

Psychologie cognitive expérimentale

M. Stanislas DEHAENE, professeur

Enseignement

Cours : les mécanismes cérébraux de la lecture

L'écriture fait partie des inventions culturelles qui ont radicalement modifié les compétences cognitives de l'espèce humaine. Véritable extension de notre mémoire, elle « nous permet de converser avec les morts, avec les absents, avec ceux qui ne sont jamais nés, à travers toutes les distances du temps et de l'espace » (Abraham Lincoln). L'objectif du cours 2006-2007 était d'examiner par quels mécanismes le cerveau humain parvient à lire, c'est-à-dire à accéder aux représentations linguistiques et mnésiques par le biais de la reconnaissance visuelle de symboles arbitraires.

Les mécanismes cognitifs de la lecture présentent un intérêt particulier dans la mesure où ils soulèvent la question des fondements des apprentissages culturels. L'écriture n'a été inventée qu'il y a environ 5 400 ans, et jusqu'à très récemment, seule une toute petite fraction de l'humanité apprenait à lire. Le cerveau humain ne peut donc en aucun cas avoir fait l'objet d'une pression sélective, au cours de son évolution, pour en faciliter l'apprentissage. Il en va de même pour la plupart, sinon toutes les compétences culturelles qui appartiennent au bagage récent de l'humanité : au premier abord, elles semblent sans précédent dans l'évolution des espèces et détachées de tout lien avec l'histoire évolutive de notre cerveau. De fait, bien rares sont les chercheurs en sciences sociales qui considèrent que la biologie du cerveau et la théorie de l'évolution pourraient être pertinentes pour leur domaine d'étude. La plupart adhèrent à un modèle implicite du cerveau que j'appelle celui de la plasticité généralisée et du relativisme culturel, qui voit dans le cerveau humain un dispositif universel d'apprentissage. Libéré des entraves de la biologie, le cerveau humain, à la différence de celui des autres espèces animales, serait capable d'absorber toute forme de culture, aussi variée soit-elle.

À l'encontre de cette vision relativiste et apparentée au dualisme, dans la mesure où elle dissocie la réflexion humaine de ses racines biologiques, le cours 2006-2007 se proposait, à travers l'examen détaillé des mécanismes cérébraux de la lecture, d'esquisser une approche neurobiologique des activités culturelles humaines, la théorie du **recyclage neuronal**. De toute évidence, il ne s'agit pas de nier que notre cerveau soit capable d'apprentissage, sans quoi il ne pourrait jamais incorporer de nouveaux objets culturels. Mais cet apprentissage paraît étroitement limité. Chez tous les individus, dans toutes les cultures du monde, les mêmes régions cérébrales interviennent dans la lecture, et les mêmes contraintes caractérisent les systèmes d'écriture. Selon l'hypothèse du recyclage neuronal, les inventions culturelles telles que la lecture reposent sur des mécanismes cérébraux anciens, qui ont évolué pour un autre usage, mais qui disposent d'une marge suffisante de plasticité pour parvenir à se recycler ou se reconvertir à ce nouvel usage. Chaque objet culturel doit ainsi trouver sa « niche écologique » dans le cerveau : un circuit dont le rôle initial est suffisamment proche, et dont la flexibilité est telle qu'il peut être reconverti à ce nouvel usage. Ce circuit conserve toutefois des propriétés intrinsèques, héritées de son évolution, qui le rendent plus ou moins approprié à son nouvel usage. Ainsi les contraintes neurobiologiques confèrent aux objets culturels des traits universels.

Dans le cas de la lecture, trois grands ensembles de circuits cérébraux sont mis en jeu. Les réseaux de la reconnaissance visuelle invariante interviennent afin d'identifier la chaîne de caractères — ce sont ces circuits qui sont aujourd'hui les mieux connus sur le plan cérébral, et auxquels le modèle du recyclage neuronal s'applique le plus directement. Viennent ensuite la conversion des caractères écrits en une représentation phonologique et, en parallèle, l'accès au lexique et au sens des mots et des phrases. Chacun de ces réseaux se met en place avec l'apprentissage de la lecture, dépend en partie de l'organisation de l'écriture et de l'orthographe de la langue, et peut faire l'objet de déficits cognitifs chez l'adulte comme chez l'enfant. Le cours a examiné successivement ces différents points, en s'appuyant sur la littérature spécialisée ainsi que sur plusieurs ouvrages de référence (Ferrand, 2001 ; Rayner & Pollatsek, 1989 ; Snowling, 2000 ; Snowling & Hulme, 2005).

La reconnaissance visuelle des mots

La lecture commence dans la rétine, dont la structure impose des contraintes sévères à la reconnaissance visuelle des mots. Seule sa partie centrale, la fovéa, dispose d'une résolution suffisante pour l'identification visuelle des petites lettres. C'est pourquoi notre regard se déplace sans cesse au cours de la lecture. Les expériences classiques de Rayner et ses collègues (Rayner, 1998) ont déterminé la quantité d'information acquise au cours d'une fixation du regard. En masquant les lettres à une certaine distance de la fovéa, elles ont montré que la préservation d'environ 4 lettres à gauche et 15 lettres à droite du point de fixation conduit à

une vitesse de lecture normale. En réalité, seule semble extraite l'identité d'environ 3-4 lettres à gauche et 7-8 lettres à droite de la fixation. Cet empan visuel est donc très étroit. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que la lecture procède essentiellement par l'acquisition séquentielle d'informations au cours de chaque saccade, acquisition qui se fait pratiquement mot par mot, même si quelques informations parafovéales semblent extraites concernant le mot suivant. On peut voir, dans ces expériences, une justification partielle de la concentration des recherches en psycholinguistique sur le traitement des mots isolés — même si les recherches approfondies sur le traitement des phrases et des textes restent trop rares.

