

Cours 2017-2018:

Origines du langage et singularité de l'espèce humaine

Stanislas Dehaene
Chaire de Psychologie Cognitive Expérimentale

Cours n°6

**Codage cérébral des séquences auditives :
L'imagerie cérébrale comparative et le paradigme local-global**

Fresque de Marietta Ren (mariettaren.com)



Le réseau cérébral du langage: Bref rappel des deux années précédentes

Tout au long de ces cours, nous avons montré qu'un réseau temporo-frontal :

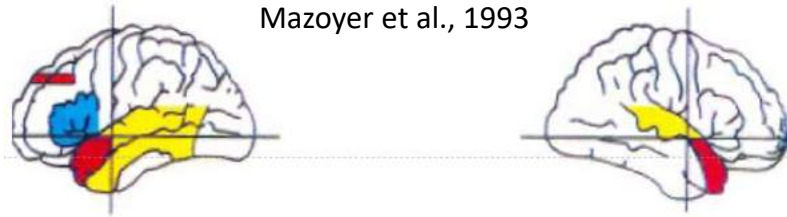
- s'active dès que le cerveau humain représente ou manipule une phrase ou un syntagme
- En proportion du nombre de syntagmes enchâssés (*merge*)
- Et de la présence de mouvements syntaxiques (*move*)

Son activité reflète notamment

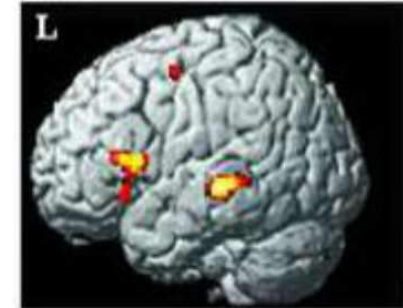
- La présence d'ambigüités syntaxiques
- La nécessité d'explorer l'arbre syntaxique
- L'apprentissage précoce de la langue maternelle, y compris la langue des signes

Sa lésion entraîne un agrammatisme qui se traduit par l'incapacité de produire ou de comprendre des structures syntaxiques complexes.

Ecoute de phrases
Mazoyer et al., 1993



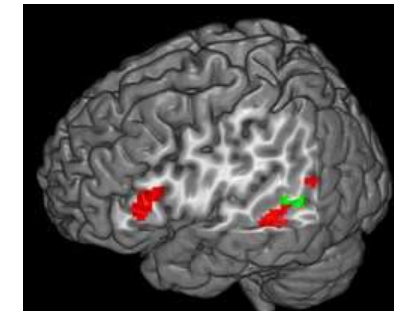
Mouvement syntaxique



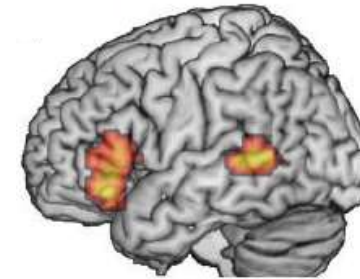
Jabberwocky
Phrases normales



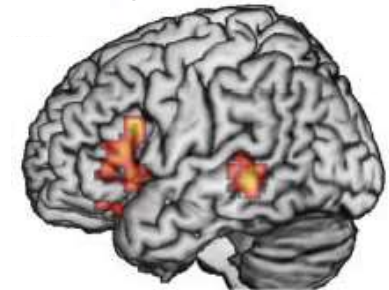
Langue des signes



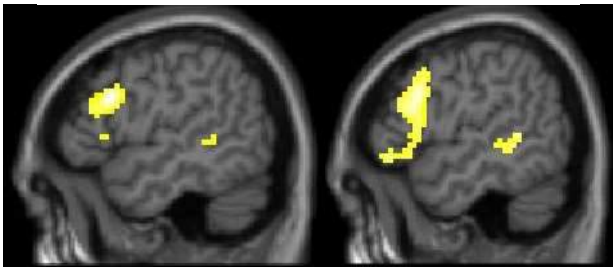
Révision d'une structure syntaxique ambiguë



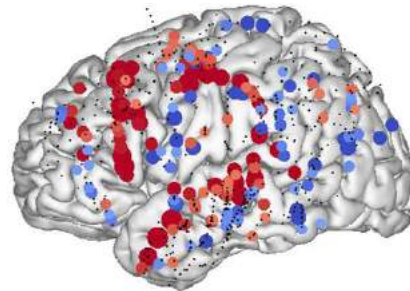
Lésions conduisant à l'agrammatisme



Exploration d'un arbre syntaxique



Structure en constituants



L'imagerie fonctionnelle de deux types de grammaires chez l'homme

Friederici, A. D., Bahlmann, J., Heim, S., Schubotz, R. I., & Anwander, A. (2006). The brain differentiates human and non-human grammars: functional localization and structural connectivity. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 103(7), 2458–63.

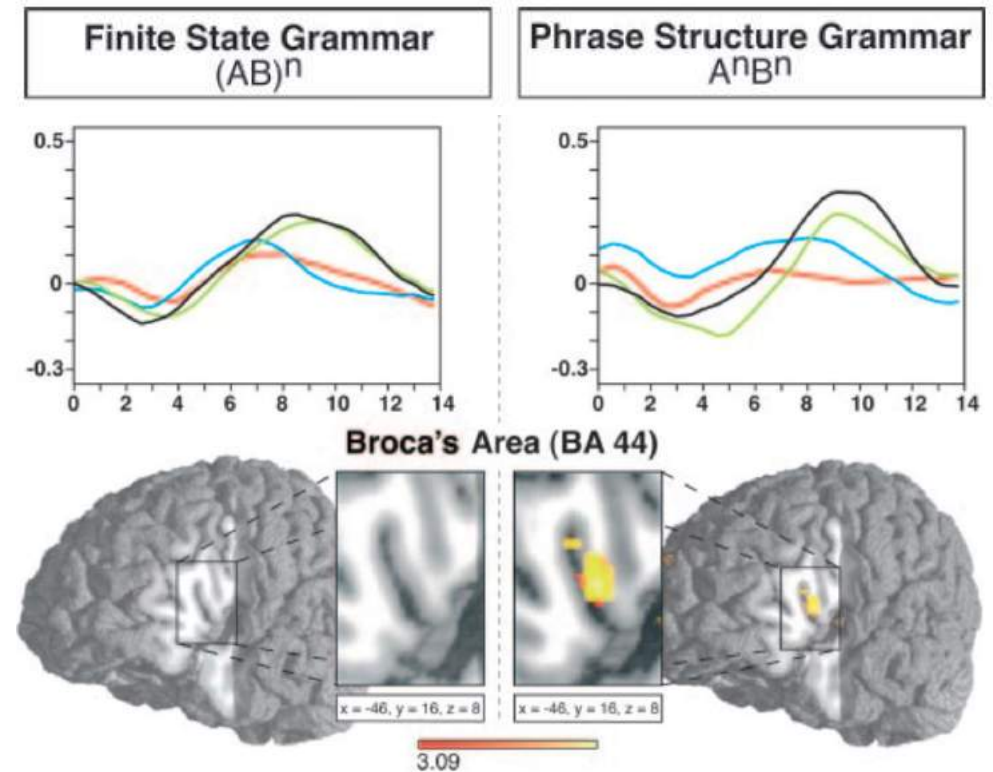
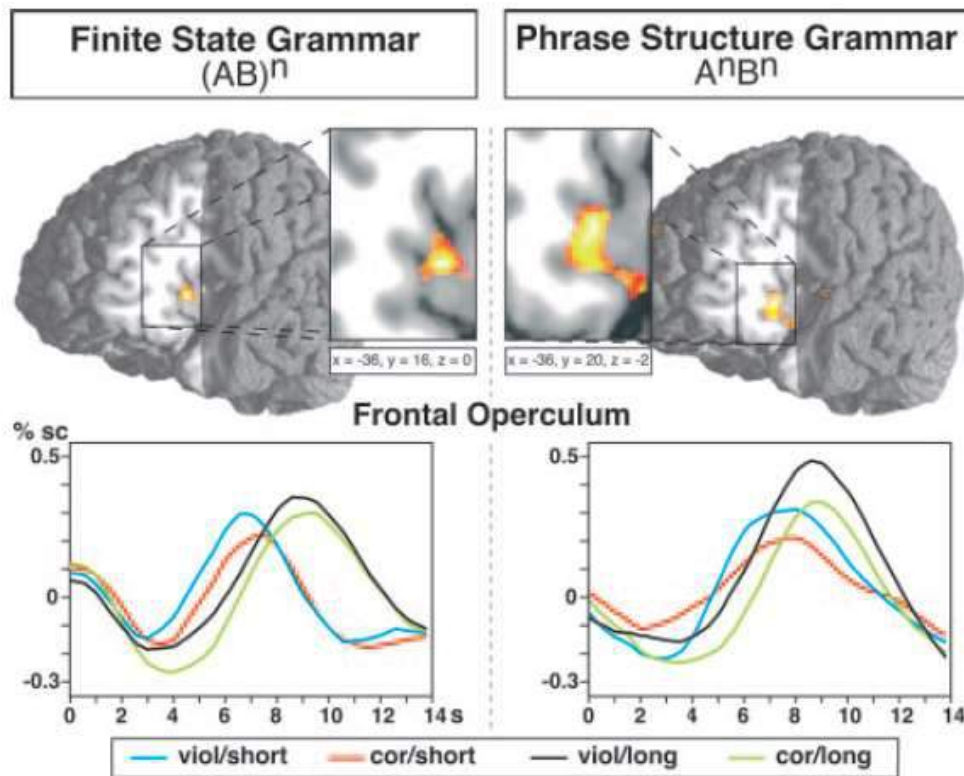
Comparaison de deux groupes de sujets, chacun apprenant l'une des règles (avec des syllabes présentées visuellement).

Les sujets effectuent un jugement de grammaticalité.

On examine les activations évoquées par les violations de la grammaire.

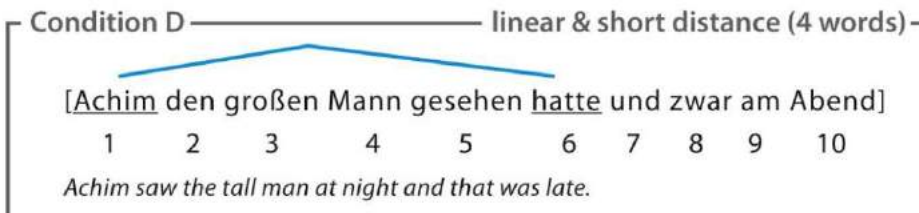
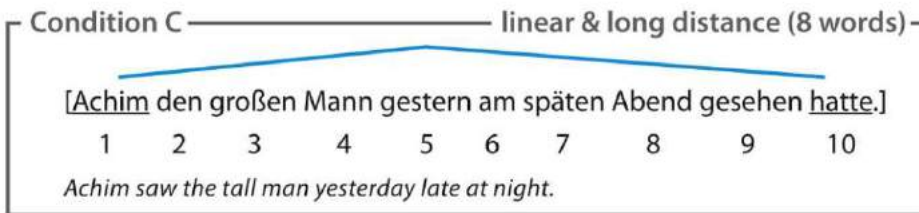
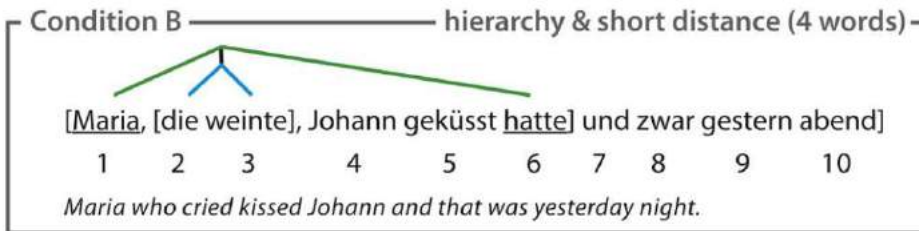
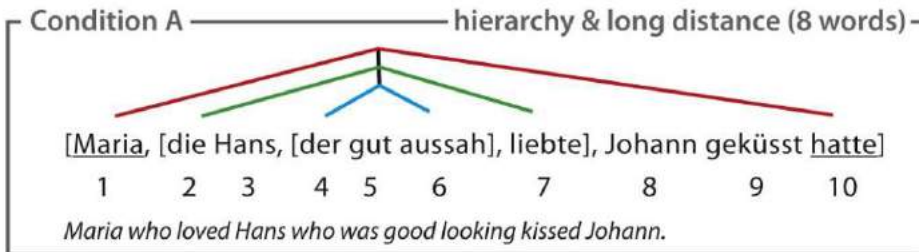
L'operculum frontal [-36 16 0] est activé dans les deux groupes.

L'aire 44 [-46 16 8] uniquement dans le langage supra-régulier



Enchâssement versus mémoire de travail

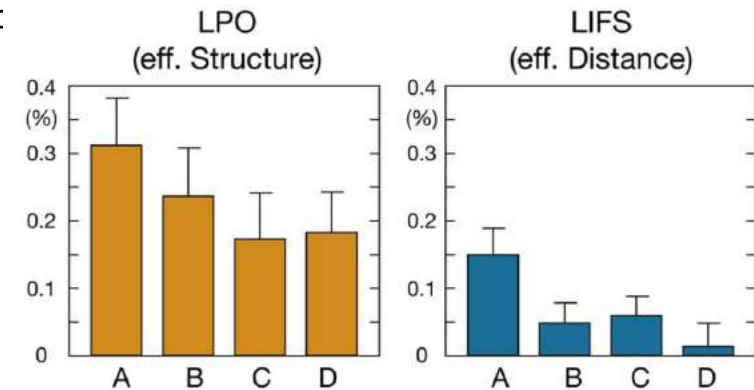
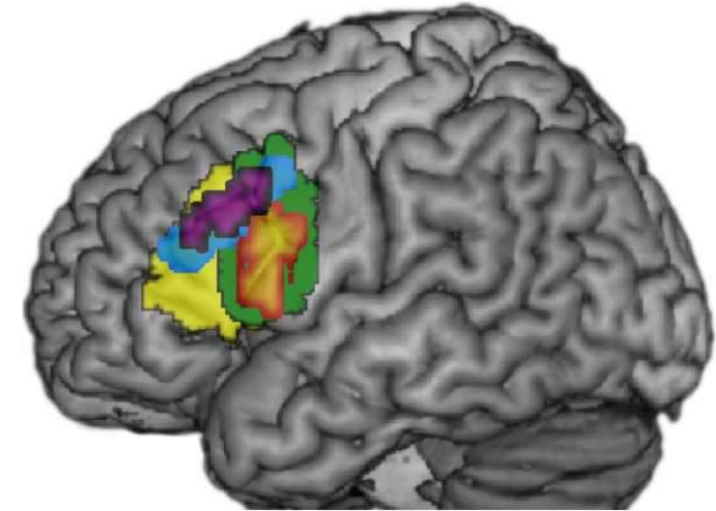
Makuuchi, M., Bahlmann, J., Anwander, A., & Friederici, A. D. (2009). Segregating the core computational faculty of human language from working memory. PNAS, 106(20), 8362–7.



Les auteurs font remarquer que, pour vérifier qu'une phrase appartient au langage $(AB)^n$, il faut garder l'information en mémoire bien moins longtemps que pour le langage A^nB^n .

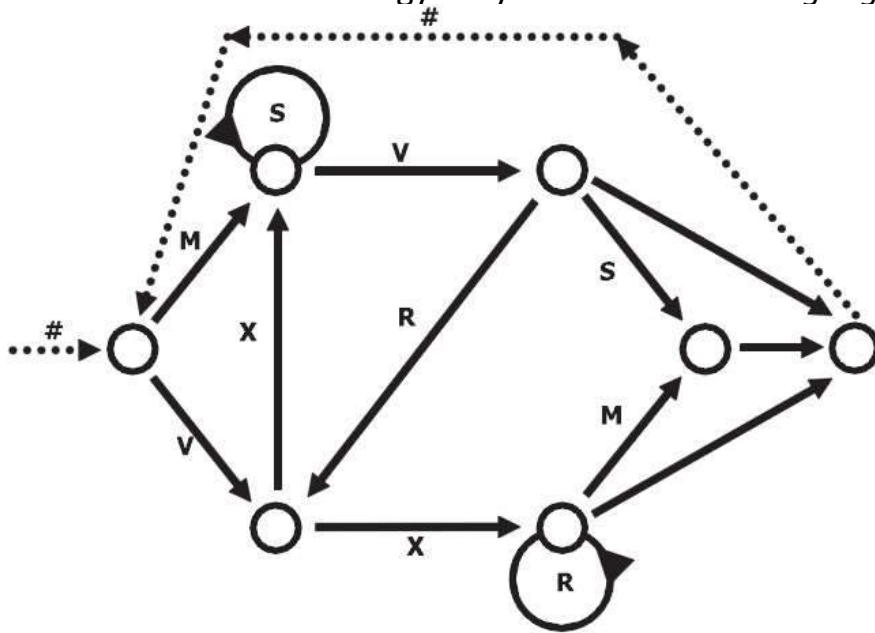
Ils se proposent donc de contrôler ce facteur « distance temporelle en mémoire de travail », mais cette fois-ci avec des phrases de la langue naturelle.

Résultat: dissociation entre l'effet de structure (aire 44, LPO = left pars opercularis) et l'effet de distance (LIFS, sillon frontal inférieur gauche)



Débat: L'aire de Broca contribue-t-elle également à la représentation de séquences bien plus simples ?

Peterson, K.-M., Folia, V., & Hagoort, P. (2012). What artificial grammar learning reveals about the neurobiology of syntax. *Brain and Language*, 120(2), 83–95.



« Nous défendons l'idée que la région frontale inférieure gauche est un **processeur générique de séquences**, qui unifie les informations issues de différentes sources de façon incrémentale et récursive, mais indépendamment de la nécessité d'effectuer un mouvement syntaxique ou de représenter des structures hiérarchiques enchâssées. »

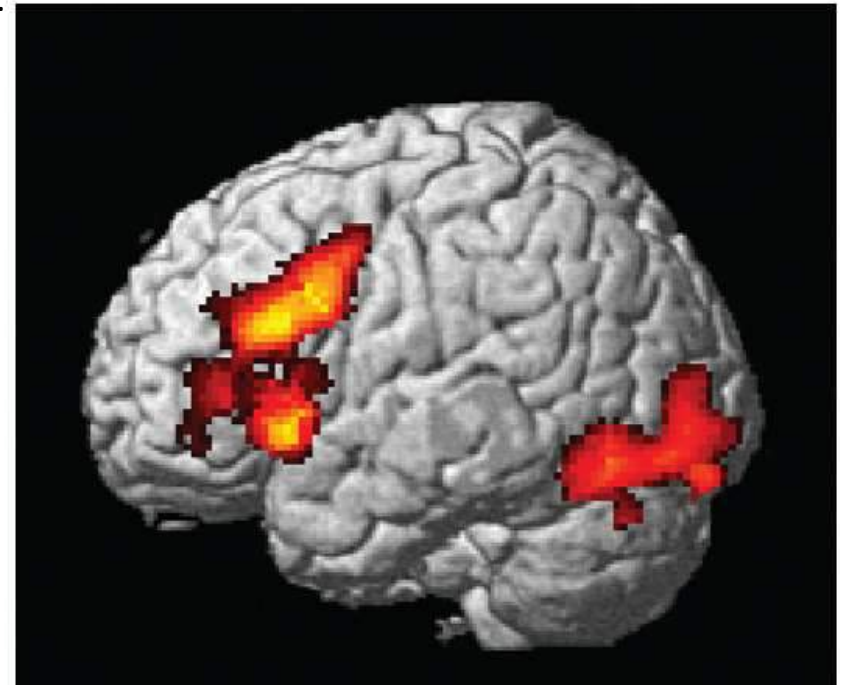
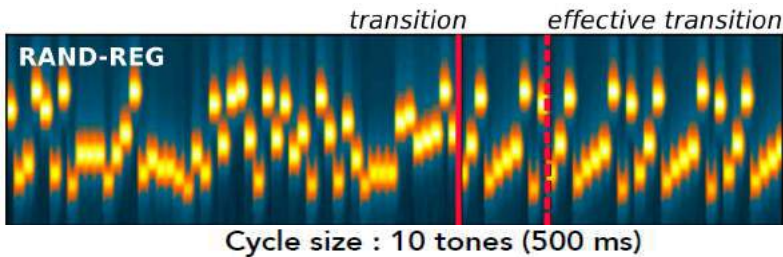


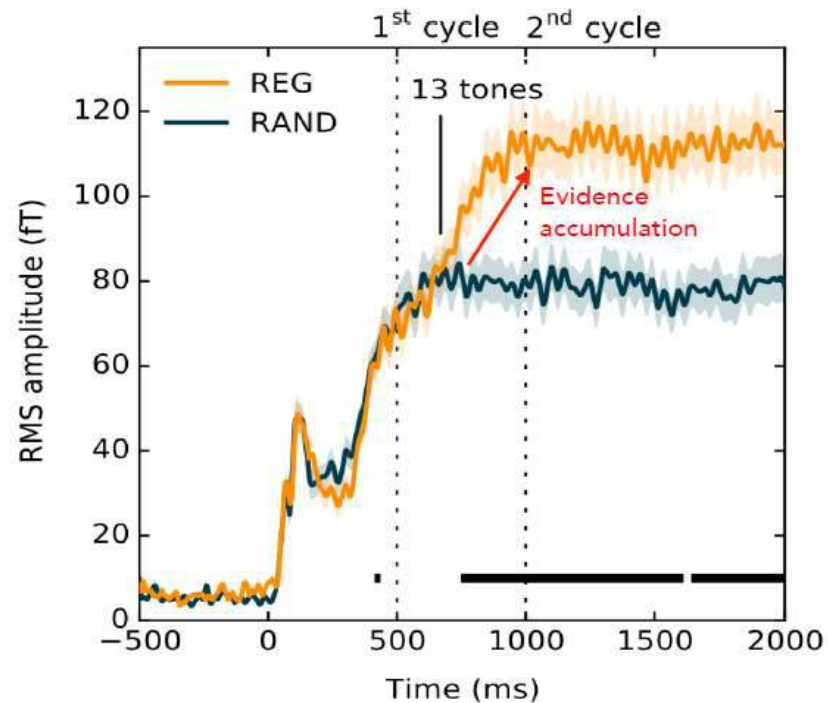
Fig. 4. Brain regions engaged during correctly classified artificial syntactic violations (i.e., main effect NG > G).

