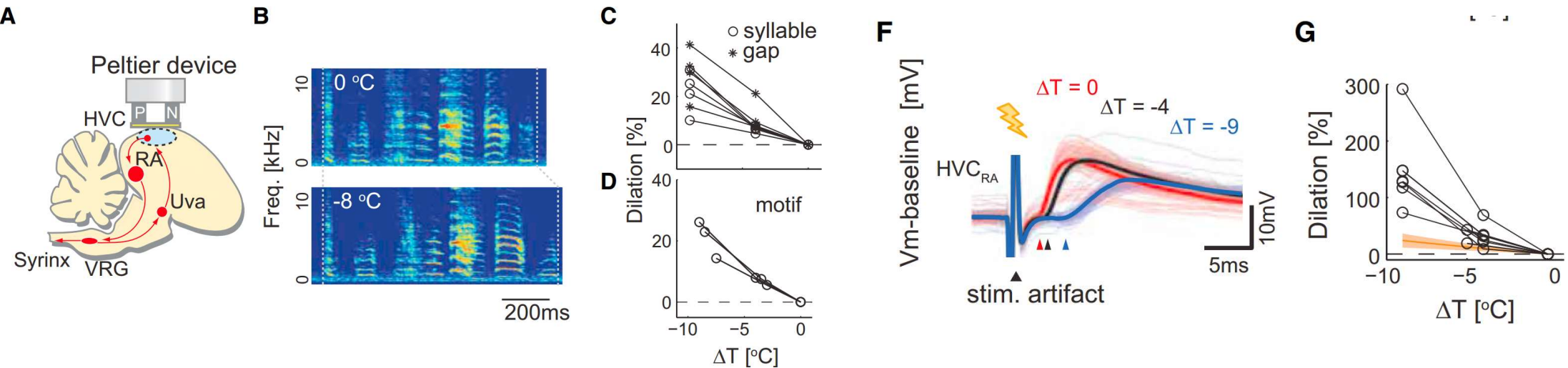
Hamaguchi, K., Tanaka, M., & Mooney, R. (2016). A Distributed Recurrent Network Contributes to Temporally Precise Vocalizations. *Neuron*, 91(3), 680–693. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.06.019>

Models of song timing generation



Hamaguchi et al. (2016) répliquent l'effet, mais suggèrent deux modèles possibles: une *synfire chain* locale, ou un circuit distribué fonctionnant en boucle.

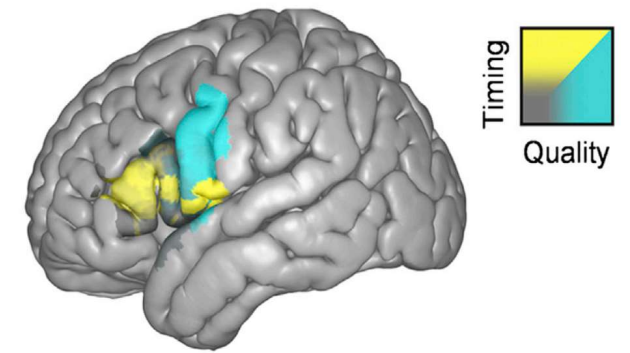
L'effet du refroidissement est très régulier (2.7% par degré C, graphes c et d). Il est trop faible par rapport à l'effet observé sur la latence des synapses (f, g). Le refroidissement du thalamus a un effet similaire sur la vitesse du chant → Ces données soutiennent plutôt l'hypothèse d'un réseau distribué.