Chez le lecteur expert, les études comportementales ont révélé plusieurs caractéristiques essentielles de la reconnaissance visuelle des mots :

— **Absence d'effet de longueur des mots.** Toutes choses égales par ailleurs (fréquence, régularité...), le temps de lecture d'un mot ne dépend pratiquement pas du nombre de lettres qu'il contient, du moins lorsque cette longueur n'excède pas 7 ou 8 lettres. Cette absence d'effet de longueur indique que l'ensemble de la chaîne de lettres est traitée en parallèle. Cette propriété est le résultat d'une expertise : chez l'enfant, une forte influence de la longueur existe mais disparaît progressivement avec l'apprentissage. Elle réapparaît chez l'adulte lorsque les mots sont dégradés ou lors de la lecture de pseudo-mots.

— **Exploitation des redondances visuelles.** Les travaux classiques de Miller, Bruner et Postman (1954), prolongés notamment par Reicher (1969) et Rumelhart & McClelland (1982) indiquent que le système visuel du lecteur expert a internalisé et exploite les statistiques distributionnelles des lettres. L'identification d'une lettre dans une chaîne de caractères est facilitée en proportion directe de l'information mutuelle apportée par les lettres voisines. Cet effet suggère une représentation, implicite ou explicite, des ensembles de lettres et de leur distribution statistique.

— **Représentation d'unités de taille supérieur à la lettre.** Les expériences comportementales de Rey, Ziegler et Jacobs (2000) indiquent que les graphèmes complexes — groupes de lettres correspondant à un phonème, tels « ch » ou « oi » — sont traités comme des unités par le système visuel. Les bigrammes, les syllabes et les morphèmes sont également codés.

— **Effet de fréquence d'usage du mot dans la langue.** Les mots les plus fréquents sont reconnus plus rapidement. La vitesse de lecture varie également avec la familiarité subjective et l'âge d'acquisition.

— **Effets de voisinage des mots.** On appelle « voisins orthographiques » des mots qui ne diffèrent que d'une lettre (par exemple « chat » et « char » ; le mot « drap » n'a pas de voisins). Le traitement d'un mot est généralement ralenti lorsqu'il possède un ou plusieurs voisins de plus haute fréquence (inhibition lexicale). Le nombre de voisins intervient également : le traitement d'un mot s'accélère souvent (mais pas toujours) avec le nombre de voisins, particulièrement en décision lexicale rapide.

— **Effets de « consistance » de la conversion graphème-phonème.** Il s'agit de la cohérence (en anglais « consistency ») avec laquelle une lettre ou un groupe de lettre est transcrite en phonèmes (consistance *grapho-phonologique*), et vice-versa (consistance *phono-graphémique*). Le temps de reconnaissance d'une chaîne de lettres se ralentit lorsque les liens qu'elle entretient avec la prononciation sont ambigus.

Tous ces effets comportementaux soulignent que la lecture experte est associée à la mise en place d'une variété de niveaux de représentation visuelle qui interagissent au cours de la reconnaissance des mots.

L'aire de la forme visuelle des mots

Dès 1892, Déjerine décrit le syndrome d'alexie pure ou alexie sans agraphie, une incapacité sélective de reconnaître les mots écrits sans trouble du langage, de l'écriture ou de la reconnaissance visuelle des objets et des visages. Il l'associe à une disconnection des projections visuelles vers le gyrus angulaire, siège putatif d'un « centre des images visuelles des mots ». La lésion de son patient, toutefois, affecte principalement la région occipito-temporale ventrale gauche. Cette localisation est répliquée dans de nombreuses études contemporaines fondées sur l'IRM anatomique. L'intersection informatisée des lésions suggère que la région essentielle pour l'alexie pure est située dans le sillon occipito-temporal latéral gauche (Cohen *et al.*, 2003).

L'IRM fonctionnelle du sujet normal confirme aujourd'hui le rôle essentiel de cette région dans la reconnaissance visuelle de l'écriture (Cohen & Dehaene, 2004). Tous les bons lecteurs activent cette région lorsqu'on leur présente des mots écrits, alors qu'elle ne s'active pas en réponse à des mots parlés. Elle occupe une localisation reproductible vis-à-vis des réponses à d'autres catégories visuelles (visages, objets, maisons ; travaux de Puce *et coll.*, 1996 ; Ishai *et coll.*, 2000 ; Hasson *et coll.*, 2002, 2003). Les potentiels évoqués, la magnéto-encéphalographie et les enregistrements intracrâniens confirment son activation sélective vers 170-200 ms après la présentation d'un mot. Un cas rare d'intervention chirurgicale occipito-temporale gauche avec imagerie pré- et post-opératoire a récemment permis de démontrer le rôle causal de cette activation dans la capacité de lire (Gaillard *et al.*, 2006).

La fonction de cette région pourrait être de fournir aux régions linguistiques du lobe temporal un code visuel compact de la chaîne de lettres, invariant pour la police, la taille et la position du mot. De fait, la neuro-imagerie cognitive a permis de préciser le degré d'abstraction des réponses de la région occipito-temporale gauche aux mots écrits. Cette région est la première aire visuelle à répondre de façon invariante aux mots présentés à droite ou à gauche du champ visuel, une invariance spatiale qui nécessite un transfert des informations à travers le corps calleux. Elle présente également un effet d'amorçage subliminal indépendant de la « casse » (majuscules ou minuscules), ce qui suggère qu'elle est la

première à répondre de façon invariante à l'identité d'une chaîne de caractères quelle que soit la forme exacte de ses lettres. Elle n'est pas sensible à la différence entre mots et pseudo-mots, mais son activation varie avec la régularité orthographique : plus la fréquence des bigrammes augmente, plus l'activation s'accroît (Binder, Medler, Westbury, Liebenthal, & Buchanan, 2006). Des données récentes suggèrent qu'elle n'est pas homogène, mais présente une organisation antéro-postérieure avec un degré croissant d'invariance et un codage d'unités de taille croissante, depuis les lettres isolées jusqu'aux bigrammes, aux morphèmes et aux mots (Dehaene *et al.*, 2004 ; Vinckier *et al.*, 2007).