La simple répétition d'une séquence semble suffire à activer le cortex frontal inférieur

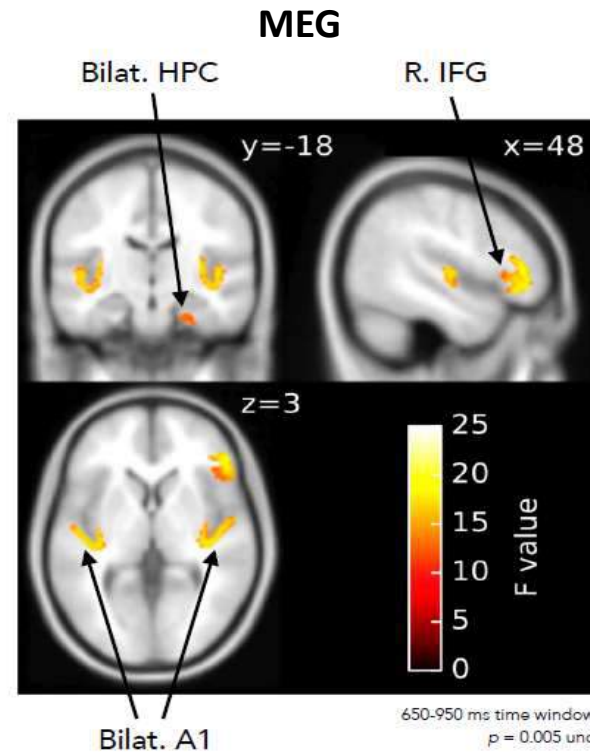
Barascud, N., Pearce, M. T., Griffiths, T. D., Friston, K. J., & Chait, M. (2016). Brain responses in humans reveal ideal observer-like sensitivity to complex acoustic patterns. *PNAS*, 113(5), E616–625.



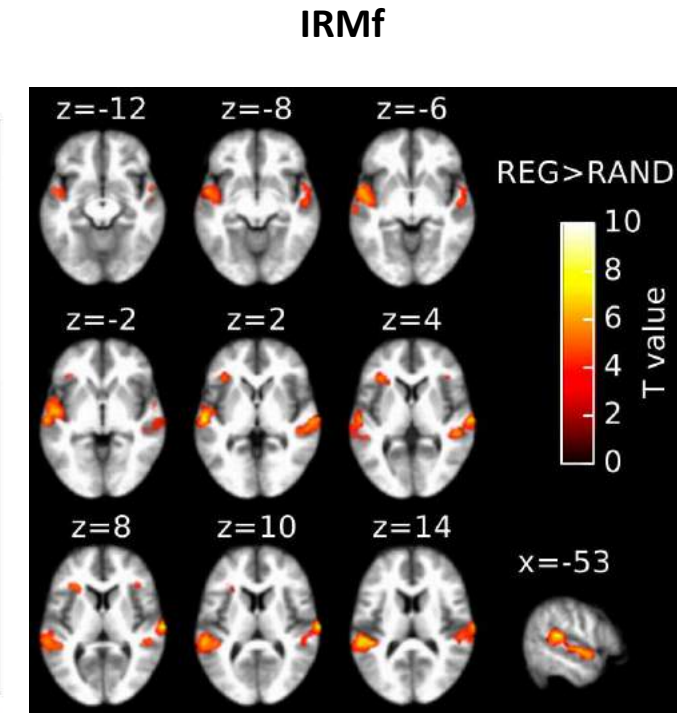
Cycle size : 10 tones (500 ms)



Differences between REG and RAND should appear as soon as the auditory system discover that the pattern is repeating, which is after 1.3 cycle.

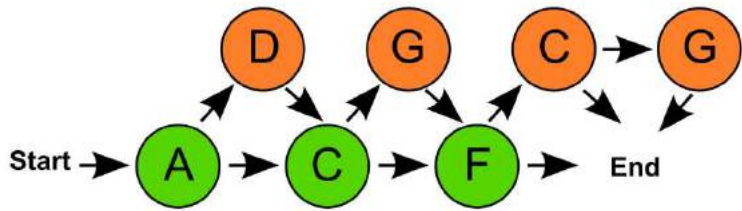
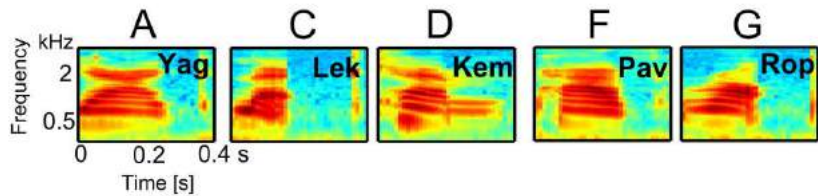


A network encompassing the hippocampus, the right IFG and the primary auditory cortex underpins this regularity detection.

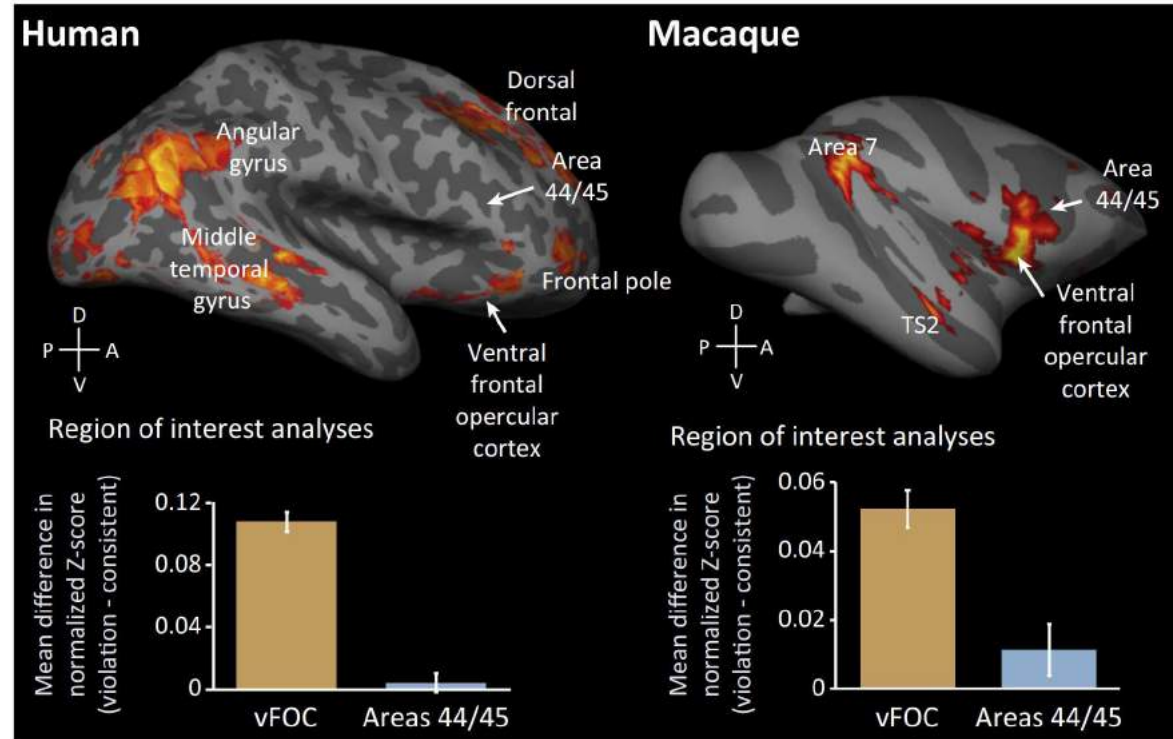
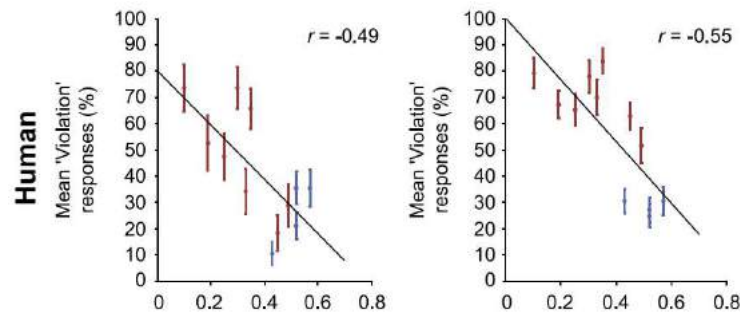
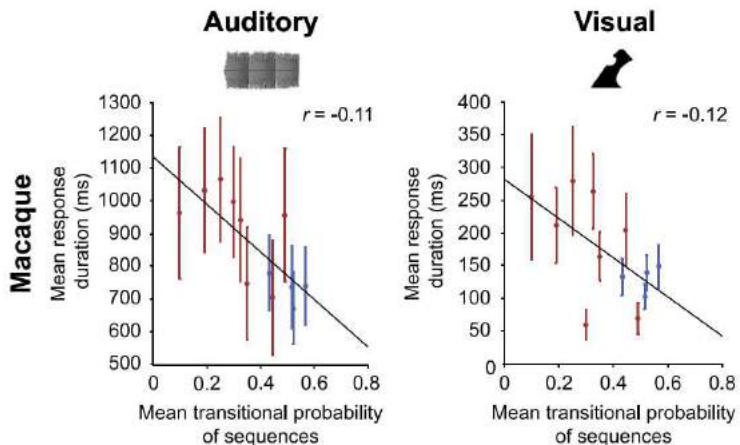


Possibilité 1. Un mécanisme hautement conservé de représentation des séquences?

Wilson, B., Marslen-Wilson, W. D., & Petkov, C. I. (2017). Conserved Sequence Processing in Primate Frontal Cortex. *Trends in Neurosciences*, 40(2), 72–82.

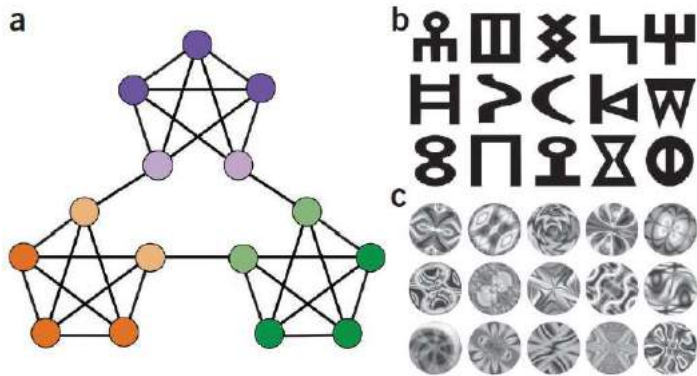


Les réponses comportementales dépendent essentiellement de la probabilité de transition



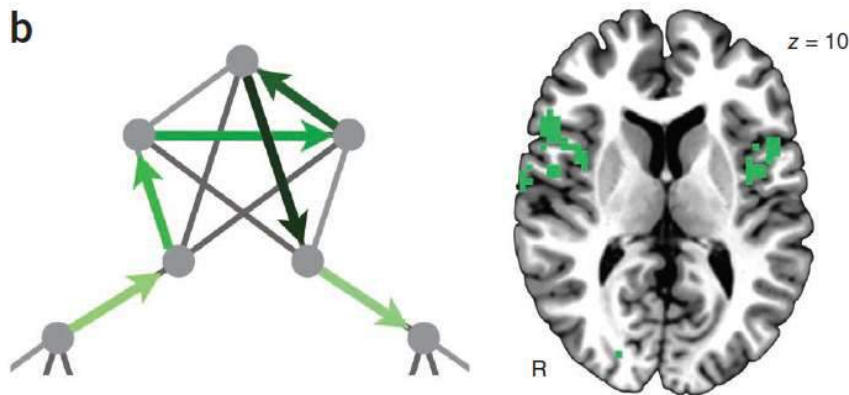
Possibilité 2. L'aire de Broca infère des structures complexes et enchâssées, même lorsque le sujet est confronté à des séquences simples (grammaire 'régulière')

Schapiro, A. C., Rogers, T. T., Cordova, N. I., Turk-Browne, N. B., & Botvinick, M. M. (2013). Neural representations of events arise from temporal community structure. *Nature Neuroscience*, 16(4), 486–492.

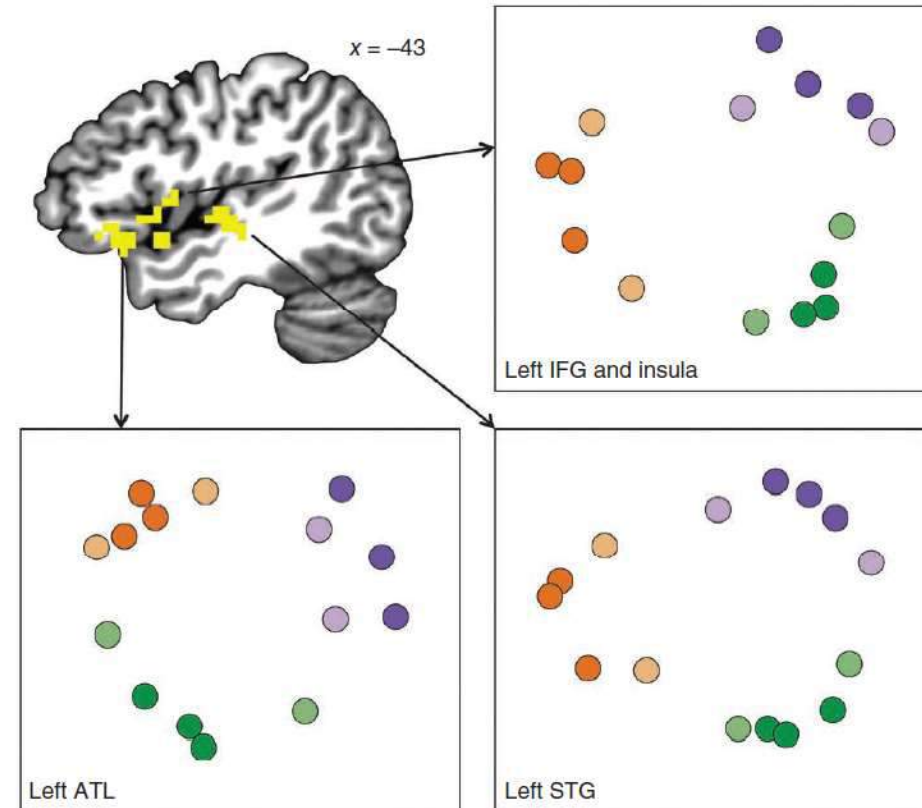


Après 35 minutes d'exposition à une séquence visuelle qui respecte la grammaire à états finis indiquée à gauche (avec des probabilités de transitions égales), les sujets parviennent à détecter les frontières entre les 3 groupes.

La région frontale inférieure (bilatérale) montre un accroissement progressif d'activité (*repetition enhancement*) à mesure que les images successives restent dans le même groupe.



Dans un réseau latéralisé à gauche, la similarité entre les activations évoquées reflète directement la structure en groupes.



Le paradigme local / global :

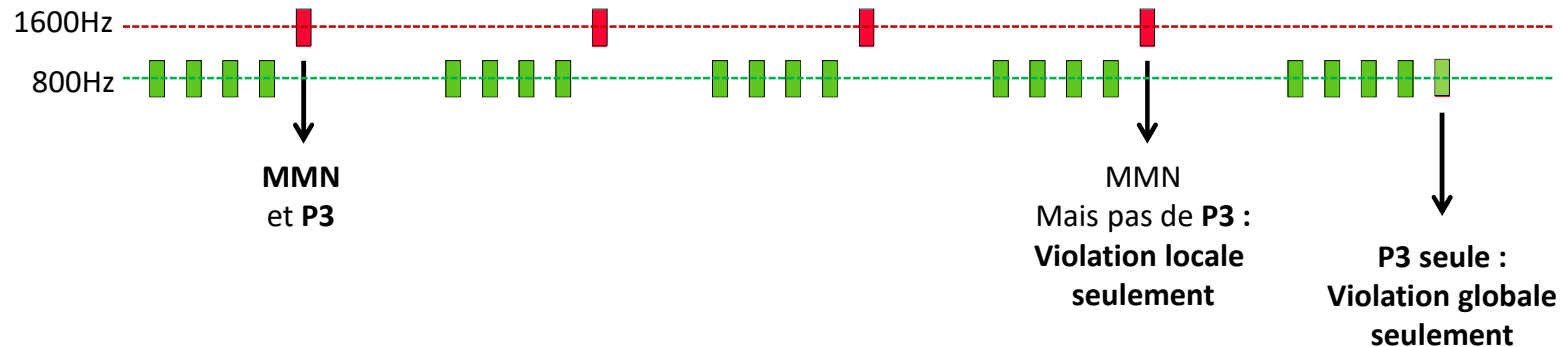
Mise en évidence de deux niveaux de nouveauté dans une séquence auditive

Bekinschtein, Dehaene, Rohaut, Tadel, Cohen & Naccache, *PNAS*, 2009

Idée initiale = inventer un test qui dissocie deux niveaux de traitement auditif: un niveau non-conscient et un niveau conscient.

Séparer deux réponses cérébrales en potentiels évoqués:

- La négativité en réponse à une violation de la séquence attendue (*mismatch negativity, MMN*): une réponse précoce et non-consciente, sensible aux probabilités de transition locales
- L'onde P3, tardive, consciente, et sensible au codage global de la séquence.