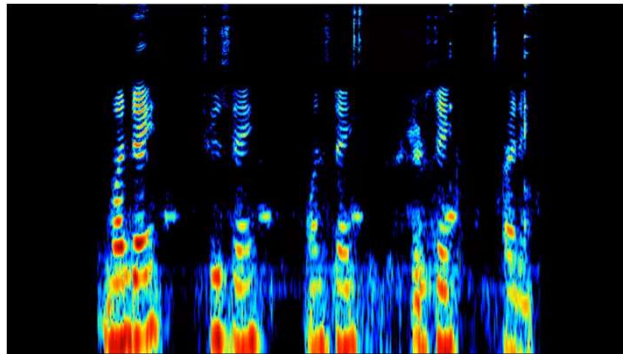
Même effet chez l'homme: Le refroidissement révèle le codage de la séquence

Long, M. A., Katlowitz, K. A., Svirsky, M. A., Clary, R. C., Byun, T. M., Majaj, N., ... Greenlee, J. D. W. (2016). Functional Segregation of Cortical Regions Underlying Speech Timing and Articulation. *Neuron*, 89(6), 1187–1193.
Flinker, A., & Knight, R. T. (2016). A Cool Approach to Probing Speech Cortex. *Neuron*, 89(6), 1123–1125.

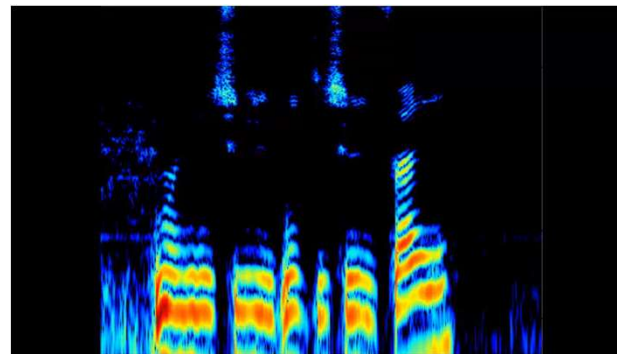
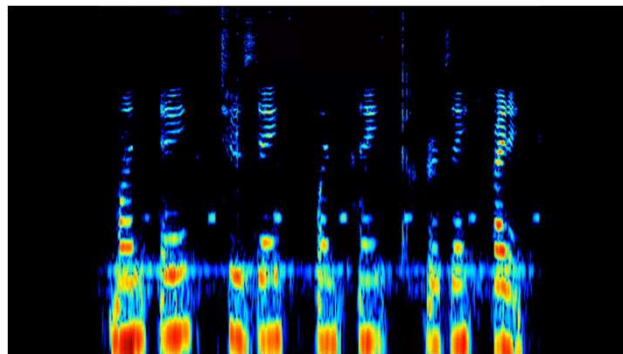
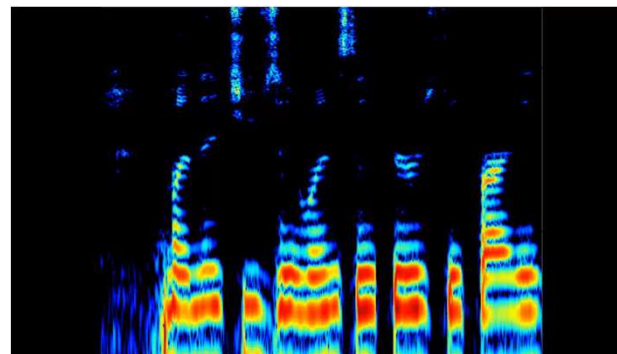
L'effet existe également chez l'homme, mais uniquement dans la région « de Broca ». Dans le cortex moteur, le refroidissement entraîne des troubles de l'articulation. Ces résultats convergent avec les enregistrements intracrâniens au cours de la répétition d'un mot.



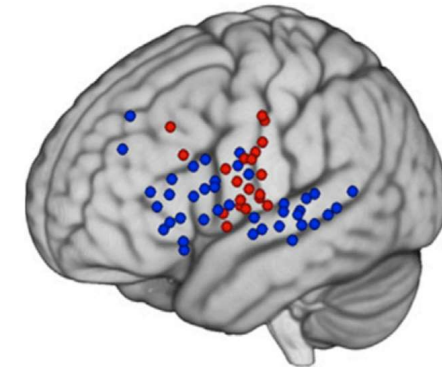
Broca: Ralentissement



Moteur: articulation



D



E