Vers une physiologie de la lecture

L'existence d'une aire cérébrale spécialisée pour la lecture, avec une localisation reproductible d'un individu à l'autre, soulève la question de son origine. Dans la mesure où la lecture est une activité bien trop récente pour avoir exercé une pression sélective sur l'évolution de notre cerveau, il nous faut rechercher quels précurseurs peuvent avoir conduit à une spécialisation de cette région chez les primates, spécialisation qui serait ensuite « recyclée » pour la lecture dans l'espèce humaine.

Chez le singe macaque, la région occipito-temporale ventrale joue un rôle essentiel dans la reconnaissance invariante des objets et des visages (Rolls, 2000). Cette région réalise déjà l'invariance pour la position, la taille et l'angle de vue : elle ne s'intéresse pas à la position des objets, mais sa lésion interfère sélectivement avec la reconnaissance de leur identité. L'enregistrement unitaire montre qu'elle comprend une mosaïque de neurones spécialisées pour des formes d'objets, et invariants pour les indices visuels qui les composent. Ces neurones présentent une grande plasticité : lorsque l'animal apprend à reconnaître des objets nouveaux, y compris des formes abstraites de fractales, de nombreux neurones inféro-temporaux se mettent à répondre sélectivement à ces formes. Lorsque l'animal apparie deux formes arbitraires, ces deux formes peuvent être codées par un seul et même neurone — un appariement neuronal peut-être pertinent pour l'apprentissage des paires de lettres minuscules et majuscules.

Les travaux de Tanaka *et coll.* (1996) ont précisé l'architecture neuronale qui sous-tend cette reconnaissance visuelle des formes. Lorsqu'un neurone inféro-temporal répond à une forme complexe, par exemple un chat, il est souvent possible d'identifier une forme plus simple qui l'active tout autant — par exemple deux disques superposés. La région inféro-temporale comprend ainsi un « alphabet » de neurones qui répondent à des formes élémentaires dont certaines évoquent la forme de nos lettres. Ces formes pourraient avoir été choisies pour leur caractère « non-accidental » (Biederman, 1987), invariant pour de nombreuses transformations spatiales, ainsi que pour leur capacité combinatoire qui permet de représenter de multiples objets nouveaux, par exemple la forme d'un extincteur (travaux de Tanifuji *et coll.*).

La reconnaissance visuelle des formes semble ainsi passer par une pyramide hiérarchique de neurones étagés dans la voie occipito-temporale ventrale, sensibles à des unités visuelles de taille et d'invariance croissante. Cette architecture préfigure celle de la lecture. Il est tentant de spéculer que l'apprentissage de la lecture modifie partiellement les préférences de certains neurones qui se mettent alors à coder les formes des lettres et leurs combinaisons. Un modèle explicite de ce recyclage neuronal a été proposé (Dehaene, Cohen, Sigman, & Vinckier, 2005). Celui-ci postule que l'apprentissage de la lecture met en place une hiérarchie de détecteurs de combinaisons locales allant depuis les traits isolés jusqu'aux mots en passant par les lettres, les bigrammes et les morphèmes.

Il n'est pas encore possible de tester ces hypothèses par l'enregistrement de neurones uniques chez l'homme, mais L'IRM fonctionnelle a permis de commencer à tester l'organisation anatomo-fonctionnelle prédite par le modèle en démontrant une organisation topographique et hiérarchique au sein de la voie occipito-temporale ventrale gauche (Vinckier *et al.*, 2007). La dégradation visuelle des mots, par exemple par *e s p a c e m e n t* des caractères a également donné des résultats en conformité avec nos attentes. Lorsque l'espacement dépasse deux caractères, valeur au-delà de laquelle les neurones bigrammes doivent cesser de répondre, un seuil de dégradation est franchi et la lecture devient lente, sérielle, et dépendante d'un second système cérébral, la voie occipito-pariétale associée à une orientation séquentielle de l'attention visuo-spatiale.

L'intérêt de l'approche psycho-physiologique de la lecture qui est proposée ici est de jeter quelques ponts entre l'organisation cérébrale et les observations comportementales sur la lecture. De ce point de vue, il est intéressant de confronter le modèle neuronal proposé aux nombreuses données psychologiques concernant la similarité visuelle des mots. Selon la plupart des modèles cognitifs de la lecture, l'entrée visuelle est rapidement recodée sous forme d'un tableau de lettres. Cependant, ce code n'est pas invariant pour le déplacement spatial. D'autres schémas ont été proposés : alignement des lettres à gauche, à droite, centrage, triplets de lettres (« wickelgraphs »). Aucun de ces modèles, toutefois, ne propose de mécanisme explicite d'invariance spatiale, ni ne prédit correctement les mesures de similarité entre les mots. Diverses expériences d'amorçage masqué indiquent en effet que la présentation préalable d'une fraction de lettres facilite la reconnaissance des mots dans la mesure où l'ordre des lettres est préservé (la chaîne « jrdn » amorce « jardin ») ou minimalement altéré (« badge » amorce « badge »). Jonathan Grainger et ses collaborateurs ont montré que l'ensemble de ces résultats pouvait s'expliquer par un codage par « bigrammes ouverts », dans lequel le mot « badge », par exemple, serait codé par la liste de ses paires de lettres BA, BD, BG, BE, AD, AG, AE, DG, DE et GE (Grainger, Granier, Farioli, Van Assche, & van Heuven, 2006) — un code très proche de celui que nous avons postulé par l'examen des précurseurs neurophysiologiques de la lecture. Ce domaine très actif de recherche laisse donc espérer une convergence entre neurosciences et psychologie.