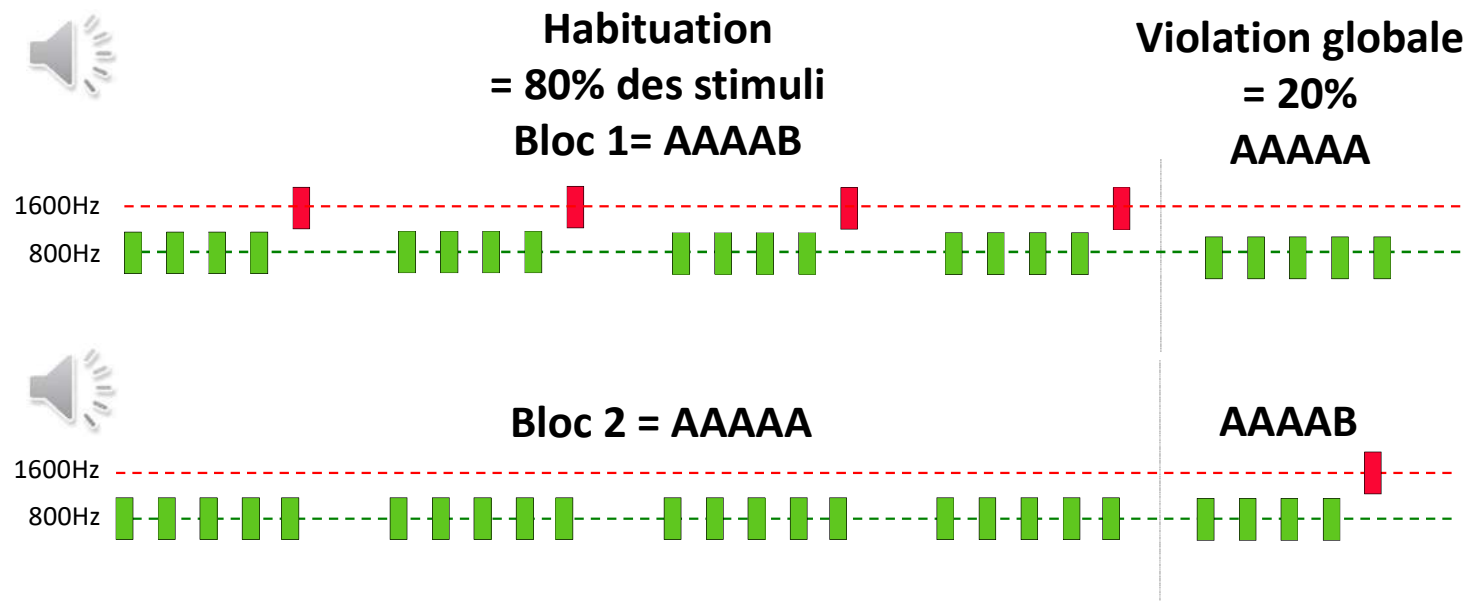


Le paradigme local-global complet

Bekinschtein, T. A., Dehaene, S., Rohaut, B., Tadel, F., Cohen, L., & Naccache, L. (2009). Neural signature of the conscious processing of auditory regularities. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 106(5), 1672-1677.

Un paradigme expérimental 2 x 2:

→ Deux effets orthogonaux: violation locale ou pas, et violation globale ou pas

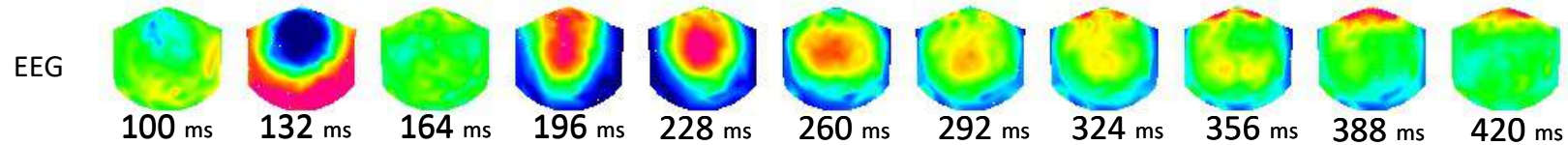


Dissociation entre violations locale et globale

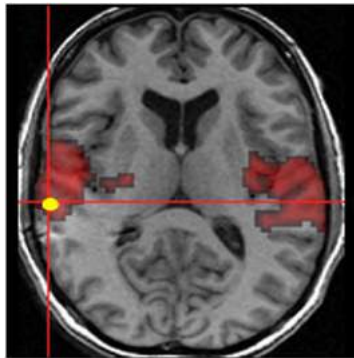
Bekinschtein, Dehaene, Rohaut, Tadel, Cohen & Naccache, PNAS 2009

Les déviants locaux et globaux évoquent des activités cérébrales très différentes:

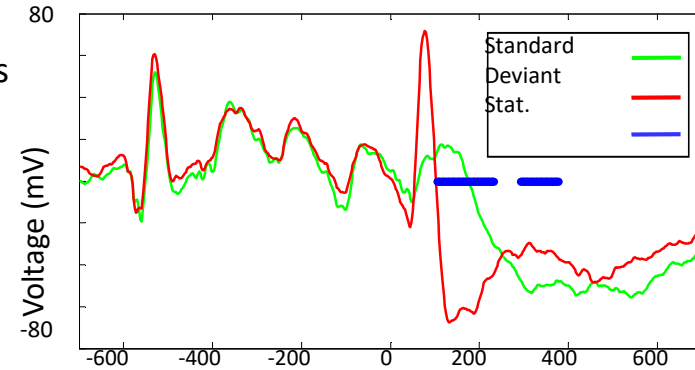
Effet Local



IRMf

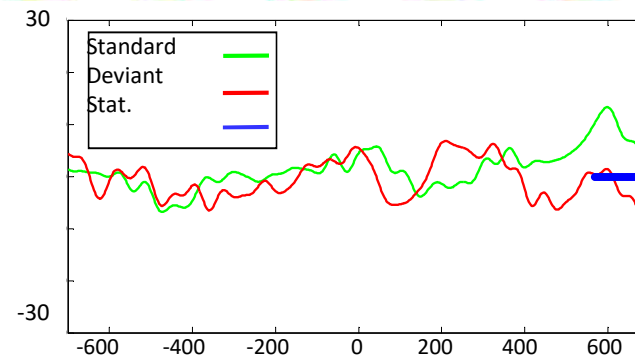
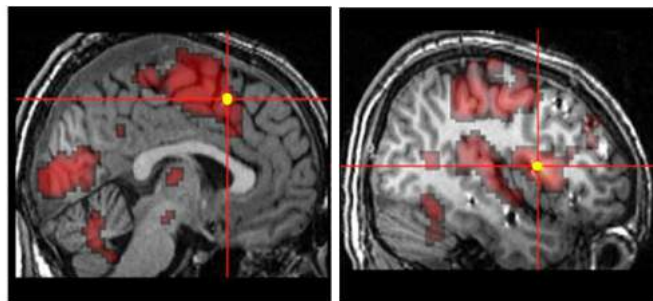
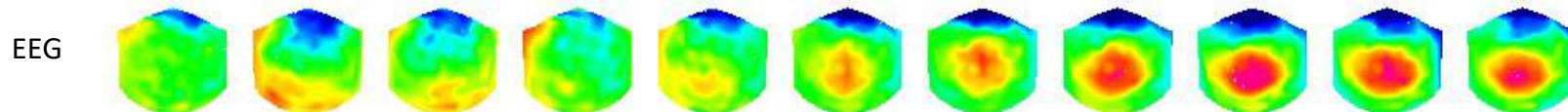


Enregistrements intracrâniens



Non-conscient:
Réponse préservée (quoique réduite) pendant une tâche double (inattention), le sommeil léger, l'anesthésie, le coma...

Effet Global

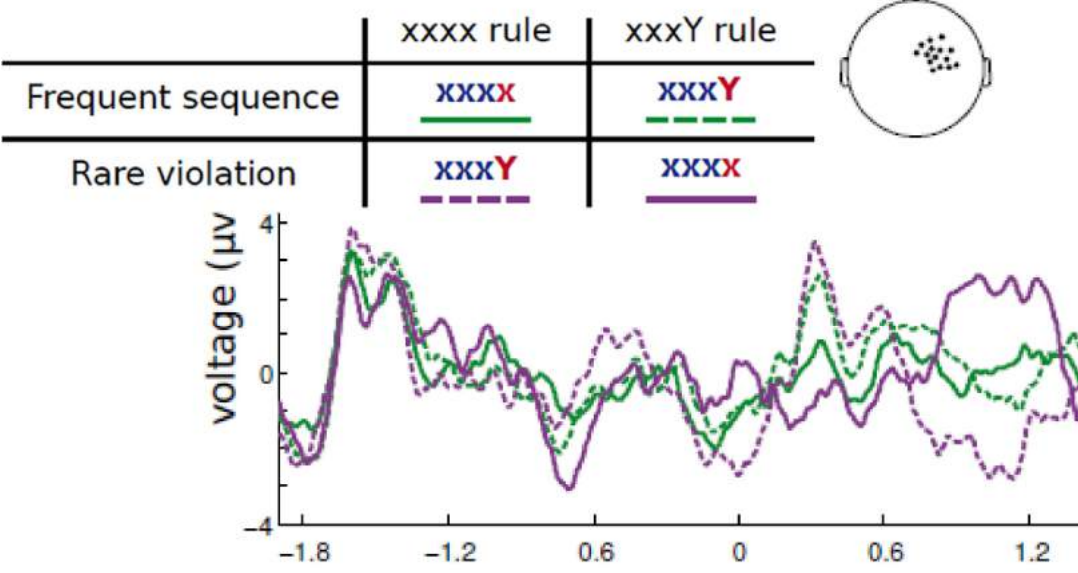
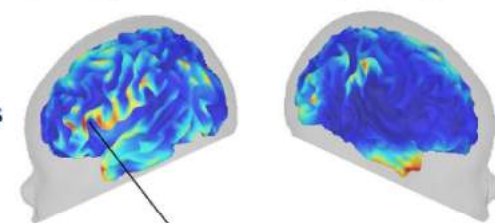
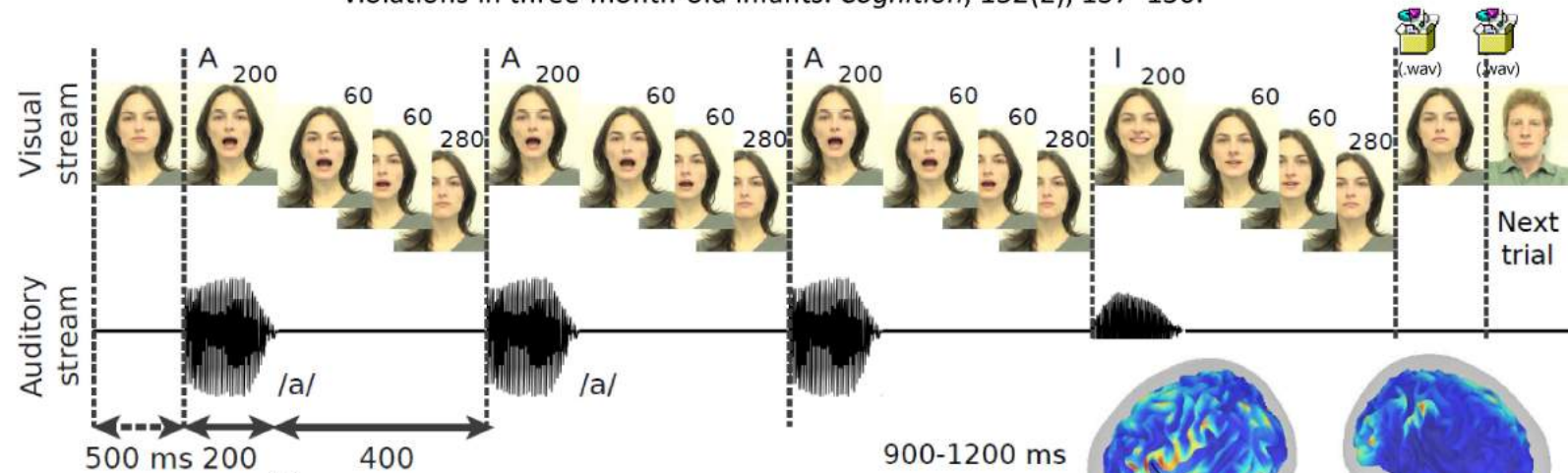


Conscient: La P3 disparaît immédiatement en cas de distraction, endormissement, anesthésie, coma...



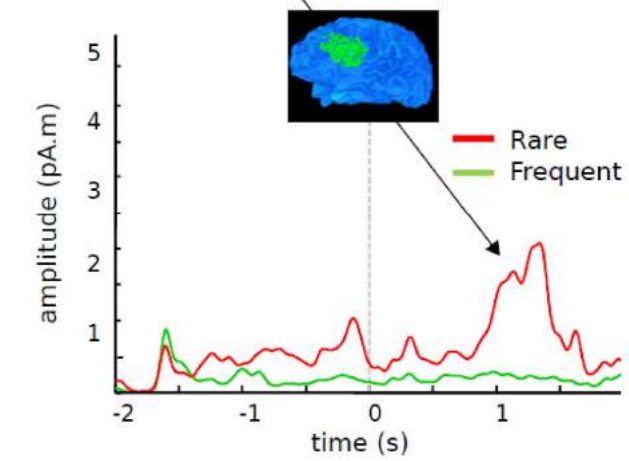
La hiérarchie locale-globale existe-t-elle chez le bébé?

Basirat, A., Dehaene, S., & Dehaene-Lambertz, G. (2014). A hierarchy of cortical responses to sequence violations in three-month-old infants. *Cognition*, 132(2), 137–150.



La violation locale évoque une *mismatch response* temporelle typique, mais modulée par la probabilité de transition.

Les réponses tardives sont dominées par un effet global issu principalement du cortex frontal.





Wim Vanduffel

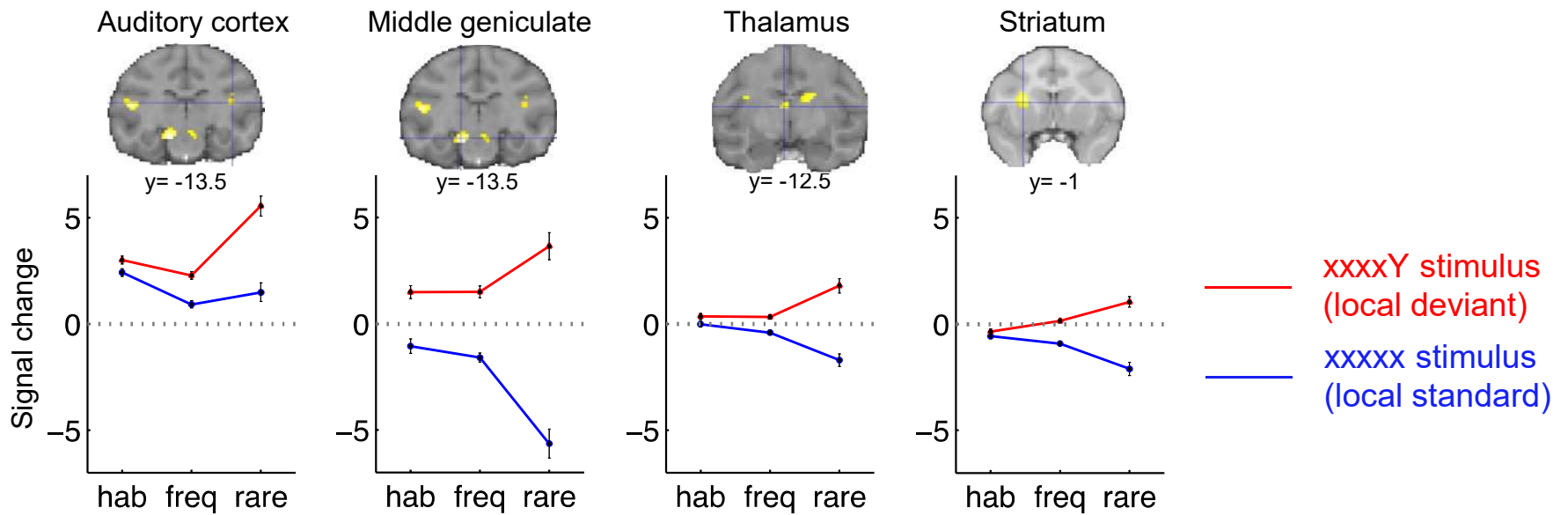
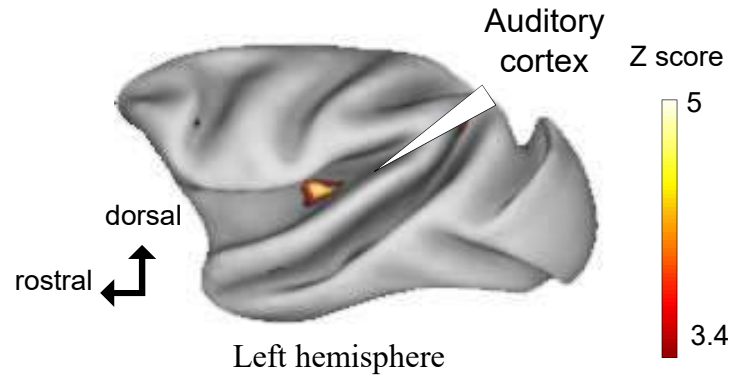


Bechir Jarraya
Lynn Uhrig

Le paradigme local-global chez le singe macaque

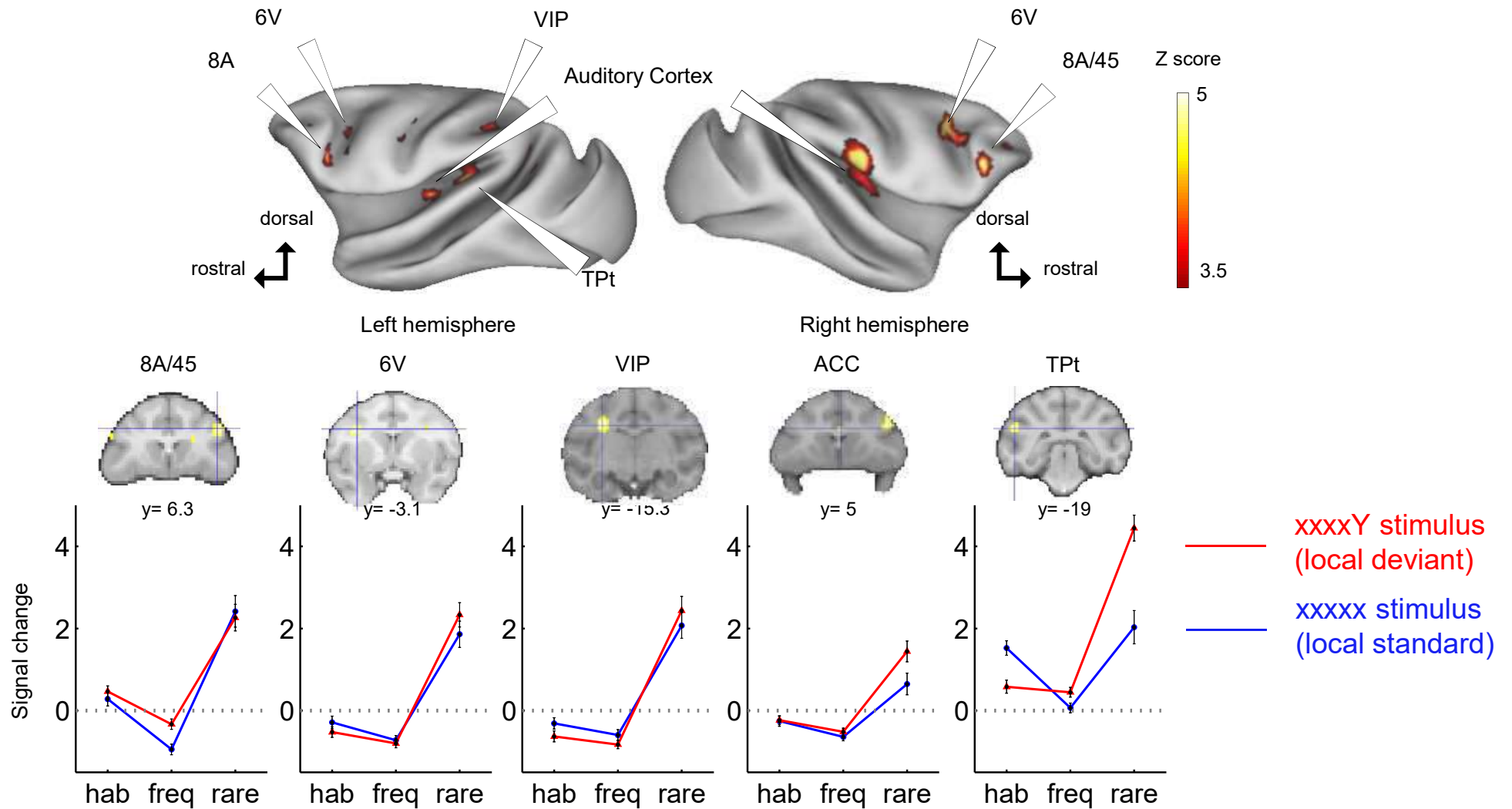
Uhrig, L., Dehaene, S., & Jarraya, B. (2014). A hierarchy of responses to auditory regularities in the macaque brain. *The Journal of Neuroscience*, 34(4), 1127–1132.

Violation locale:



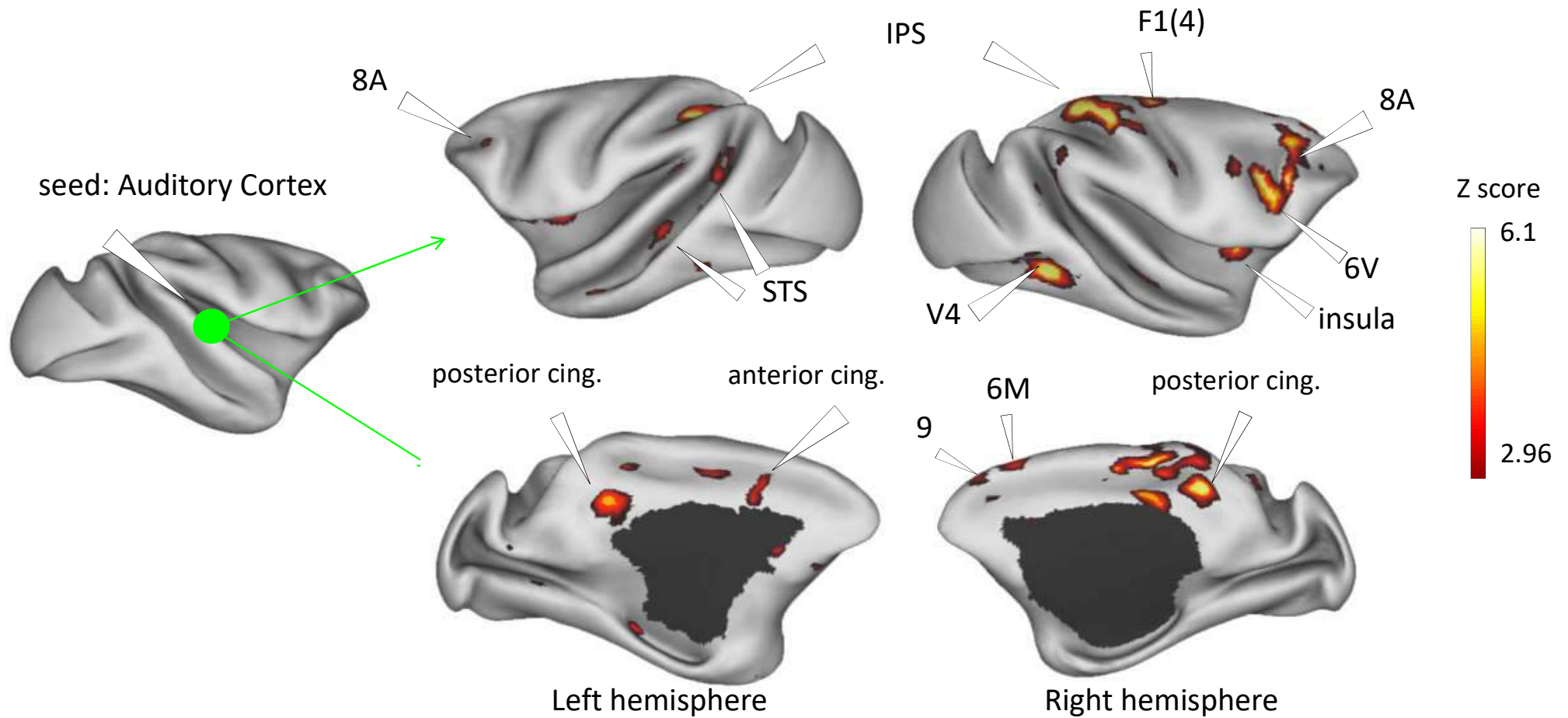
Une réponse globale chez le singe macaque dans le cortex frontal inférieur

Uhrig, L., Dehaene, S., & Jarraya, B. (2014). A hierarchy of responses to auditory regularities in the macaque brain. *The Journal of Neuroscience*, 34(4), 1127–1132.

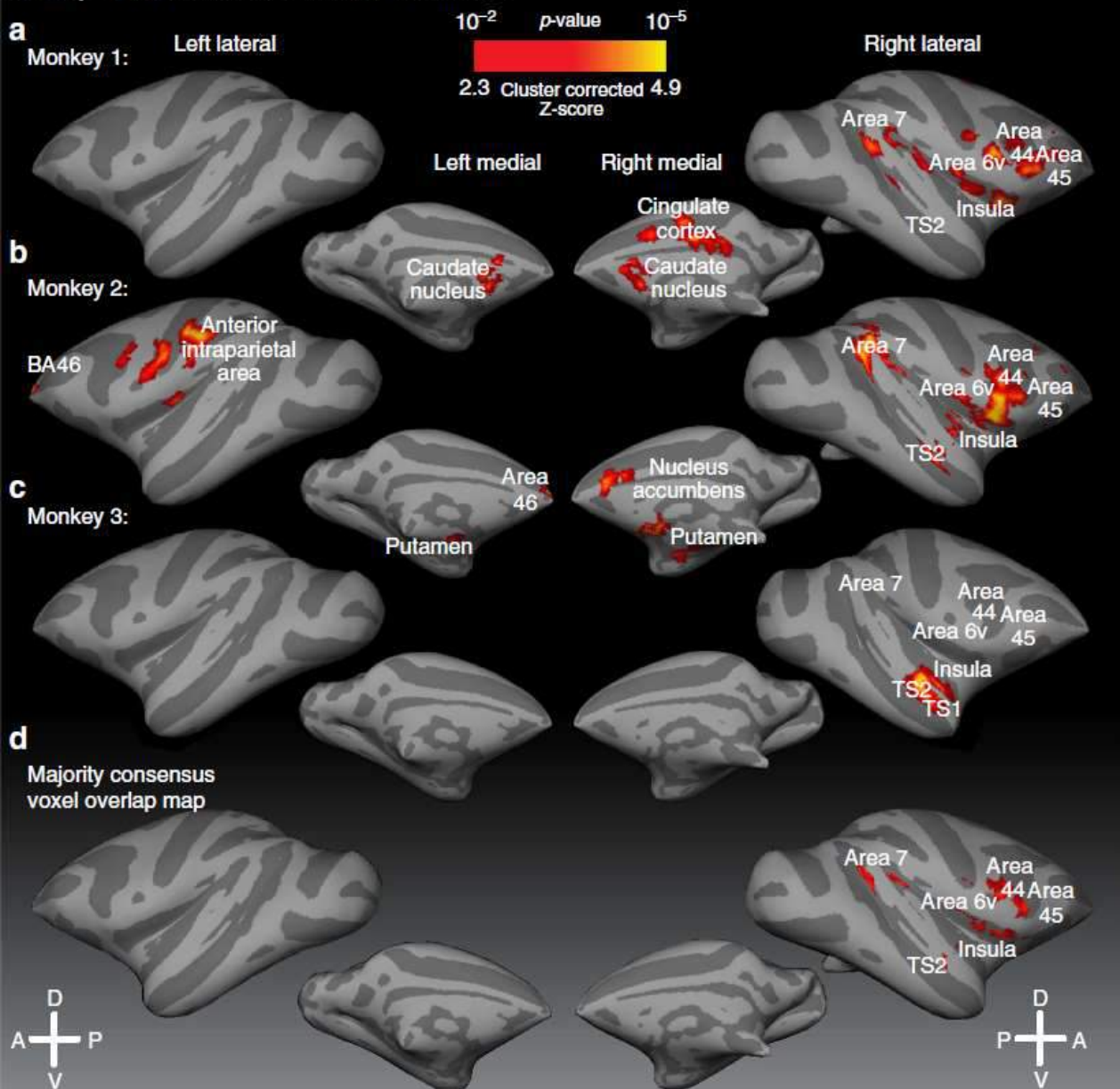


La connectivité fonctionnelle avec le cortex auditif augmente lors des déviations globales

Uhrig, L., Dehaene, S., & Jarraya, B. (2014). A hierarchy of responses to auditory regularities in the macaque brain. *The Journal of Neuroscience*, 34(4), 1127–1132.



Macaque fMRI contrast: violation - consistent

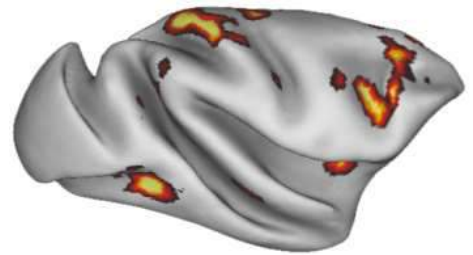


Parallèles avec les travaux de Chris Petkov

Wilson, B., Kikuchi, Y., Sun, L., Hunter, D., Dick, F., Smith, K., ... Petkov, C. I. (2015). Auditory sequence processing reveals evolutionarily conserved regions of frontal cortex in macaques and humans. *Nature Communications*, 6, 8901. <https://doi.org/10.1038/ncomms9901>

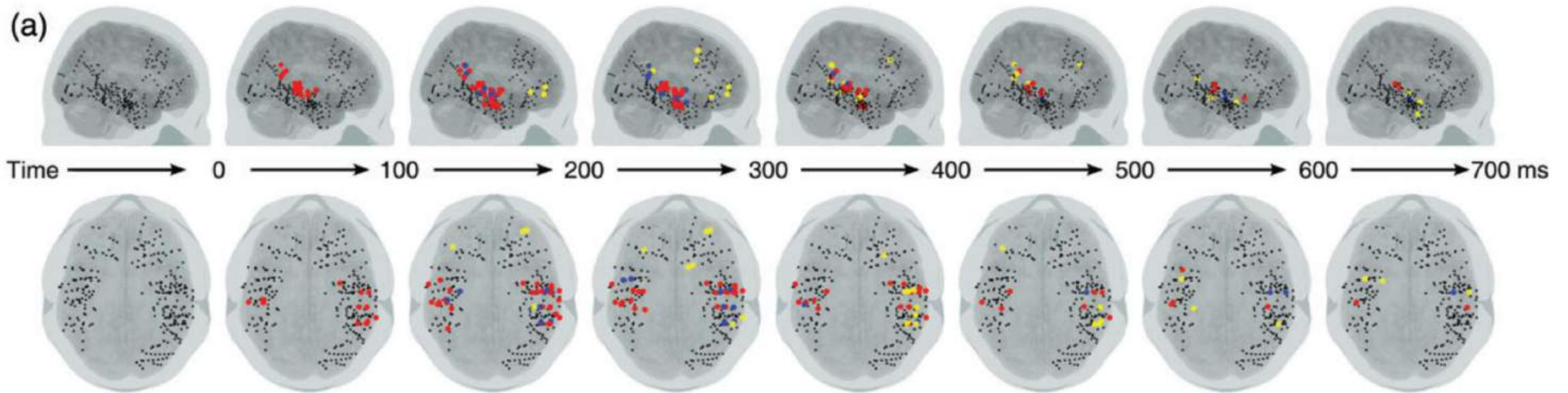
Réponses aux violations dans le sillon temporal supérieur, le pôle temporal, et surtout la région frontale inférieure (aires 6v, 44, 45, et même insula).

Les résultats sont particulièrement forts dans l'hémisphère droit, mais cette latéralisation n'est pas significative.

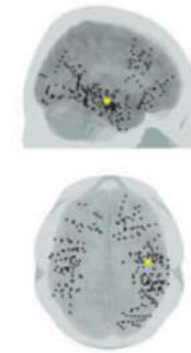
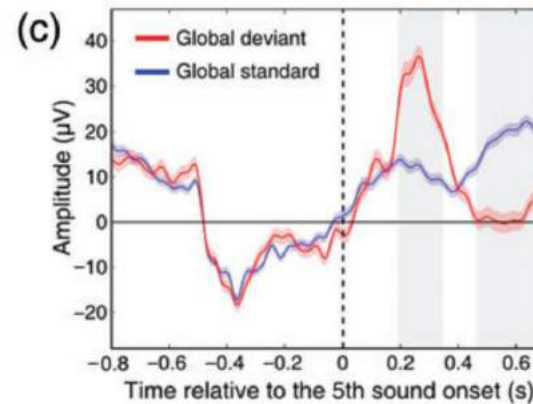
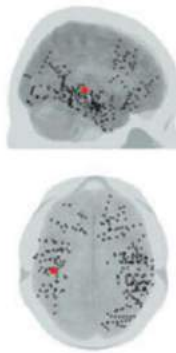
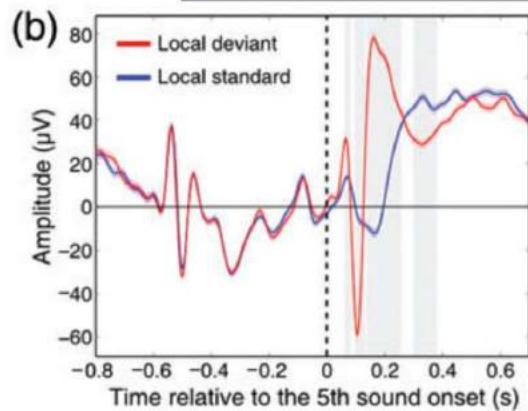


Enregistrements intracrâniens chez l'homme

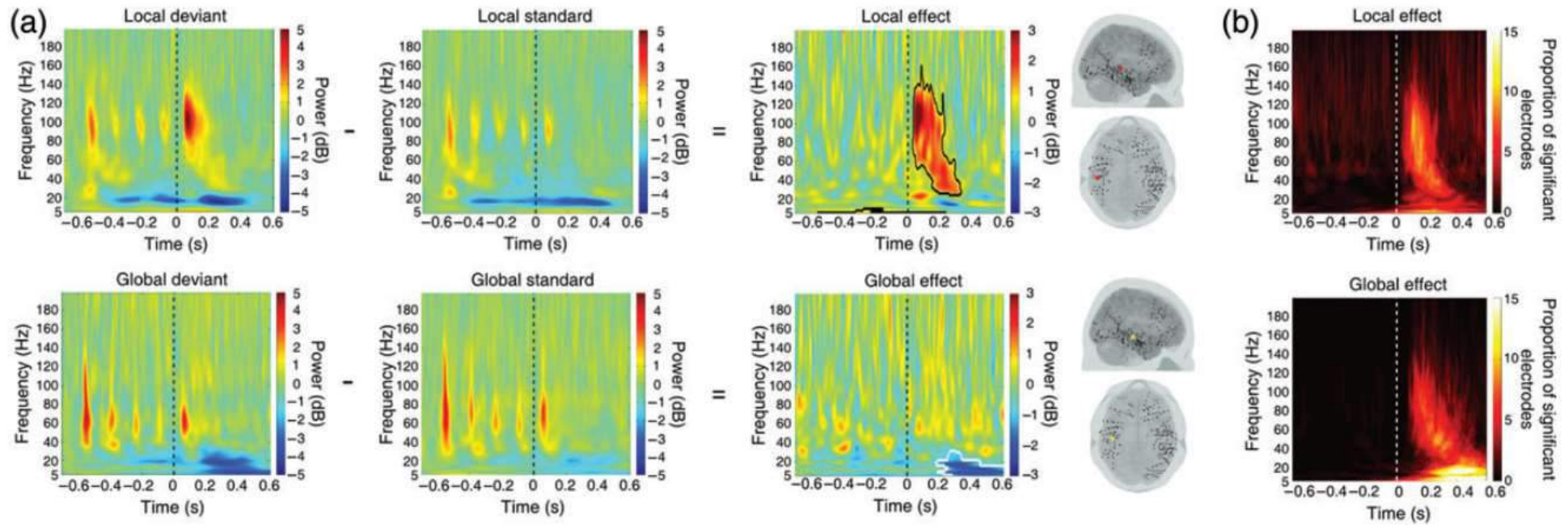
El Karoui, I., King, J.-R., Sitt, J., Meyniel, F., Van Gaal, S., Hasboun, D., ... Naccache, L. (2014). Event-Related Potential, Time-frequency, and Functional Connectivity Facets of Local and Global Auditory Novelty Processing: An Intracranial Study in Humans. *Cerebral Cortex*



● Significant local effect ● Significant global effect ● Significant local and global effect



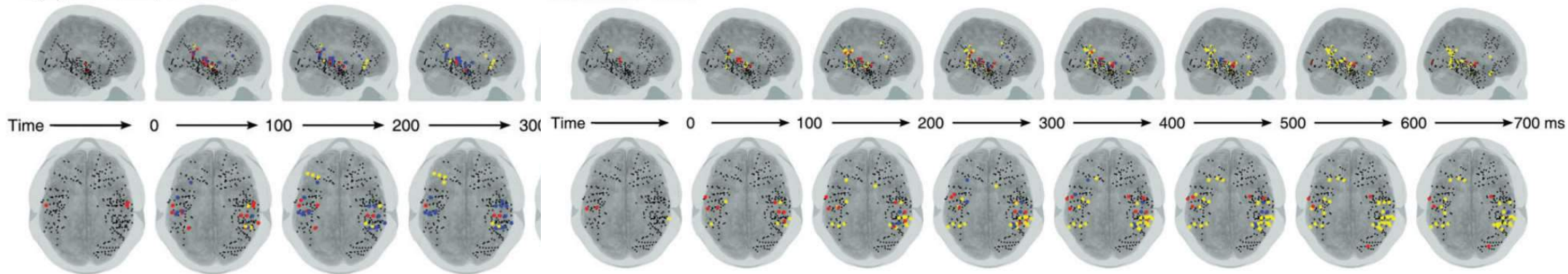
Réponses locale et globale dans le domaine temps-fréquence



● Significant local effect ● Significant global effect ● Significant local and global effect

High gamma band (60–120 Hz)