L'hypothèse des deux voies de lecture

Au-delà de l'étape de reconnaissance visuelle des mots, comment se poursuit la lecture ? La plupart des modèles actuels considèrent que le traitement de l'information emprunte deux voies parallèles. L'une conduit à l'accès au lexique et au sens des mots, l'autre à leur représentation phonologique.

Les premiers indices de cette organisation en deux voies ont été apportés par la neuropsychologie (Marshall & Newcombe, 1973) : outre les alexies périphériques dont fait partie l'alexie pure, on distingue au minimum en neuropsychologie une forme d'alexie profonde ou centrale, dans lequel le patient a accès partiel au sens du mot sans en retrouver la prononciation, et une forme d'alexie de surface où les erreurs traduisent une sur-régularisation avec application des règles de conversion graphème-phonème sans compréhension du mot.

Marshall et Newcombe, puis Coltheart, ont proposé que ces déficits traduisent la détérioration sélective d'au moins deux voies de lecture, une voie de surface qui permet la conversion graphème-phonème de toutes les chaînes de caractères, et une voie profonde qui récupère les informations lexico-sémantiques associées à chaque mot. Selon ce modèle, divers facteurs modulent l'usage de l'une ou de l'autre voie. Trois catégories essentielles de chaînes de caractères doivent être distinguées :

- les pseudo-mots comme « bakifo » (passage par la voie de surface uniquement) ;
- les mots réguliers comme « bateau » (voie de surface et voie profonde) ;
- les mots irréguliers comme « oignon » (passage par la voie profonde uniquement).

Ces distinctions théoriques introduites par la neuropsychologie ont ensuite eu une influence importante sur la recherche chez le sujet normal. En psycholinguistique, les effets de pseudo-homophonie, d'homophonie, d'amorçage phonologique et de consistance phonologique ont suggéré que les deux voies de lecture fonctionnent en parallèle, et que l'information phonologique est systématiquement activée à un niveau infra-liminaire au cours de la lecture. Ces résultats ont été incorporés à des modèles détaillés dont une excellente synthèse critique est présentée par Perry *et coll.* (2007).

La recherche en neuro-imagerie s'est ensuite attachée à disséquer les aires cérébrales associées aux deux « routes » de lecture. Deux types de méthodes ont été utilisés pour moduler le passage par la voie lexicale ou la voie de conversion graphème-phonème. Dans la méthode « à stimulus variable », on contraste des stimuli dont la théorie veut qu'ils empruntent des voies différentes (par exemple lecture de mots versus pseudo-mots ; mots réguliers versus irréguliers ; mots fréquents (stockés) versus rares (peu ou pas codés dans le lexique)). Dans la méthode « à stimulus constant et tâche variable », on contraste des tâches qui concentrent l'attention du sujet sur un niveau de traitement phonologique (par exemple jugement de rime) ou lexical (jugement de synonymie).

Les résultats de ces différentes méthodes commencent à converger, bien qu'il demeure de nombreuses différences inexplicées. Une revue récente (Jobard, Crivello, & Tzourio-Mazoyer, 2003) implique l'arrière du gyrus temporal moyen, la face ventrale antérieure du lobe temporal et la partie triangulaire de la région frontale inférieure dans la voie profonde lexico-sémantique, et les régions temporales supérieure et moyenne gauche ainsi que le gyrus supramarginal et la partie operculaire de la région frontale inférieure dans la voie de surface de conversion graphème-phonème. Ces résultats, le plus souvent fondés sur l'IRMf ou la TEP, sont confirmés par une étude à haute résolution temporelle en MEG (Simos *et al.*, 2002). Celle-ci suggère que les deux voies fonctionnent en parallèle, mais que la vitesse de lecture est déterminée par l'une ou l'autre voie suivant la nature du mot lu.

Variabilité culturelle et universalité des mécanismes de la lecture

Après cette description des réseaux génériques de la lecture, largement fondée sur la littérature anglo-américaine et française, le cours s'est intéressé à la variabilité culturelle des systèmes d'écriture et à son impact sur les mécanismes de la lecture.

Selon l'hypothèse du recyclage neuronal, si l'architecture du cerveau humain n'a pas eu la possibilité d'évoluer pour la lecture, les systèmes d'écriture pourraient, inversement, avoir évolué afin de tenir compte des contraintes de notre cerveau. Pourrait-on, dès lors, identifier certains universaux transculturels de l'écriture et les mettre en liaison avec l'organisation du cerveau du lecteur ? Un bref examen permet d'identifier plusieurs aspects universels des systèmes d'écriture :

- Toutes requièrent l'acquisition séquentielle d'information sur les mots par le moyen de saccades oculaires.
- Toutes présentent, dans la fovéa de la rétine, une haute densité de traits hautement contrastés (typiquement noir sur blanc).
- Toutes reposent sur un petit répertoire de formes de base dont les combinaisons hiérarchiques forment les caractères.
- Toutes considèrent que la position et la taille absolue des caractères sont indifférentes (présupposé d'invariance).

S'ajoutent à cette liste deux invariants remarquables découverts récemment :

- Quel que soit le nombre de caractères, le nombre de traits par caractère est approximativement constant (~ 3) (Changizi & Shimojo, 2005).
- La topologie des traits à l'intérieur des caractères suit une distribution reproductible à travers les cultures, la même que celle observée dans les images naturelles (Changizi, Zhang, Ye, & Shimojo, 2006).