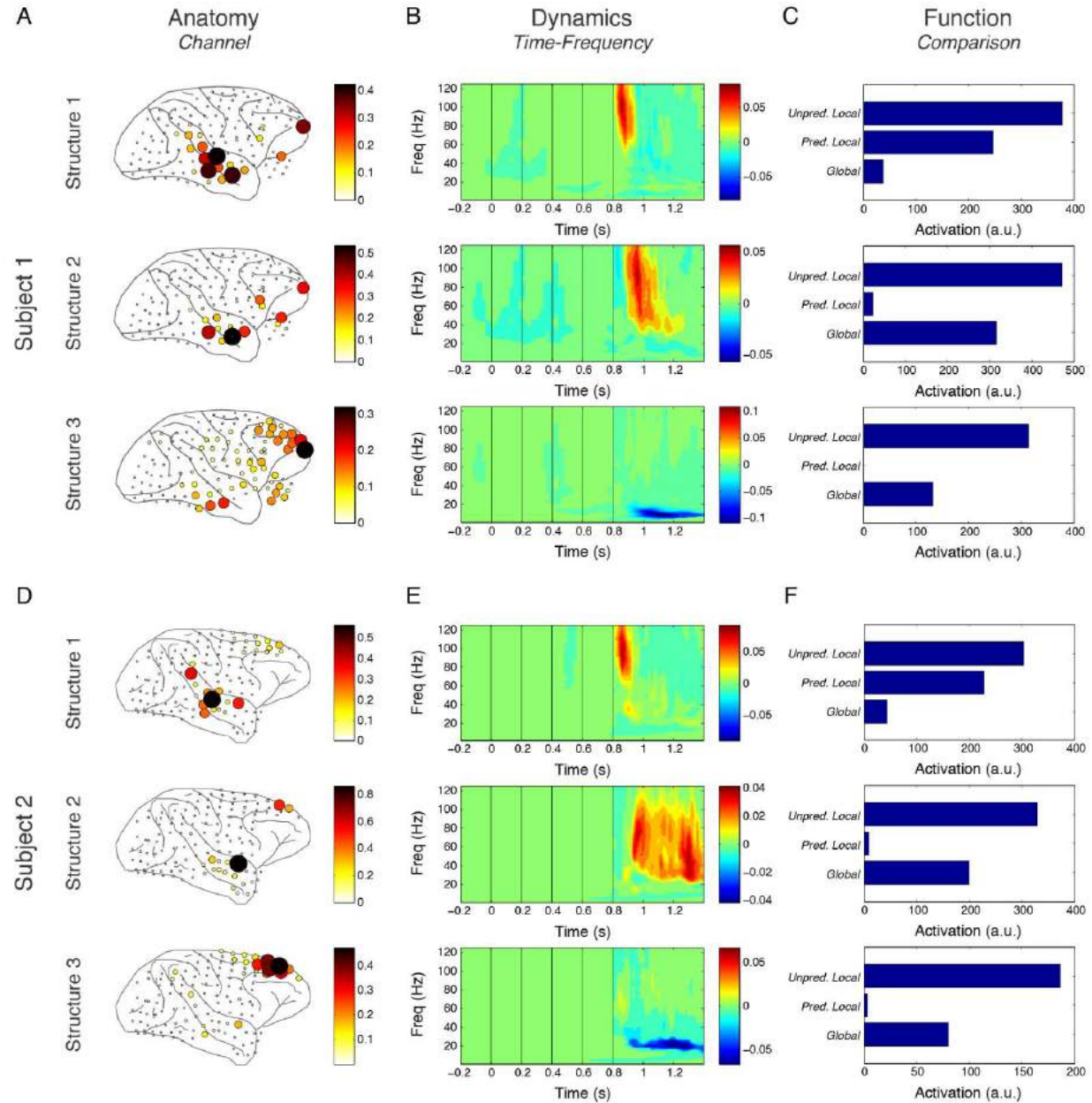
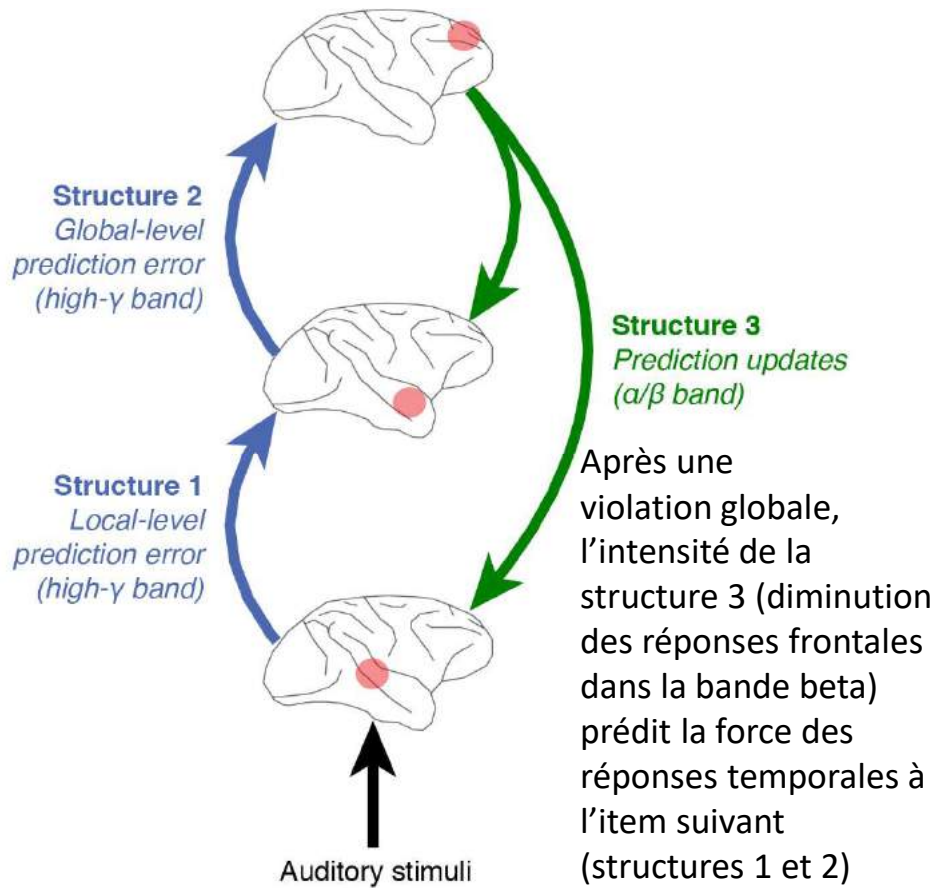
Beta band (13–25 Hz)



Electrophysiologie du paradigme local-global chez le singe macaque

Large-scale cortical networks for hierarchical prediction and prediction error in the primate brain.

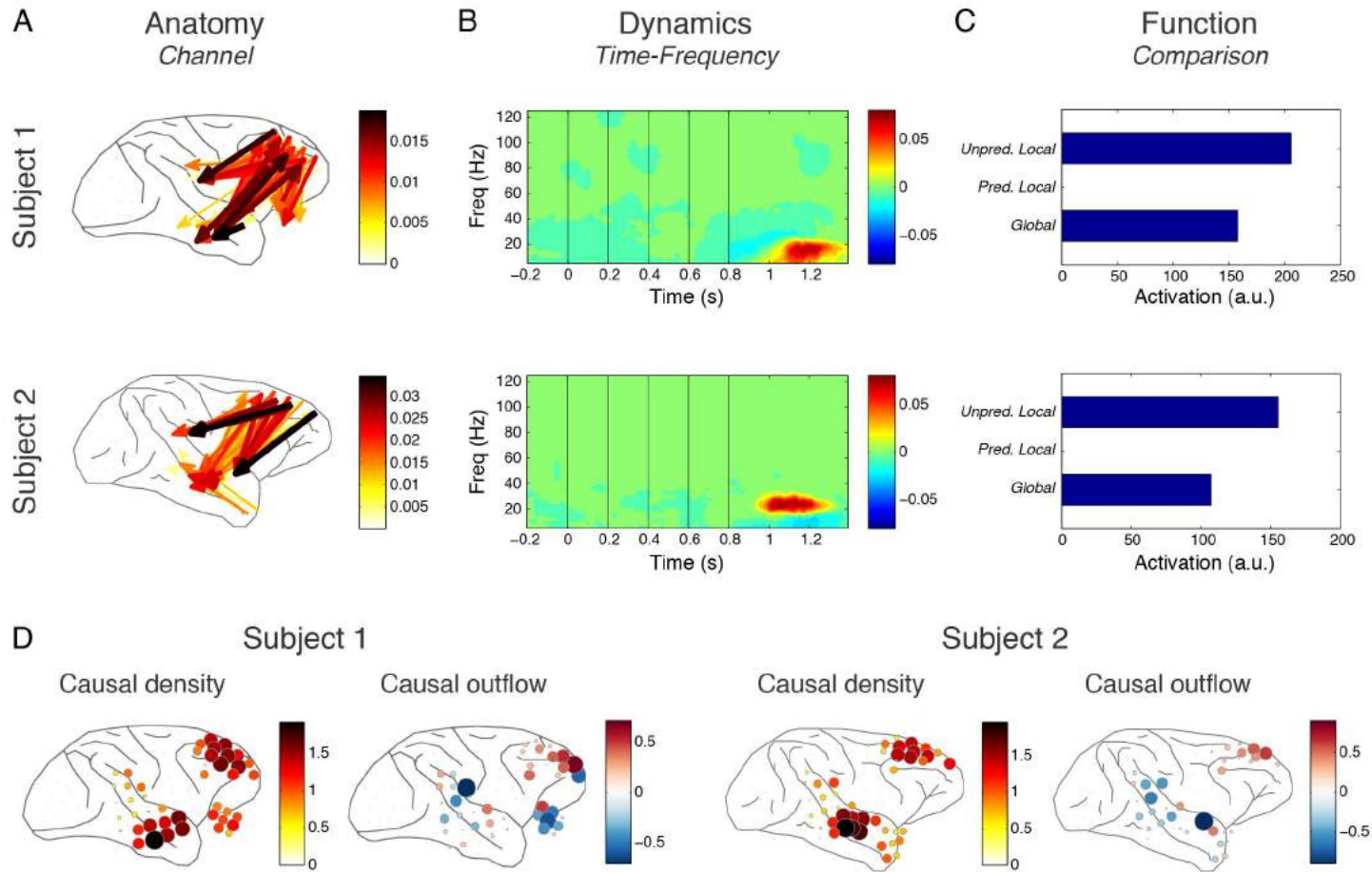
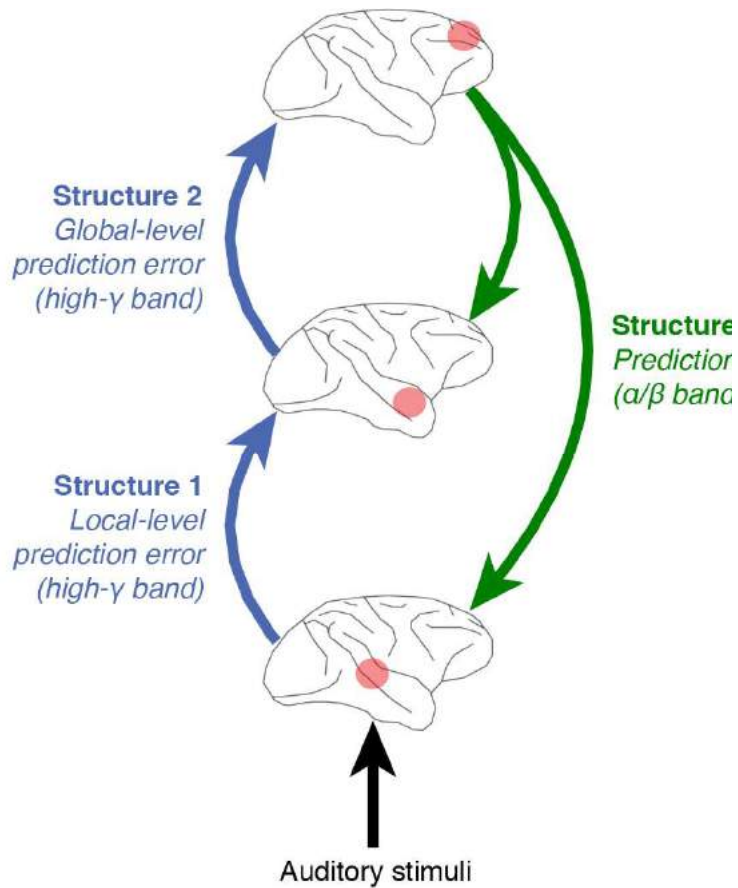
Travaux de Zenas C. Chao avec Kana Takaura, Liping Wang, Stanislas Dehaene, et Naotaka Fujii,



Electrophysiologie du paradigme local-global chez le singe macaque

Large-scale cortical networks for hierarchical prediction and prediction error in the primate brain. Zenas C. Chao, Kana Takaura, Liping Wang, Stanislas Dehaene, and Naotaka Fujii, manuscript submitted for publication

Ces relations causales sont mesurables en utilisant la causalité de Granger: la principale relation est descendante (top-down) fronto-temporale dans la bande alpha/beta après 200 ms



Qu'est ce que les singes comprennent de la règle « xxxY » ?

Wang, Uhrig, Jarraya & Dehaene, *Current Biology*, 2015

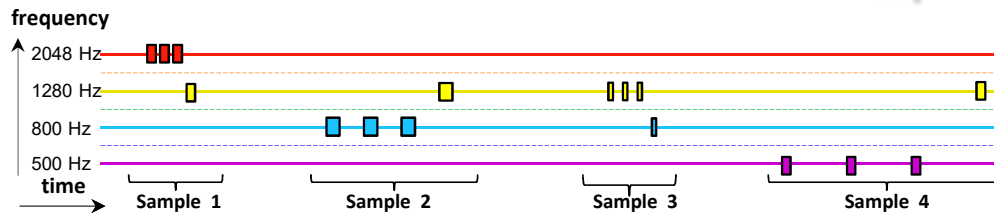
Représentent-ils simplement la séquence comme une mélodie?

Ont-ils conscience du « schéma algébrique » abstrait xxxY: « 3 sons, puis un son différent » ?

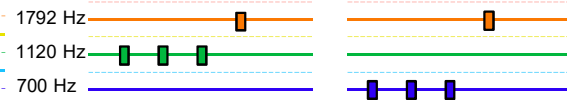
Habituation (exemple de la règle xxxY)



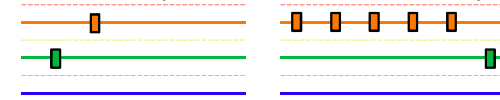
Rare stimuli de test (2 exemples)



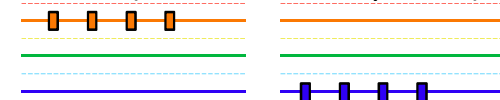
N- S- (Nouvel exemplaire de la règle)



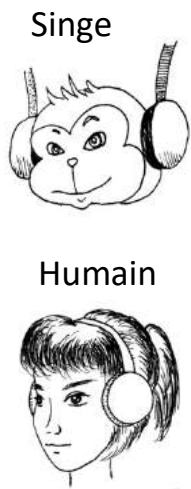
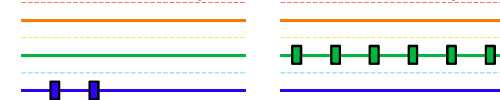
N+ S- (violation de nombre)



N- S+ (violation de séquence)

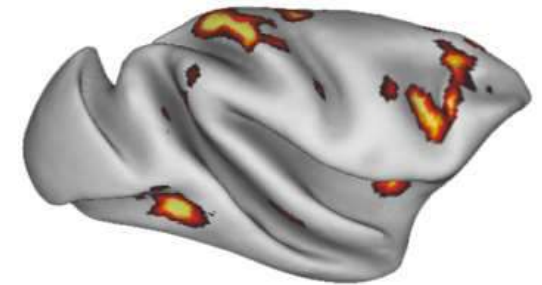
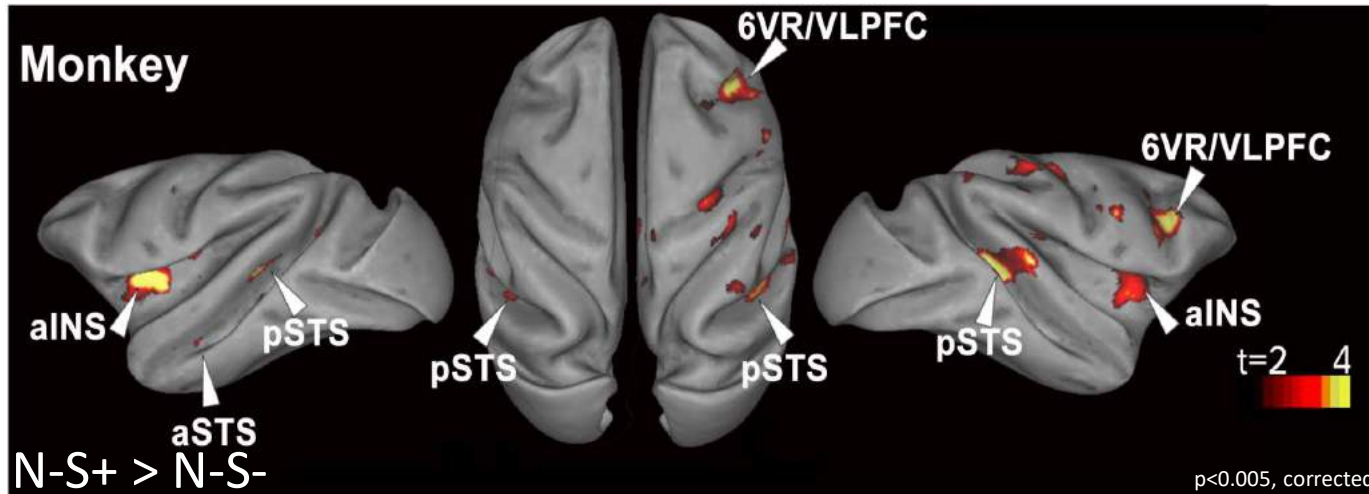


N+ S+ (double violation)



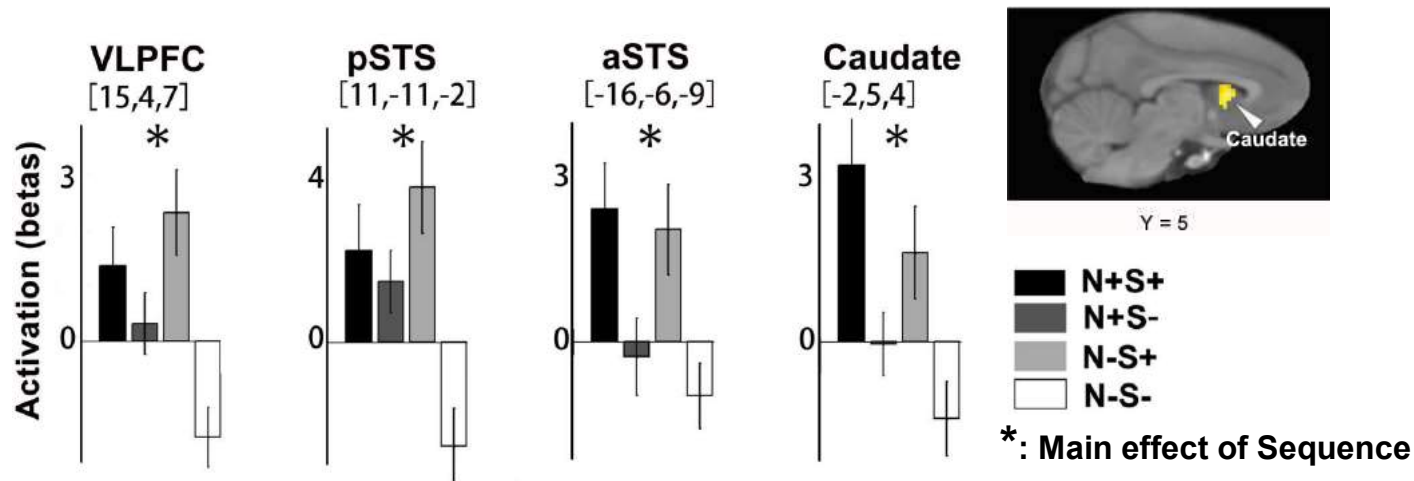
fMRI

Réponse au changement de **séquence** chez le singe



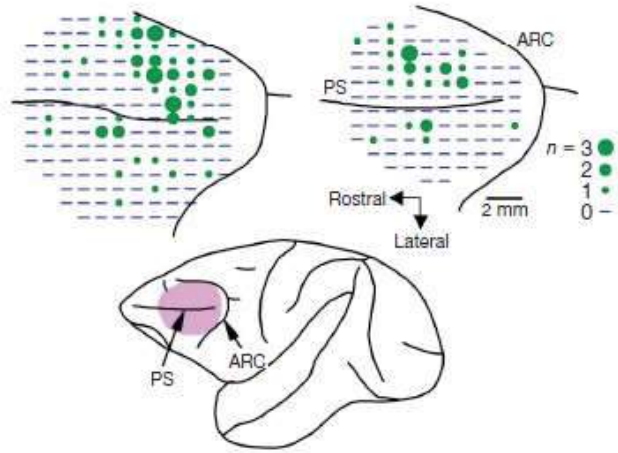
Bonne répliation des travaux précédents

... Mais cette fois avec une vraie preuve que les singes ont appris une régularité abstraite, indépendamment de la hauteur tonale ou du tempo



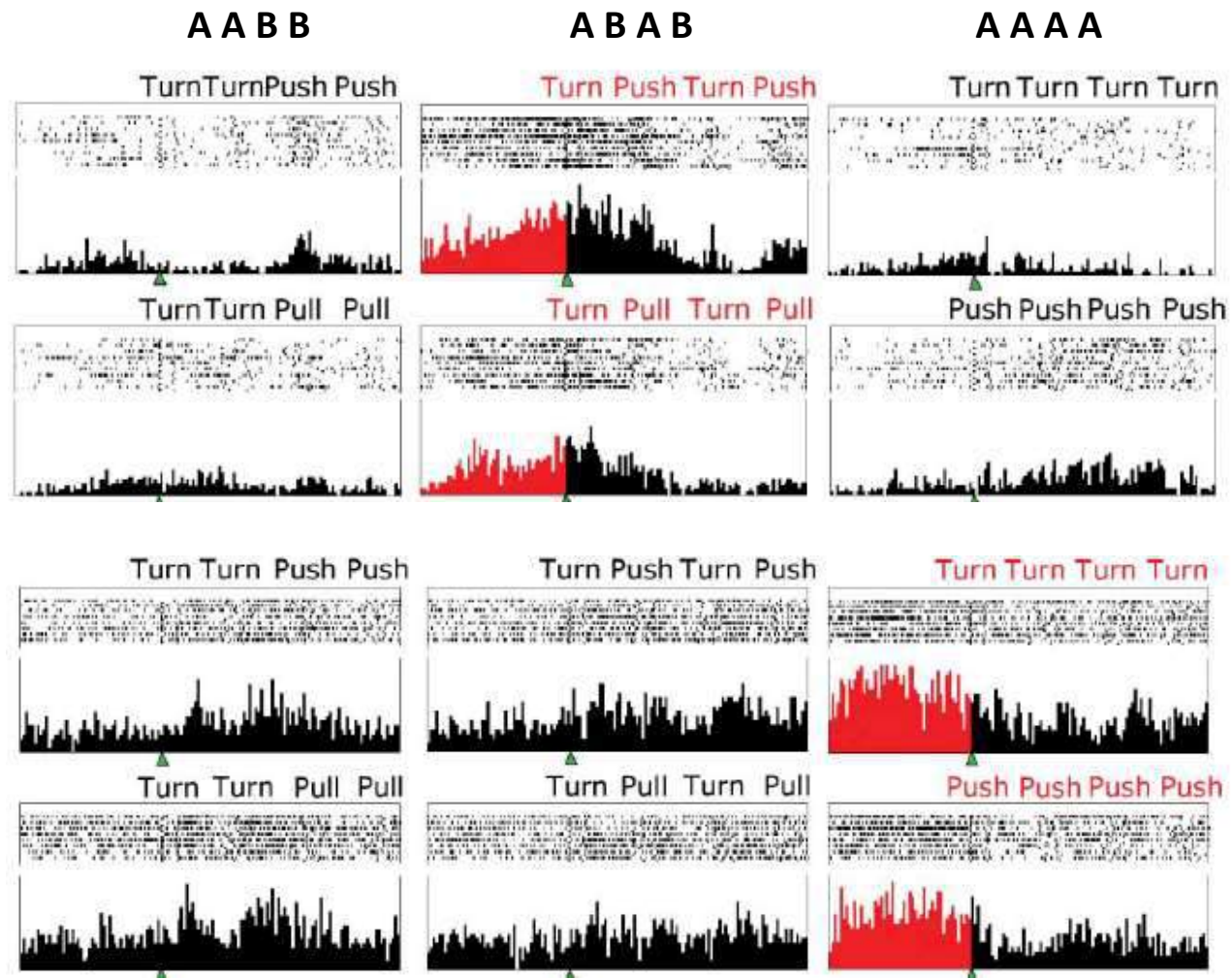
Les neurones préfrontaux répondent à des schémas algébriques abstraits chez le singe macaque

Shima et al., with Tanji, Nature 2007

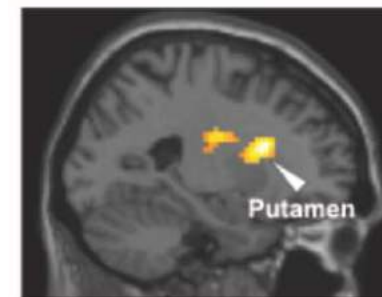
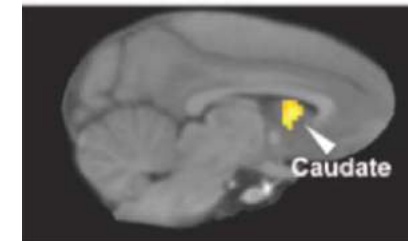
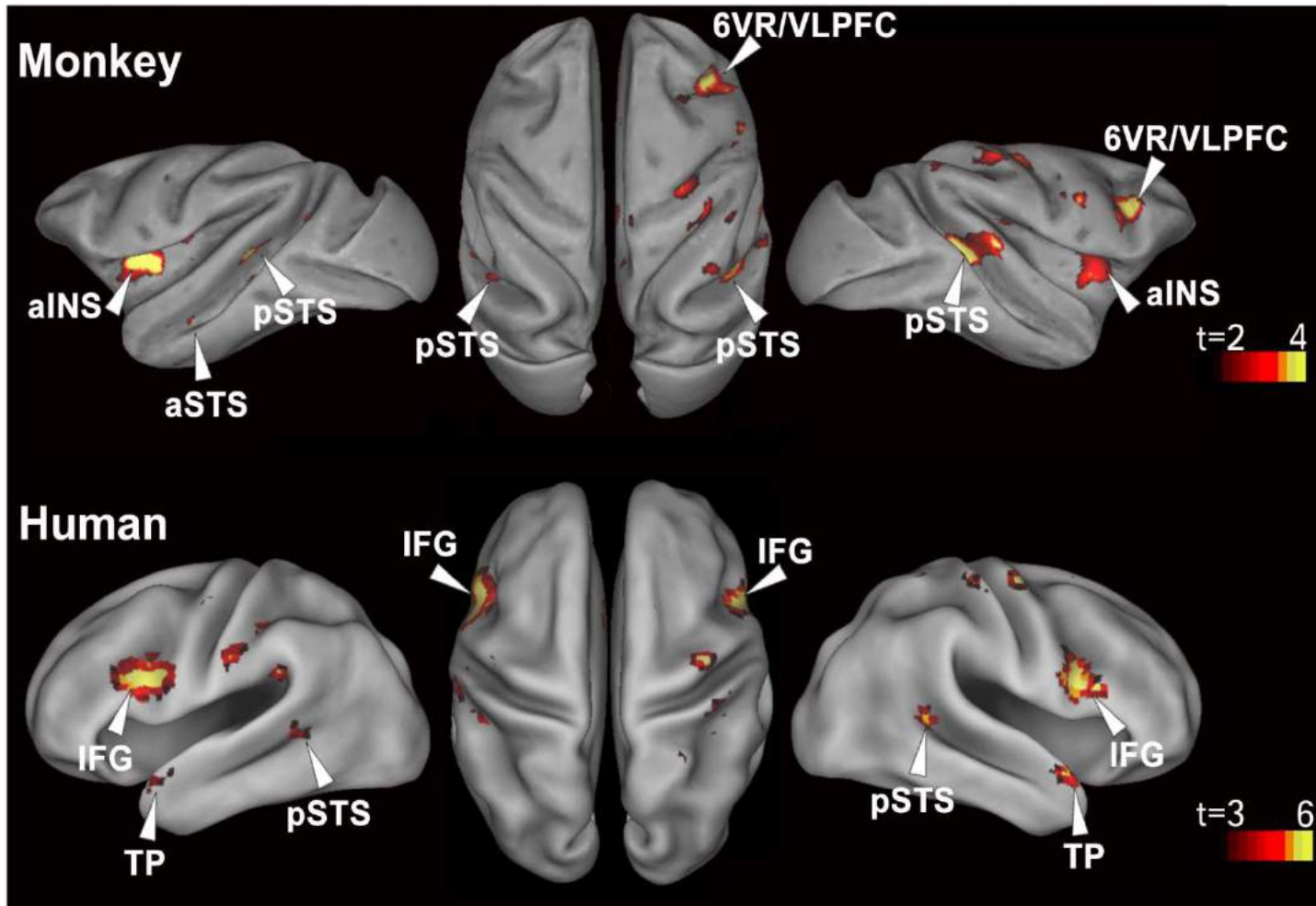


One neuron

Another neuron



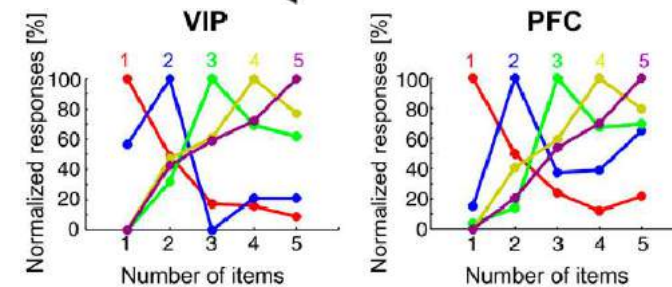
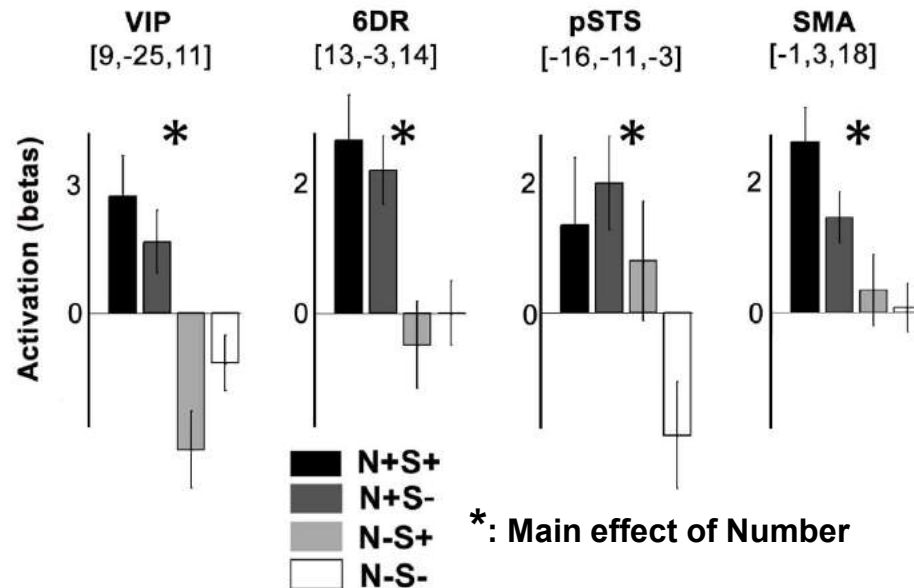
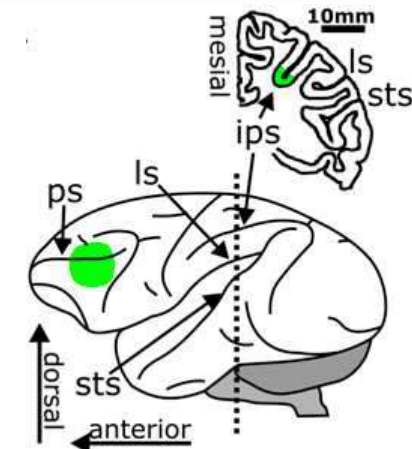
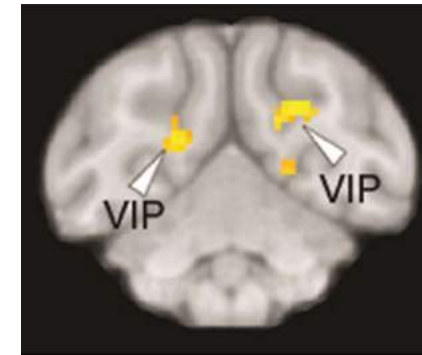
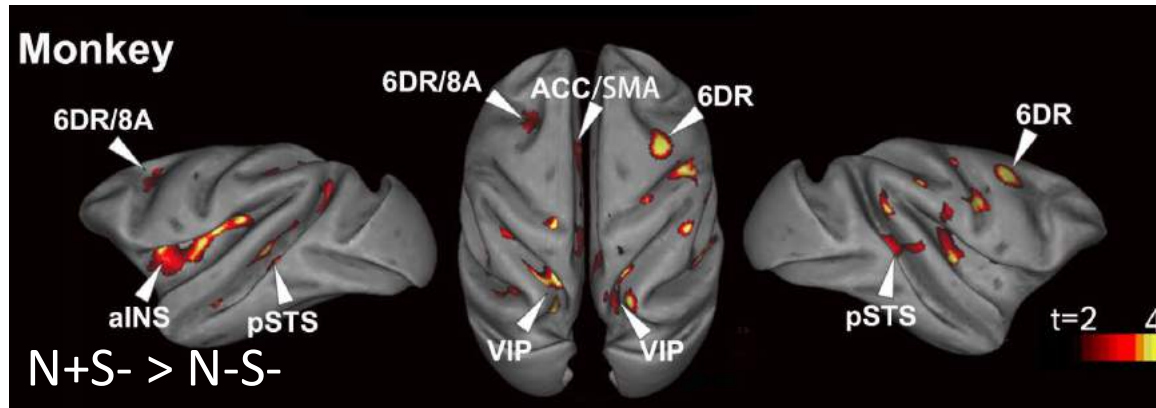
Le changement de séquence active le sillon temporal supérieur, le cortex préfrontal inférieur, et les noyaux gris de la base chez le singe comme chez l'homme



Basal ganglia

Réponse au changement de **nombre** chez le singe

Wang, Uhrig, Jarraya & Dehaene, *Current Biology*, 2015

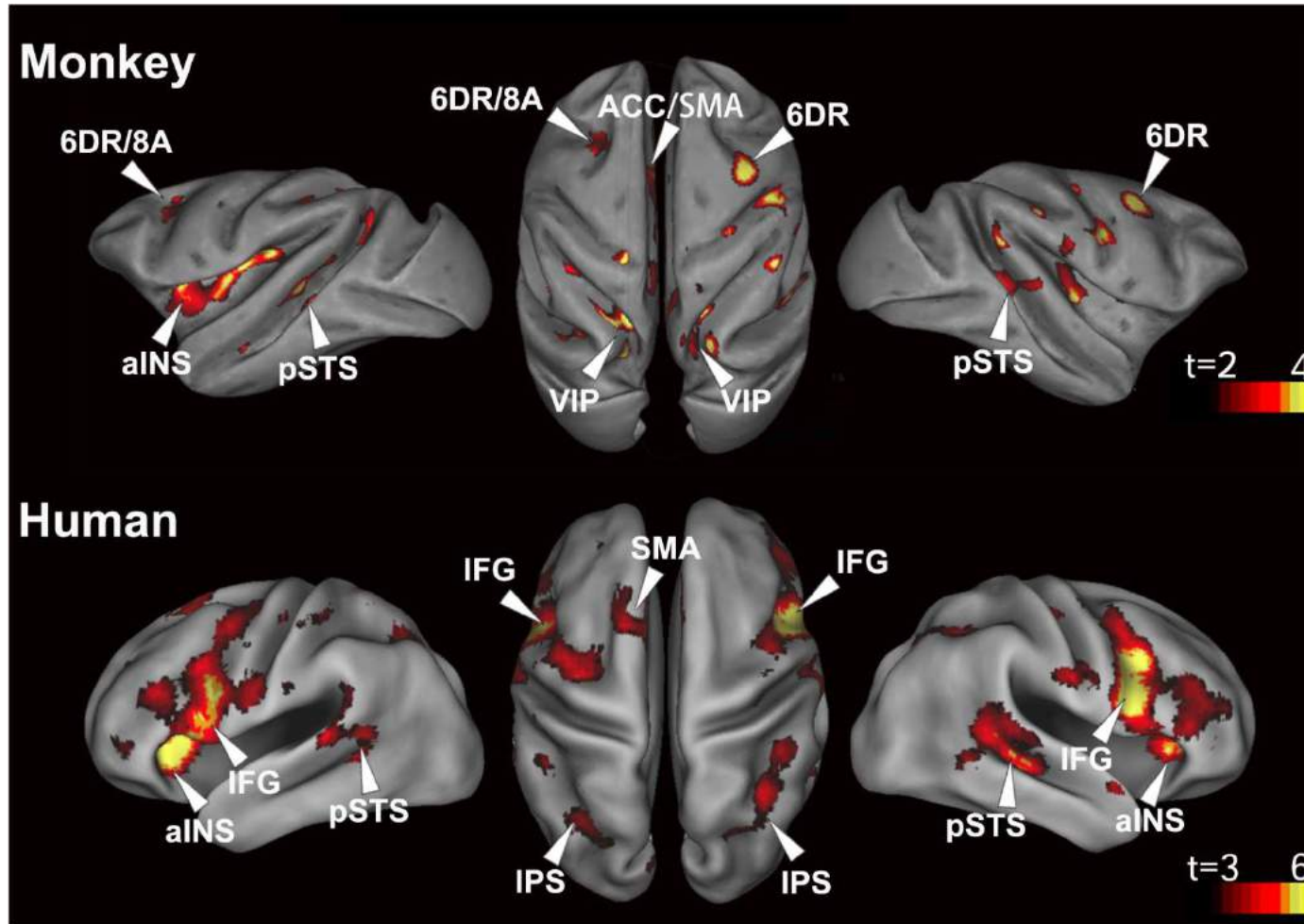


Neurons tuned to number in untrained monkeys
(Viswanathan and Nieder, PNAS, 2014)

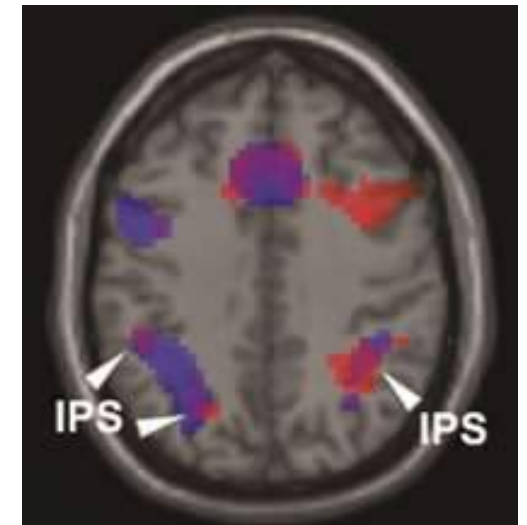
Le changement de nombre

active une voie fronto-pariétale dorsale chez le singe comme chez l'homme

→ Mais avec des activations supplémentaires dans le cortex frontal inférieur bilatéral, propres à l'espèce humaine



Recouvrement entre le changement de nombre et le calcul mental chez l'homme.



Wang, Uhrig, Jarraya & Dehaene, *Current Biology*, 2015

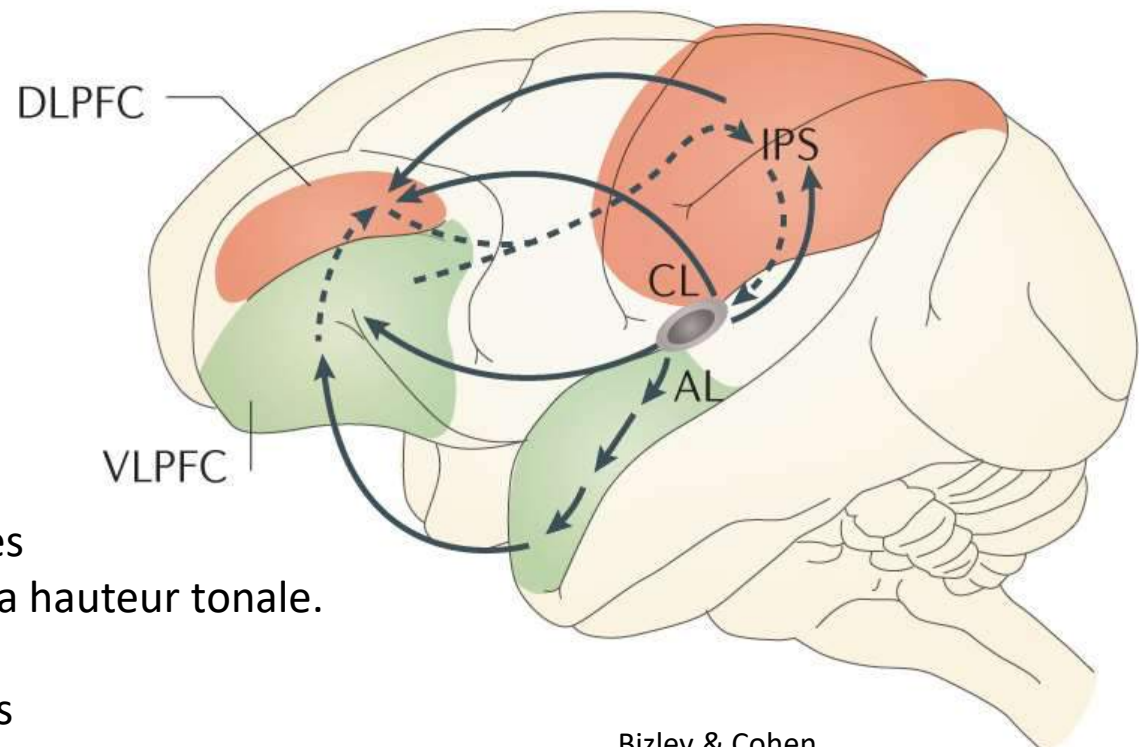
Voies auditives dorsale et ventrale chez le singe macaque

Résumé des observations chez le singe

Les singes possèdent des capacités sophistiquées de représentation des séquences auditives (indépendamment du tempo ou de la hauteur tonale).