Ces données sont compatibles avec l'hypothèse que, dans toutes les cultures, les formes que l'humanité s'est donnée pour ses caractères sont celles qui sont

les plus facilement codées au niveau du cortex inféro-temporal impliqué dans la reconnaissance visuelle des objets.

Sur le plan des mécanismes cérébraux, l'imagerie cérébrale confirme l'universalité des grands réseaux de la lecture. La reconnaissance visuelle des mots, en hébreu, en chinois ou en japonais, fait appel à la région occipito-temporale ventrale gauche à des coordonnées virtuellement identiques à celles observées en français ou en anglais. Cette « région de la forme visuelle du mot » se spécialise pour les statistiques d'une écriture donnée, mais sa localisation reste stable d'une culture à l'autre. Toutefois, l'une des sources de variabilité concerne la taille des unités de parole codées par écrit (syllabes en japonais, phonèmes en français) et la régularité de cette relation écrit-oral. Au sein même des écritures alphabétiques, certaines langues ont une orthographe strictement transparente, où chaque graphème se traduit de façon univoque par un phonème (c'est le cas de l'italien), tandis que d'autres comprennent de nombreuses exceptions et irrégularités (c'est le cas de l'anglais et, dans une moindre mesure, du français). La transparence orthographique affecte l'apprentissage de la lecture en différant de plusieurs années les performances de lecture des enfants anglais et français. Elle module également la représentation cérébrale de la lecture (Paulesu *et al.*, 2000). Au sein d'un vaste réseau commun, les lecteurs italiens activent plus la région temporelle supérieure, associée à la représentation phonologique, tandis que les lecteurs anglais activent plus les aires occipito-temporale ventrale et frontale inférieure, ce qui suggère un traitement d'unités visuelles de granularité supérieure et un recours renforcé à la voie lexico-sémantique.

D'autres résultats récents suggèrent également que l'écriture chinoise met davantage l'accent sur une région précentrale gauche, peut-être associée à la mémoire des gestes ou à la « phonologie adressée » (Bolger, Perfetti, & Schneider, 2005). Dans l'ensemble, toutefois, domine une impression d'universalité du circuit de la lecture, modulée localement par de petits changements de position et d'intensité d'activation selon les difficultés spécifiques à une écriture donnée.

Mécanismes cérébraux de l'apprentissage de la lecture et de la dyslexie

Le cours s'est conclu par un bref examen de la mise en place de ces réseaux chez l'enfant au cours de l'apprentissage de la lecture. On a tout d'abord rappelé le modèle en trois étapes proposé par Uta Frith. La première étape logographique ou picturale voit la mémorisation de la forme de quelques mots, sans possibilité de généralisation. Dans la seconde étape dite phonologique, se met en place la voie de conversion graphème-phonème. Caractérisée par les effets de longueur et de complexité syllabique sur les temps de lecture, cette étape voit l'émergence de la conscience phonologique. Enfin, une troisième étape orthographique voit apparaître progressivement l'expertise pour l'orthographe d'une langue, avec une disparition progressive de l'effet de longueur et une apparition des effets morphologiques et lexicaux.

Au niveau cérébral, peu d'études ont été réalisées chez l'enfant, et leurs résultats ne sont guère stables. Toutefois, en accord avec l'émergence d'une expertise orthographique l'activation visuelle semble s'accroître avec l'apprentissage et se focaliser progressivement vers la région occipito-temporale gauche entre 6 et 10 ans. Dans les études du groupe de Yale (Shaywitz *et coll.*), la quantité d'activation occipito-temporale gauche augmente avec l'âge et prédit les scores de lecture. Toutefois, cette région n'est pas irremplaçable et une grande plasticité existe au cours du développement, puisqu'il a été possible à une jeune fille ayant subi une ablation occipito-temporale gauche à 4 ans d'apprendre à lire normalement en faisant appel à la région symétrique de l'hémisphère droit.

Chez les enfants dyslexiques, la région occipito-temporale gauche ne se développe pas normalement et est fortement sous-activée. Toutefois, cette anomalie pourrait n'être qu'une conséquence du déficit d'apprentissage de la lecture. Selon les études, d'autres régions sont retrouvées qui pourraient jouer un rôle plus fondamental, voire causal : hypo-activations temporelle gauche et pariétale inférieure gauche, et hyper-activation frontale inférieure gauche. L'hypothèse dominante est celle d'une anomalie du traitement phonologique. En soutien de cette hypothèse, des anomalies du tenseur de diffusion et de la densité de matière grise sont observées en regard des régions temporelles sous-activées au cours de la lecture. La possibilité d'une anomalie précoce de la migration neuronale, suggérée initialement par quelques études post-mortem, est renforcée récemment par l'approche génétique. Au moins quatre gènes candidats de susceptibilité à la dyslexie ont été identifiés, et trois d'entre eux (KIAA0319, DCDC2 et DYX1C) affectent la migration neuronale (travaux de Joe Lo Turco *et coll.*), le quatrième (ROBO1) jouant un rôle dans le contrôle du cheminement axonal.

Fort heureusement, la recherche dans ce domaine commence à mettre évidence la possibilité de remédier partiellement à ces troubles par une rééducation appropriée. Diverses stratégies mettant l'accent sur la phonologie et les correspondances graphème-phonème portent leur fruit dans la mesure où elles améliorent à la fois le comportement et l'activation cérébrale. On observe une amélioration des scores de lecture, de l'ordre d'un ou deux écarts-type en moyenne, ainsi qu'une augmentation d'activation dans des régions proches de celles initialement sous-activées et dans les régions temporelles et frontales droites. La rééducation induirait donc à la fois une restauration d'activité et une compensation partielle des déficits par d'autres régions cérébrales demeurées intactes.