Deux circuits distincts réagissent aux violations

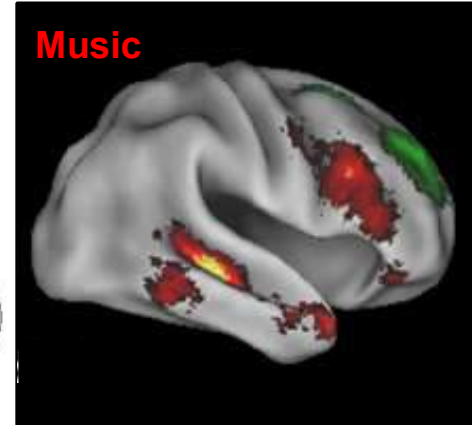
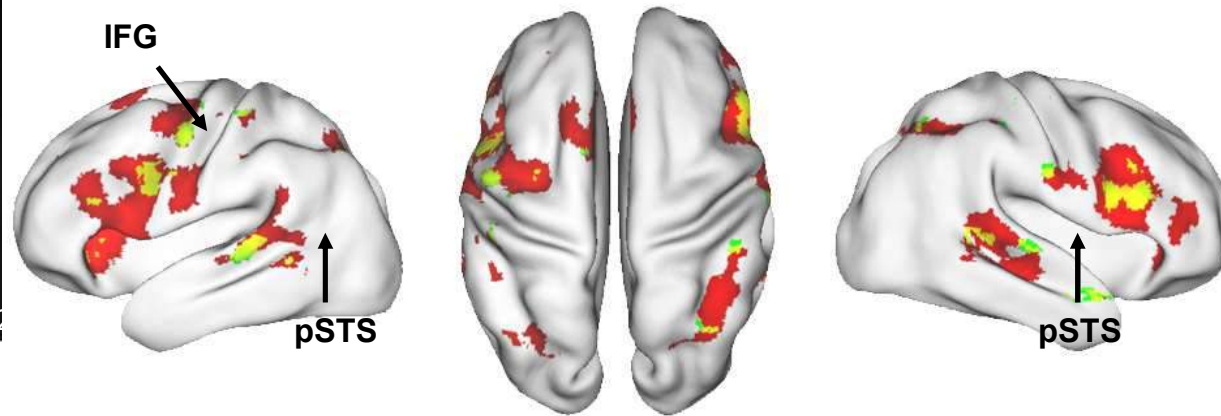
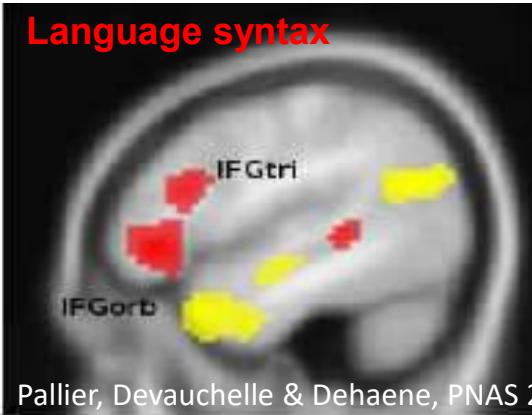
- Du **nombre** de sons: 6 ou 2, au lieu de 4 au total
- De la **structure de la séquence**
Le dernier son est-il différent des précédents?



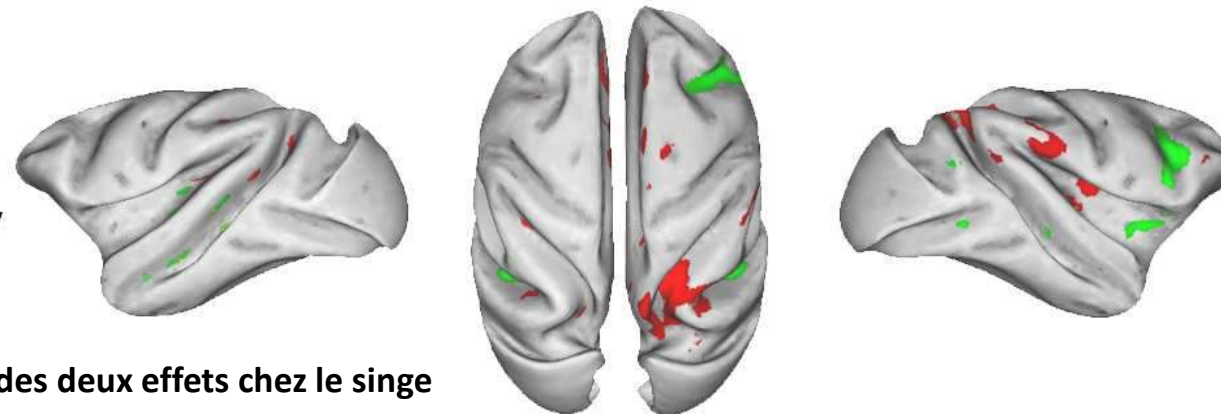
Bizley & Cohen,
Nat Rev Neurosci, 2013

En quoi le cerveau humain est-il spécial ?

Intersection des effets de violation de nombre et de séquence dans le cortex frontal inférieur bilatéral

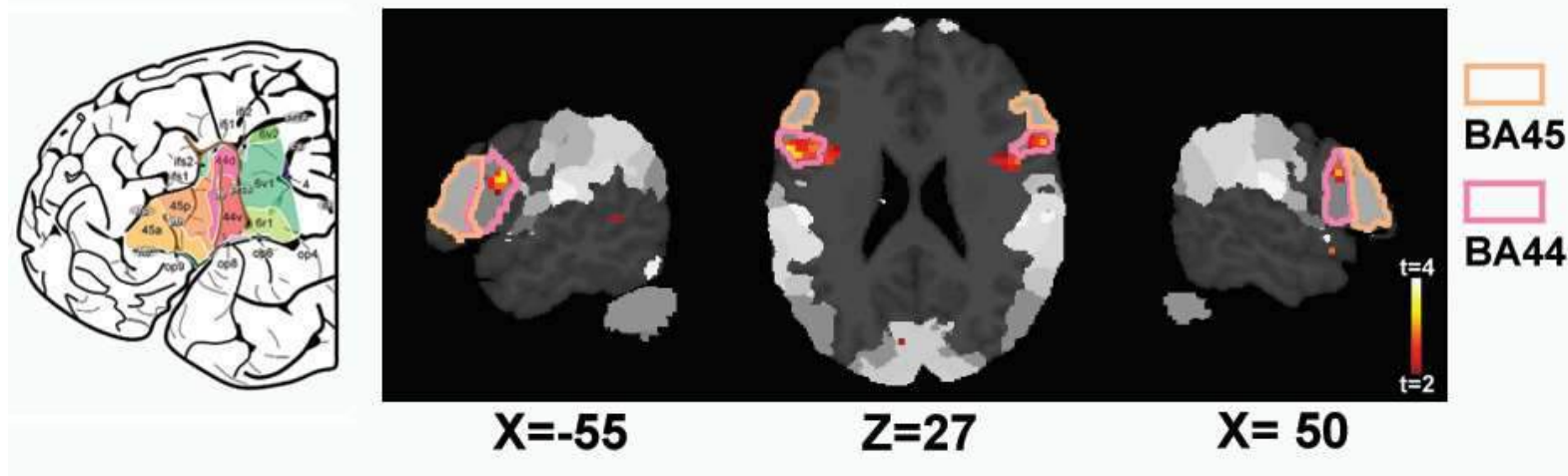










Monkey



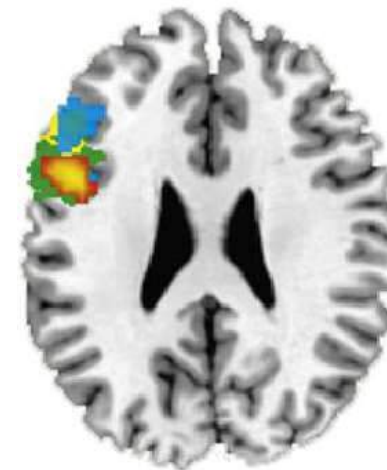
Pas d'intersection des deux effets chez le singe

L'intersection se trouve dans l'aire BA44, une partie de l'aire de Broca qui s'active dans de nombreuses études de la syntaxe



Type of Structure	Distance of Dependency	Abstract Structure	Sentence Structure
A	Doubly-nested	Long (8)	 
B	Singly-nested	Short (4)	 
C	Linear	Long (8)	 
D	Linear	Short (4)	 

Makuuchi et al, PNAS 2009

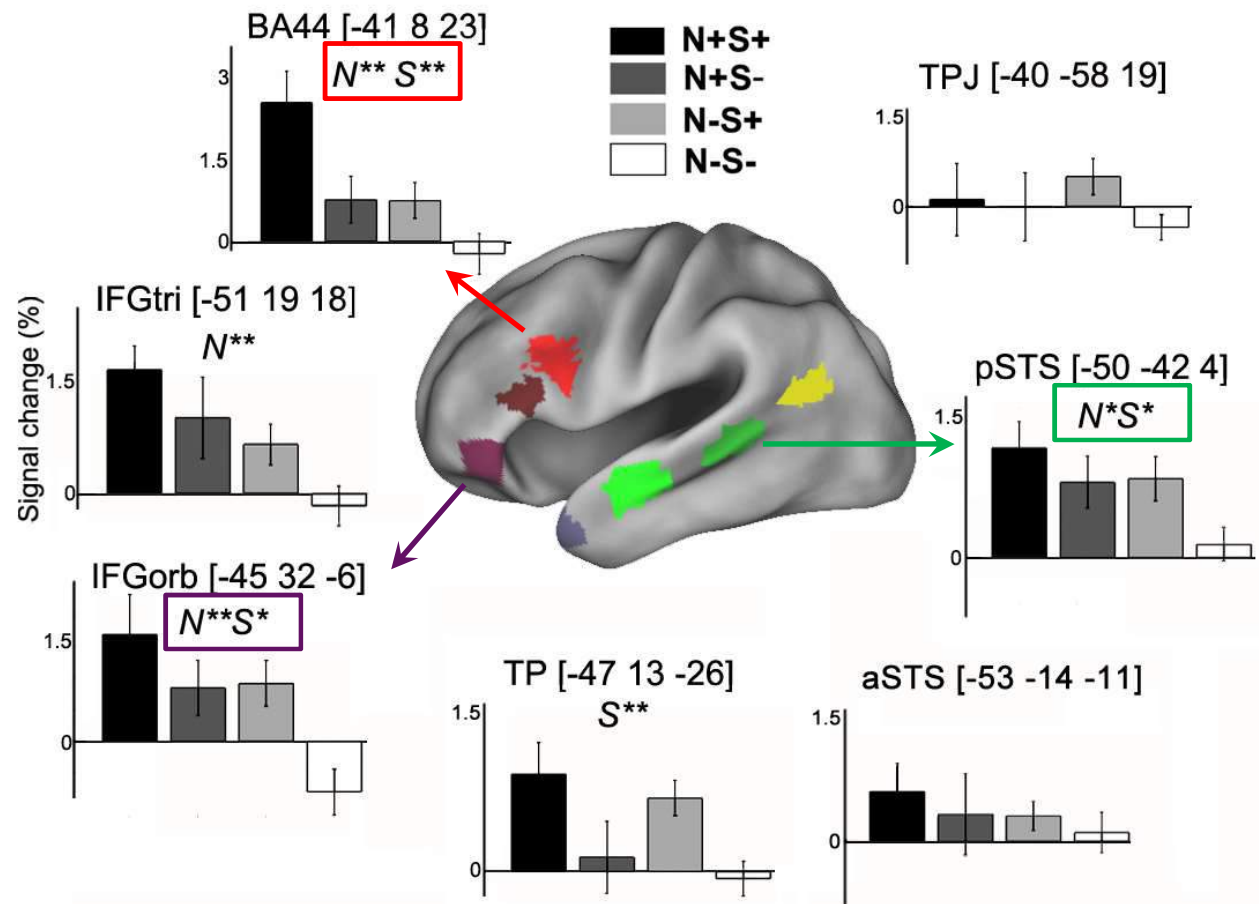


z = 26 mm

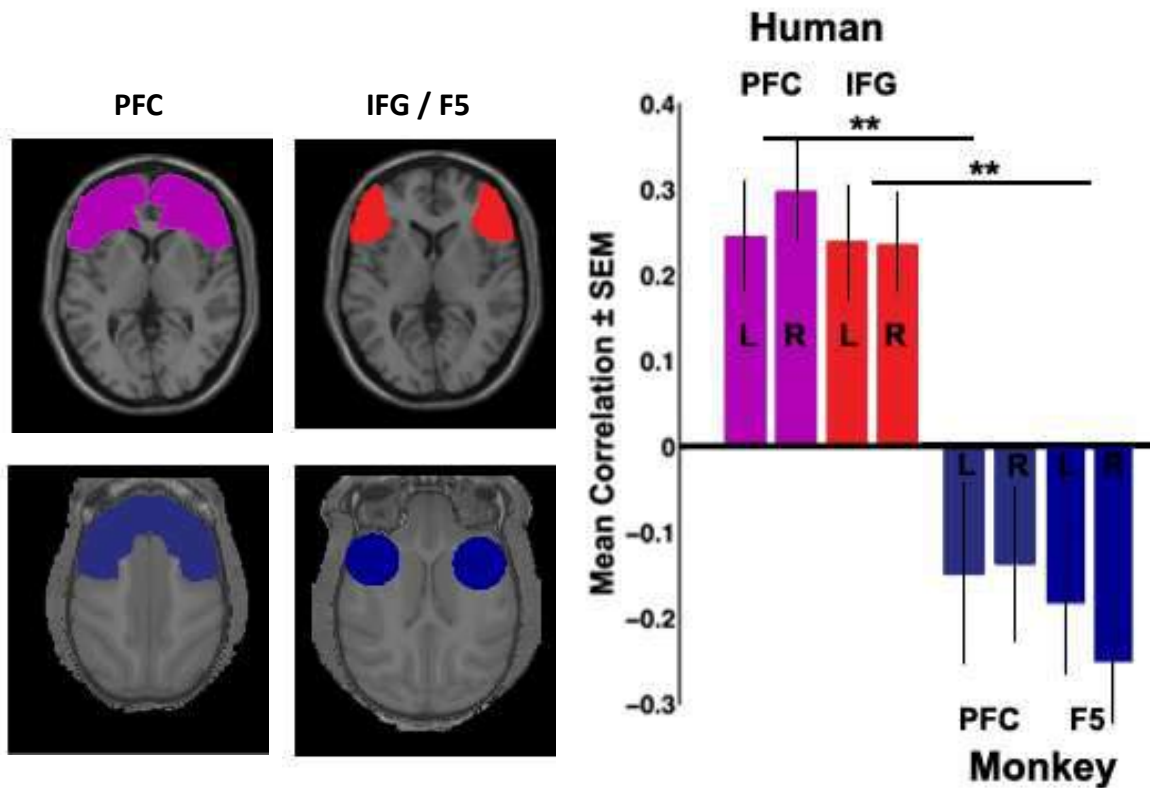
Les effets de nombre et de séquence dans les aires du langage

Nous avons extrait les réponses des aires corticales du langage (Pallier et al., PNAS 2010) au cours de l'écoute et de la lecture de phrases chez les mêmes sujets.

Un sous-ensemble de ces régions montre des régions conjointes aux violations de nombre et de séquence.



Le cortex frontal inférieur rassemble les informations chez l'homme, pas chez le singe

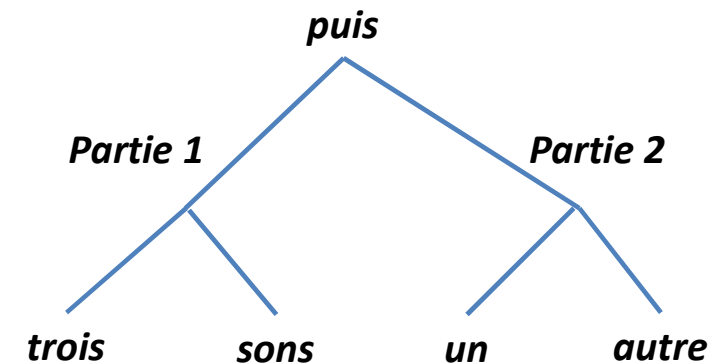


Dans le cortex préfrontal

- Chez l'homme, les violations de nombre et de séquences activent des régions semblables
- Chez le singe, les activations sont anti-corrélées, ce qui suggère une ségrégation spatiale des réponses au nombre et à la séquence temporelle.

Notre hypothèse:

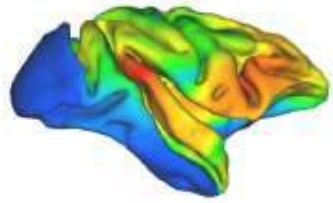
- Les singes sont sensibles à des aspects abstraits de la séquence, tels que « elle contient 4 sons » ou « le dernier élément est différent ».
- Seul le cerveau humain formule une représentation intégrée de la totalité du schéma algébrique, peut-être sous forme d'une phrase ou d'une formule mentale : « trois sons, et ensuite un autre »



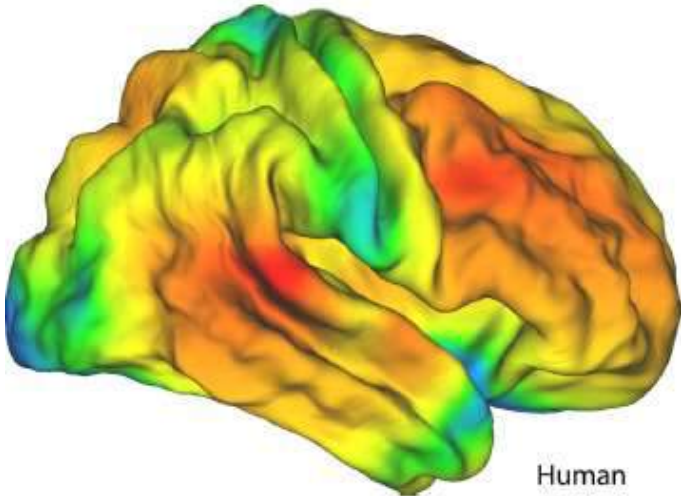
Anatomie: expansion sélective du cortex préfrontal et de l'aire de Broca chez l'homme

Cartes d'expansion corticale

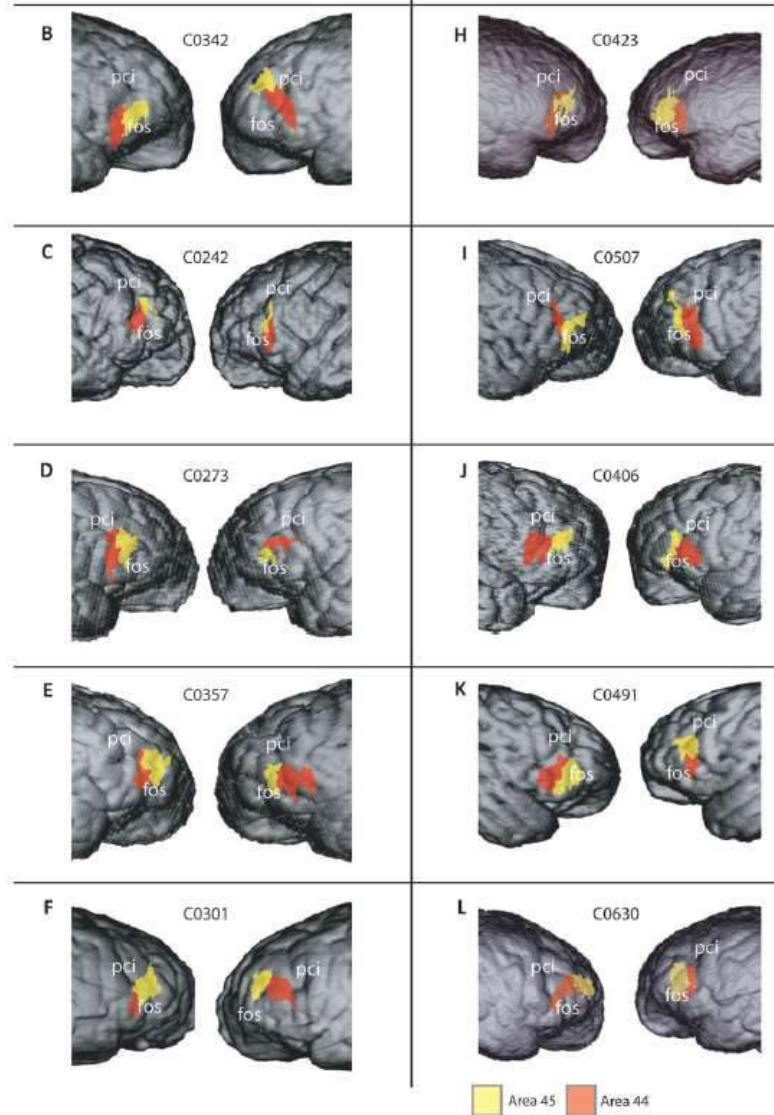
Chaplin et al., Cerebral Cortex 2013



Macaque



Human



Expansion des aires 44 et 45

Schenker et al, avec Sherwood.
Cerebral Cortex 2011

Dans l'hémisphère gauche, les aires 44 et 45 sont respectivement 6.6 fois et 6.0 fois plus grandes chez l'homme que chez le chimpanzé

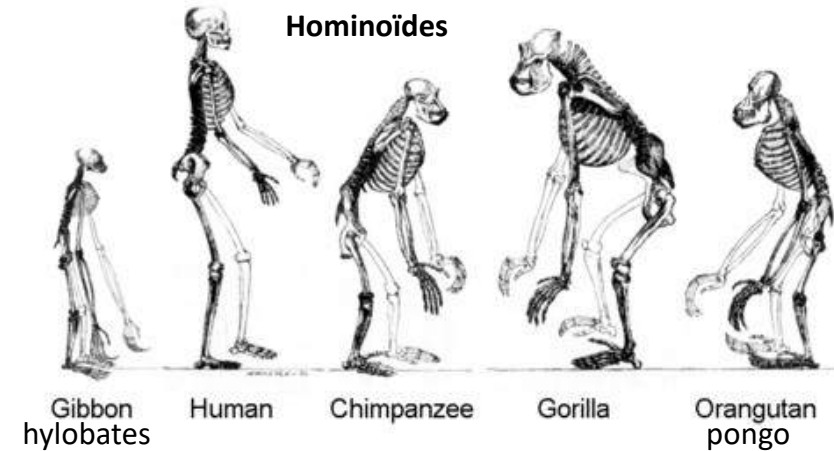
alors que la taille du cerveau n'est que 3.5 fois plus grande

et l'aire visuelle primaire 1.8 fois plus grande.

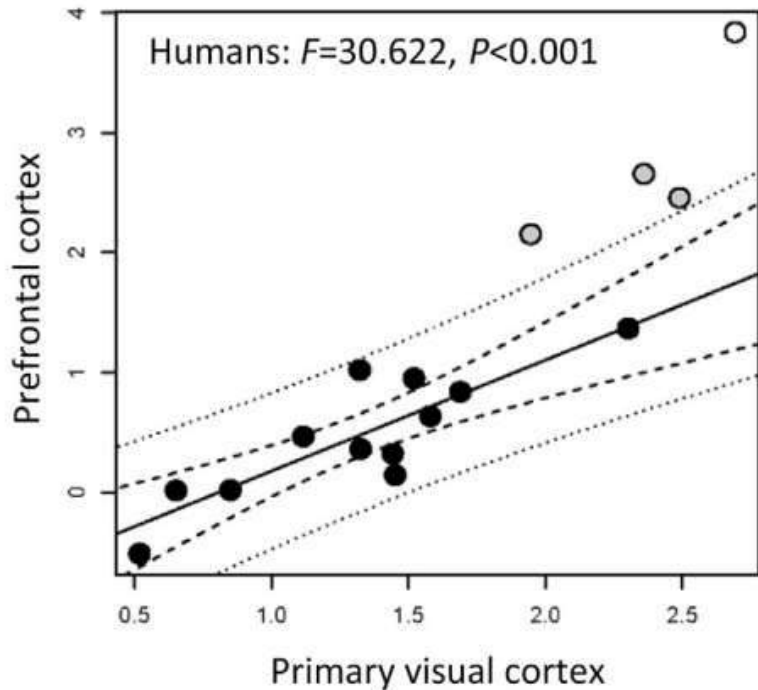
L'expansion spectaculaire du cortex préfrontal

Smaers, J. B., Gómez-Robles, A., Parks, A. N., & Sherwood, C. C. (n.d.). Exceptional Evolutionary Expansion of Prefrontal Cortex in Great Apes and Humans. *Current Biology*.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.020>

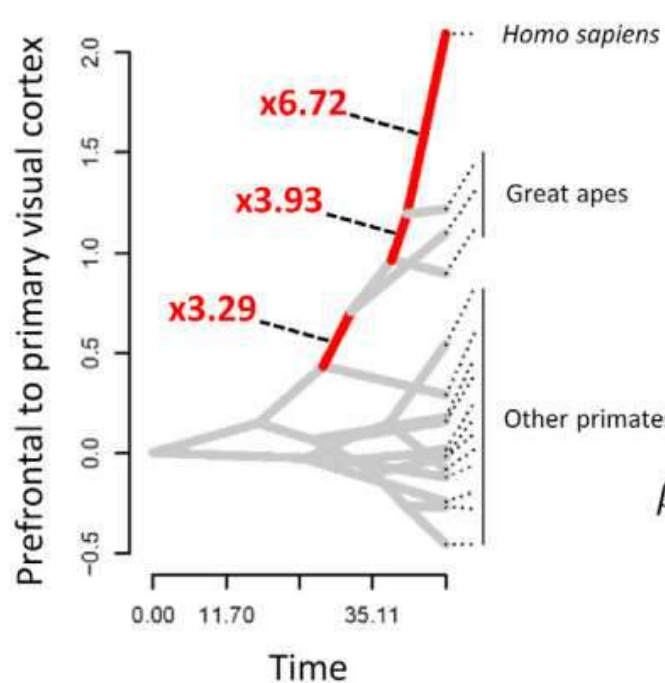
«Relativement à d'autres aires du cerveau, le cortex préfrontal montre plusieurs épisodes d'expansion remarquable dans la lignée des **hominoides** (~30–19 mya), des **hominidés** (grands singes et orang-outans) (~19–15 mya), **des humains et les chimpanzés** (~8–6 mya), et enfin des **humains seuls** (~6–0 mya) »



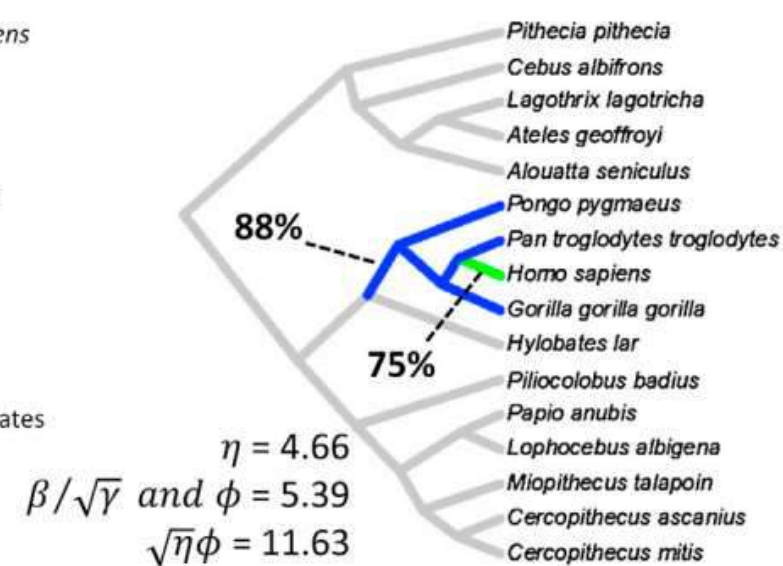
Phylogenetic regression



Ancestral state and rate estimation



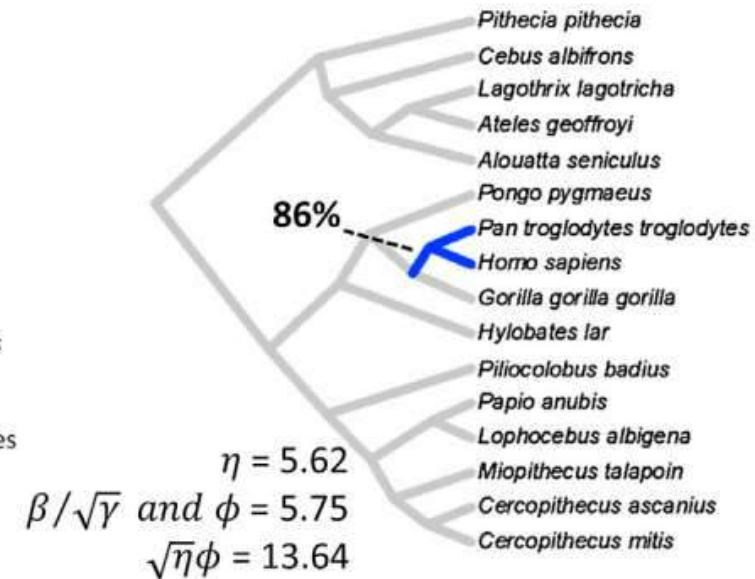
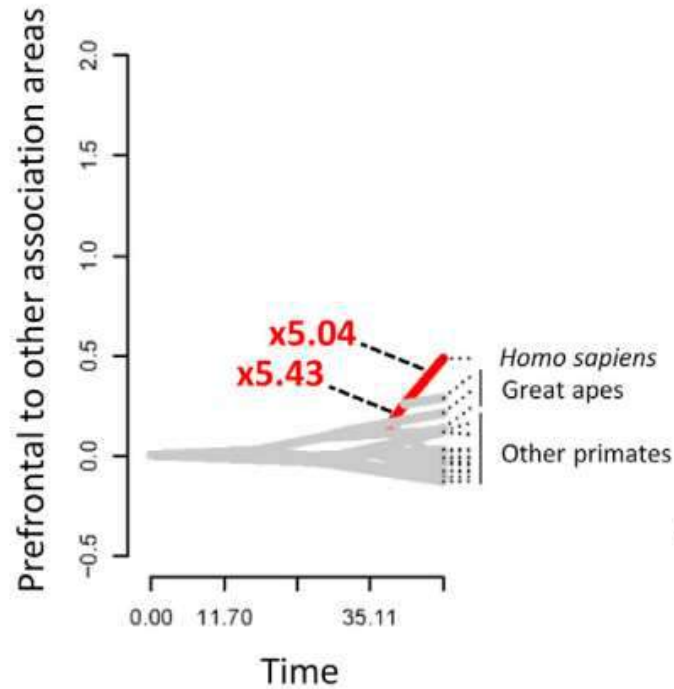
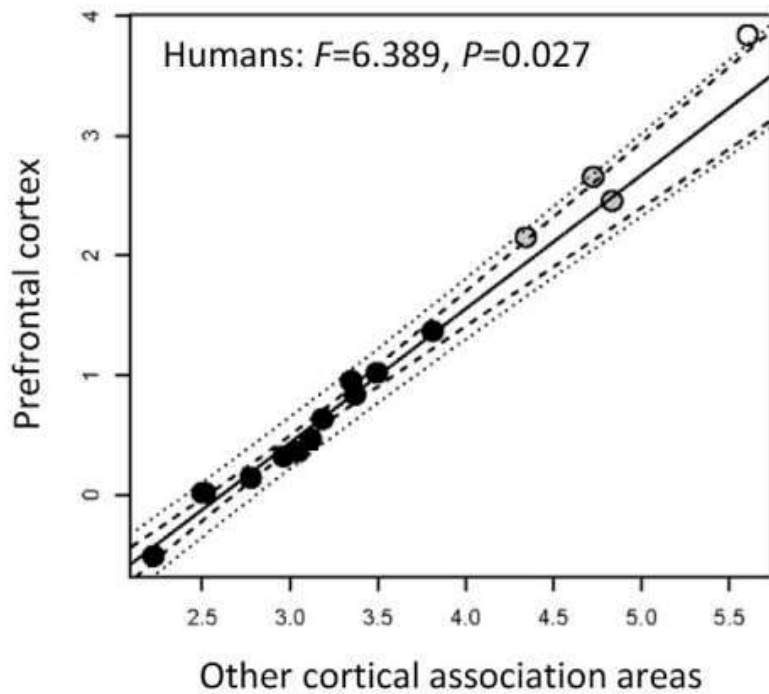
Best-fit regime configuration



Expansion du cortex préfrontal

Smaers, J. B., Gómez-Robles, A., Parks, A. N., & Sherwood, C. C. (n.d.). Exceptional Evolutionary Expansion of Prefrontal Cortex in Great Apes and Humans. *Current Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.020>

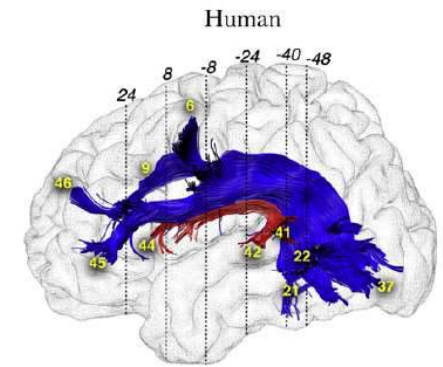
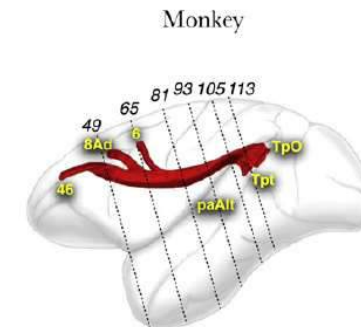
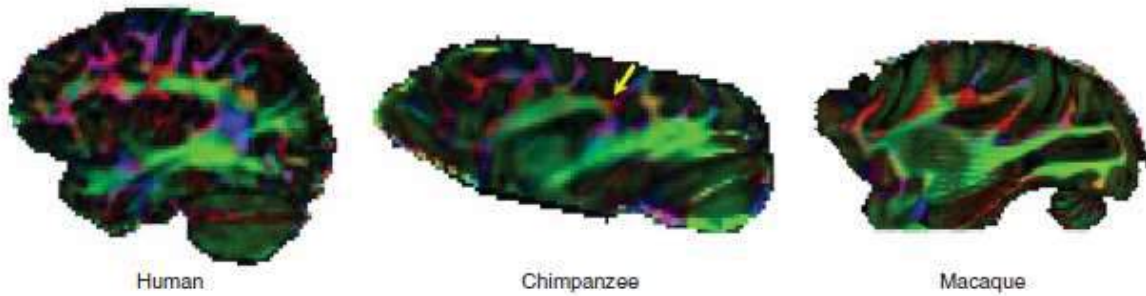
“...prefrontal expansion relative to other heteromodal association areas is estimated to have occurred in the human lineage.”



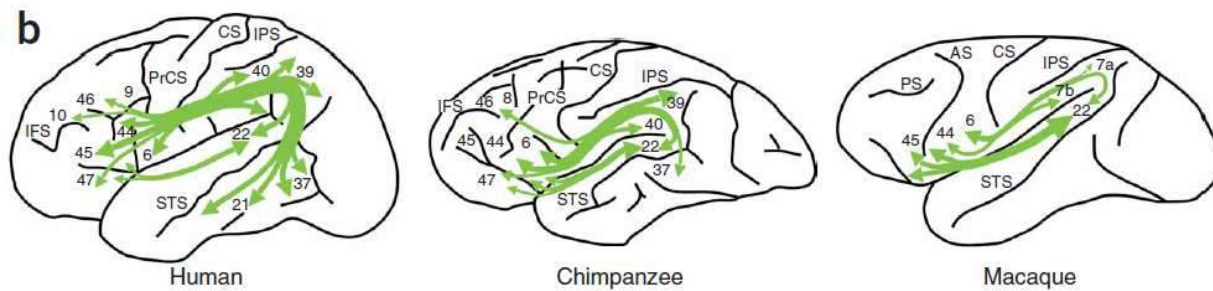
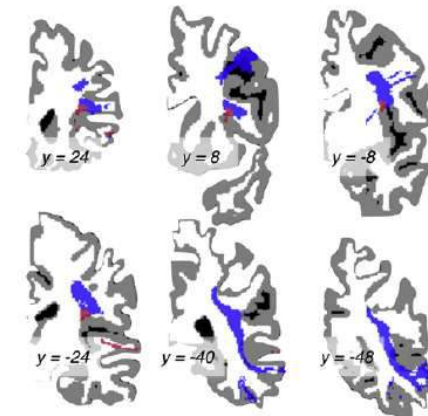
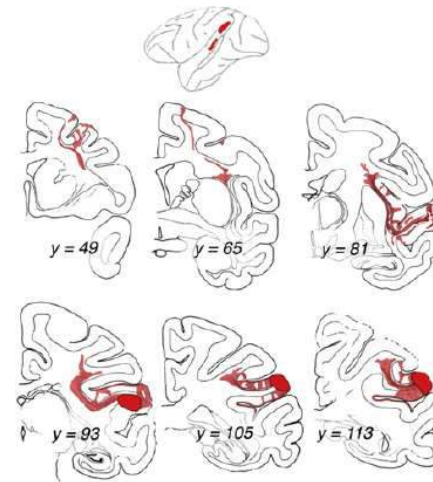
Le faisceau arqué est particulièrement développé dans l'espèce humaine

Rilling, J. K., Glasser, M. F., Preuss, T. M., Ma, X., Zhao, T., Hu, X., & Behrens, T. E. (2008). The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nat Neurosci*, 11(4), 426–8.

Thiebaut de Schotten, M., Dell'Acqua, F., Valabregue, R., & Catani, M. (2012). Monkey to human comparative anatomy of the frontal lobe association tracts. *Cortex*, 48(1), 82–96.



Arcuate



b

Conclusions

L'acquisition du langage repose sur des circuits très spécifiques du cerveau humain, notamment le cortex préfrontal inférieur et le sillon temporal supérieur de l'hémisphère gauche.

Des circuits analogues existent chez les autres primates, mais...

- ils ont subi une expansion considérable de leur surface et de leur connectivité au cours de l'hominisation
- Chez l'homme, ils intègrent plus d'informations que chez le singe macaque (travaux de Liping Wang)

Les primates non-humains sont capables d'apprendre

- Des signes arbitraires (associations signifiant-signifié) mais... sans réversibilité ni vaste système de symboles
- Des séquences arbitraires et abstraites, mais... sans représenter de règles systématiques (Yang) ni de règles complexes d'enchâssement récursif (pour l'instant?), ou alors ils les apprennent très lentement (Wang).

Les animaux doués d'apprentissage vocal (par exemple, les oiseaux chanteurs) présentent des circuits remarquablement analogues à ceux de l'espèce humaine, y compris sur le plan génétique (Jarvis), mais... là encore, leur « langage » ne présente pas de structures enchâssées similaires à celles de notre espèce.

Nous sommes donc bien « singuliers »... reste à comprendre en quoi notre micro-circuiterie neuronale diffère!

Fresque de Marietta Ren (mariettaren.com)