Le cours s'est conclu par l'examen d'une possibilité qui semble quelque peu négligée dans les recherches actuelles — celle que la composante visuelle de la lecture soit également à l'origine de certaines des difficultés d'apprentissage rencontrées par les enfants. Selon l'hypothèse du recyclage neuronal, si certaines propriétés du cortex inféro-temporal sont avantageuses pour l'apprentissage de la lecture par l'enfant (c'est le cas par exemple l'invariance spatiale), d'autres pourraient être néfastes. Le cortex inféro-temporal a évolué pour reconnaître les objets quelle que soit leur orientation. Chez le singe macaque, les neurones

inféro-temporaux généralisent en miroir et répondent de la même manière à des formes telles que p et q. On peut, dès lors, supposer que cette invariance par symétrie doit être « désapprise » et que la difficulté de ce désapprentissage expliquerait les erreurs de lecture et d'écriture en miroir chez l'enfant, ainsi que leur persistance chez certains enfants dyslexiques. Les données expérimentales sur cette question restent fragmentaires, mais elles suggèrent que tous les enfants passent par un stade précoce où ils sont capables de lire et d'écrire en miroir. Cette compétence pour la symétrie gauche-droite reste présente plus tardivement chez les enfants dyslexiques que chez les enfants normaux. Dans quelques rares cas bien étudiés, une sur-généralisation en miroir et des erreurs spatiales semblent effectivement à l'origine d'un déficit de lecture.

En conclusion, on ne saurait nier que le développement de la conscience phonologique joue un rôle fondamental dans l'acquisition de la lecture, et qu'une anomalie du traitement phonologique semble à l'origine des difficultés de lecture chez de nombreux enfants dyslexiques (ou, au minimum, être un excellent indice de l'importance de ces difficultés). Cependant, l'apprentissage de la reconnaissance visuelle invariante des lettres et des mots constitue également une étape essentielle dans l'acquisition d'une lecture fluente et experte. Cet apprentissage visuel et le désapprentissage de la généralisation par symétrie pourraient constituer, chez certains enfants, la source primaire de la dyslexie.

SÉMINAIRE

Le séminaire a porté sur les troubles de la lecture. Il a permis d'examiner diverses perspectives complémentaires sur la dyslexie : l'approche génétique, l'apport des méthodes d'imagerie, la classification des troubles par les méthodes de la psychologie cognitive, enfin la modélisation par les réseaux neuronaux :

— Silvia Paracchini (Wellcome Trust Centre for Human Genetics, University of Oxford) a décrit les avancées récentes de la génétique de la dyslexie, et tout particulièrement le rôle du gène de susceptibilité KIAA0319.

— Guinevere Eden (Georgetown) a ensuite décrit l'utilisation de l'IRM fonctionnelle chez l'enfant afin d'étudier le développement normal de la lecture et ses pathologies.

— Franck Ramus (CNRS, ENS, Paris) s'est attaché à cerner la nature des troubles phonologiques dans la dyslexie, à l'aide de tâches psycholinguistiques fines. Ses résultats suggèrent une préservation de plusieurs composantes du traitement phonologique automatique de la parole, en dépit d'anomalies de l'accès à la phonologie par le biais de l'écrit ou des images.

— Bruce McCandliss (Sackler Institute, New York) a décrit ses travaux d'imagerie fonctionnelle du développement de la lecture, en combinant les potentiels évoqués et l'IRM fonctionnelle. Il a notamment présenté de fascinantes données récentes d'apprentissage d'une orthographe artificielle chez l'adulte, qui démon-

trent l'inefficacité d'un enseignement par une méthode globale en indiquant notamment que cet enseignement ne mobilise pas la région occipito-temporale gauche normalement associée à la lecture, mais son symétrique dans l'hémisphère droit.

— Johannes Ziegler (CNRS, Marseille) a présenté ses recherches sur la dyslexie et sa mise en relation avec la variété des systèmes d'écriture. Il a introduit un nouveau modèle à plusieurs routes dans lequel l'introduction de dysfonctionnements focaux, en différents points, permet de reproduire la variété des déficits observés chez divers enfants dyslexiques.

— Sylviane Valdois (Université de Grenoble) a défendu l'hypothèse d'un trouble de l'empan visuo-attentionnel dans les dyslexies développementales. Ses résultats suggèrent que chez une fraction importante des enfants, la dyslexie ne serait pas liée à un trouble phonologique, mais à une anomalie visuelle de la quantité de lettres qui peuvent être traitées en parallèle.

BIBLIOGRAPHIE SUCCINCTE

Un livre recouvrant en partie le contenu du cours est paru le 30 août 2007 :

Dehaene, S. (2007). *Les neurones de la lecture*. Paris : Odile Jacob.

Principaux articles et ouvrages cités :

Biederman, I. (1987). Recognition-by-components : A theory of human image understanding. *Psychological Review*, 94, 115-147.

Binder, J.R., Medler, D.A., Westbury, C.F., Liebenthal, E., & Buchanan, L. (2006). Tuning of the human left fusiform gyrus to sublexical orthographic structure. *Neuroimage*, 33 (2), 739-748.

Bolger, D.J., Perfetti, C.A., & Schneider, W. (2005). Cross-cultural effect on the brain revisited : universal structures plus writing system variation. *Hum. Brain Mapp*, 25 (1), 92-104.

Changizi, M.A., & Shimojo, S. (2005). Character complexity and redundancy in writing systems over human history. *Proc. Biol. Sci.*, 272 (1560), 267-275.

Changizi, M.A., Zhang, Q., Ye, H., & Shimojo, S. (2006). The Structures of Letters and Symbols throughout Human History Are Selected to Match Those Found in Objects in Natural Scenes. *Am. Nat.*, 167 (5), E117-139.

Cohen, L., & Dehaene, S. (2004). Specialization within the ventral stream : the case for the visual word form area. *Neuroimage*, 22 (1), 466-476.

Cohen, L., Martinaud, O., Lemer, C., Lehericy, S., Samson, Y., Obadia, M., et al. (2003). Visual word recognition in the left and right hemispheres : Anatomical and functional correlates of peripheral alexias. *Cerebral Cortex*, 13, 1313-1333.

Dehaene, S., Cohen, L., Sigman, M., & Vinckier, F. (2005). The neural code for written words : a proposal. *Trends. Cogn. Sci.*, 9 (7), 335-341.

Dehaene, S., Jobert, A., Naccache, L., Ciuciu, P., Poline, J.B., Le Bihan, D., et al. (2004). Letter binding and invariant recognition of masked words : behavioral and neuroimaging evidence. *Psychol. Sci.*, 15 (5), 307-313.

Ferrand, L. (2001). *Cognition et lecture. Processus de base de la reconnaissance des mots écrits chez l'adulte*. Bruxelles : De Boeck Université.

Gaillard, R., Naccache, L., Pinel, P., Clemenceau, S., Volle, E., Hasboun, D., et al. (2006). Direct intracranial, fMRI, and lesion evidence for the causal role of left inferotemporal cortex in reading. *Neuron*, 50 (2), 191-204.

Grainger, J., Granier, J.P., Farioli, F., Van Assche, E., & van Heuven, W.J. (2006). Letter position information and printed word perception : the relative-position priming constraint. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, 32 (4), 865-884.

Jobard, G., Crivello, F., & Tzourio-Mazoyer, N. (2003). Evaluation of the dual route theory of reading : a metaanalysis of 35 neuroimaging studies. *Neuroimage*, 20 (2), 693-712.

Marshall, J.C., & Newcombe, F. (1973). Patterns of paralexia : A psycholinguistic approach. *Journal of Psycholinguistic Research*, 2, 175-199.

Paulesu, E., McCrory, E., Fazio, F., Menoncello, L., Brunswick, N., Cappa, S.F. et al. (2000). A cultural effect on brain function. *Nat. Neurosci.*, 3 (1), 91-96.

Perry, C., Ziegler, J., & Zorzi, M. (2007). Nested incremental modeling in the development of computational theories : the CDP+ model of reading aloud. *Psychological Review*, in press.

Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing : 20 years of research. *Psychol. Bull.*, 124 (3), 372-422.

Rayner, K., & Pollatsek, A. (1989). *The Psychology of Reading*. Englewood Cliffs, NJ : Prentice-Hall.

Rolls, E.T. (2000). Functions of the primate temporal lobe cortical visual areas in invariant visual object and face recognition. *Neuron*, 27 (2), 205-218.

Simos, P.G., Breier, J.I., Fletcher, J.M., Foorman, B.R., Castillo, E.M., & Papanicolaou, A.C. (2002). Brain mechanisms for reading words and pseudo-words : an integrated approach. *Cereb. Cortex*, 12 (3), 297-305.

Snowling, M.J. (2000). *Dyslexia*. Oxford : Blackwell.

Snowling, M.J., & Hulme, C. (Eds.). (2005). *The science of reading : A handbook*. Oxford : Blackwell.

Tanaka, K. (1996). Inferotemporal cortex and object vision. *Annual Review of Neuroscience*, 19, 109-139.

Vinckier, F., Dehaene, S., Jobert, A., Dubus, J.P., Sigman, M., & Cohen, L. (2007). Hierarchical coding of letter strings in the ventral stream : dissecting the inner organization of the visual word-form system. *Neuron*, 55 (1), 143-156.

ACTIVITÉS DE RECHERCHE DU LABORATOIRE

Nous mettons ici en valeur quelques résultats particulièrement saillants. Vient ensuite une liste complète des publications du laboratoire.

Organisation interne de la région occipito-temporale gauche lors de la lecture

Le travail de recherche de Fabien Vinckier (stagiaire de l'école INSERM), avec Laurent Cohen, a permis de visualiser pour la première fois l'organisation interne de la région occipito-temporale ventrale gauche associée à la reconnaissance visuelle des mots (Vinckier *et al.*, *Neuron* 2007). Sur la base du modèle LCD (*local combination detectors* ; Dehaene *et al.*, 2005), nous prédisions l'existence d'une hiérarchie neuronale de détecteurs d'abstraction croissante, codant successivement pour les traits, les lettres, les bigrammes, et les morphèmes des mots.

Pour visualiser cette organisation directement, nous avons enregistré les activations cérébrales par IRM fonctionnelle tandis que des volontaires français examinaient des stimuli visuels conçus pour stimuler les différents niveaux de cette hiérarchie. Au plus bas niveau, certains blocs présentaient des pseudo-caractères sans signification pour le sujet. Les autres stimuli étaient des chaînes de lettres générées automatiquement par un algorithme spécialement conçu pour maximiser la fréquence de certains niveaux de représentation tout en minimisant celle d'autres niveaux. Ainsi présentions-nous des chaînes composées exclusivement de lettres rares ; des chaînes formées de lettres fréquentes, mais de bigrammes rares ; des chaînes formées de bigrammes fréquents, mais de quadrigrammes rares ; des pseudo-mots dont tous les quadrigrammes étaient fréquents ; et enfin de vrais mots appartenant au lexique du français.

Les résultats ont été conformes aux prédictions dans la mesure où cette hiérarchie de stimuli a permis d'observer une hiérarchie d'activation occipito-temporale. En réponse aux pseudo-caractères, l'activation était confinée aux régions occipito-temporales bilatérales ainsi qu'au gyrus lingual. À mesure que l'on montait dans la hiérarchie des stimuli, l'activation progressait vers l'avant de cette région tout en se concentrant dans l'hémisphère gauche. À l'échelle de quelques centimètres, un gradient d'activation était donc perceptible d'arrière en avant dans cette région. La méthode d'imagerie utilisée (voxels de $3 \times 3 \times 3$ mm, analyse de groupe) n'a pas encore permis de déterminer s'il s'agit d'une progression fonctionnelle continue ou d'un mélange de régions discrètes, chacune

étant spécialisée pour un niveau de représentation. Cette question fera l'objet d'études nouvelles par imagerie de haute résolution.

Traitement subliminal et bases cérébrales du seuil de conscience

Antoine Del Cul, avec Stanislas Dehaene, a consacré sa thèse à la question de la profondeur du traitement visuel subliminal ainsi qu'à la nature des mécanismes cérébraux de l'accès d'une information à la conscience.

Un paradigme expérimental a été conçu qui permet de présenter très brièvement (16 ms) un chiffre en périphérie du champ visuel, suivi à un délai variable d'un masque constitué de lettres. L'intérêt de ce protocole est de présenter une forme qui serait parfaitement visible si elle n'était pas masquée, puis d'empêcher par masquage son accès à la conscience. Un premier travail purement comportemental a caractérisé la perception de ces stimuli en employant à chaque essai une tâche subjective (évaluer, sur une échelle continue, la visibilité subjective du chiffre) et une tâche objective (déterminer, en choix forcé, si le chiffre était plus grand ou plus petit que 5). Les résultats ont montré que les mesures objectives et subjectives varient de façon non-linéaire avec le délai stimulus-masque, en présentant un seuil marqué aux alentours de 50 ms. L'utilisation d'une méthode d'échelle psychophysique permet aujourd'hui de mesurer ce seuil d'accès à la conscience en quelques minutes.

Ce résultat présente un intérêt particulier en neuropsychologie. En effet, nous avons pu montrer que le seuil est variable d'un individu à l'autre, mais est pathologiquement élevé dans deux pathologies, la schizophrénie (Del Cul *et al.*, *Arch. Gen. Psychiatry* 2006) et la sclérose en plaque au stade débutant (Reuter *et al.*, *Neuropsychologia* 2007), en dépit d'un traitement subliminal préservé. Ces observations sont compatibles avec le modèle de l'espace neuronal global que nous avons proposé, et qui attribue l'accès à la conscience à l'entrée en activité soudaine d'un réseau distribué pariéto-préfrontal connecté par des faisceaux à longue distance. Tant la schizophrénie que la sclérose en plaque débutante sont en effet associées à des anomalies anatomiques et fonctionnelles distribuées de ces faisceaux.

Pour préciser les mécanismes cérébraux du seuil d'accès à la conscience, nous avons ensuite enregistré les potentiels évoqués à 128 électrodes tandis que, essai par essai, les sujets rapportaient leur perception des chiffres masqués (Del Cul *et al.*, *PLOS Biology* 2007). Les résultats ont montré que de nombreuses composantes précoces de l'activation cérébrale (P1, N1, N2) pouvaient être largement préservées en réponse à des stimuli subliminaux, en l'absence de toute perception consciente. L'effet du masque commence à être mesurable sur les composantes N1b et N2, qui sont réduites lorsque le délai entre le stimulus et le masque diminue. Toutefois, le profil de cet effet en fonction du délai ne présente pas la non-linéarité caractéristique des réponses comportementales du sujet. Ce n'est que vers 270 ms après la présentation visuelle que se développe une onde P3

dont le profil suit étroitement, essai par essai, le rapport subjectif. L'étude des sources corticales distribuées à l'origine de ces potentiels évoqués, menée avec l'aide de Sylvain Baillet et du logiciel BrainStorm, a montré une distinction entre deux étapes de traitement cortical. Les activations précoces (< 270 ms) sont locales et soit constantes en amplitude, soit d'augmentation linéaire avec le délai. Elles correspondent à une vague ascendante (*feedforward*) d'activation corticale qui n'est pas encore consciente. Les activations tardives, par contre (> 270 ms), sont globales, étendues à tout un réseau pariétal, préfrontal et postérieur, et varient en fonction du délai avec un profil non-linéaire très proche de celui de la perception.

Ces résultats fondamentaux contraignent les théories de l'accès à la conscience. Ils soulignent que la prise de conscience d'une information visuelle n'est pas lié à des différences visuelles précoces (Pins & ffytche, 2003), ni à des boucles de réverbération locales au cortex visuel (Lamme, 2006). Le phénomène de masquage débute à ce niveau, par des interactions compétitives entre le stimulus et le masque, mais ces phénomènes ne font que moduler l'accessibilité de l'information visuelle à un réseau global pariéto-préfrontal qui est le seul corrélât stable du rapport conscient subjectif.

Cognition numérique et arithmétique non-symbolique

Plusieurs travaux comportementaux ont précisé l'étendue des compétences humaines pour l'arithmétique approximative, thème de recherche privilégié du laboratoire.

Véronique Izard (*Cognition*, 2007) a étudié la capacité de dénomination approximative des grands nombres. La tâche consistait à examiner un ensemble comprenant de 10 à 100 objets, et à en estimer le nombre à l'aide d'une réponse verbale. Les résultats ont montré que les sujets étaient initialement « mal calibrés » — leurs réponses augmentaient selon une loi de puissance avec le nombre d'objets, mais elles sous-estimaient considérablement celui-ci. Il était possible de recalibrer les sujets, en un seul essai, en leur présentant un ensemble d'objets et sa numérosité (réelle ou non). L'ensemble de ces résultats a fait l'objet d'un développement mathématique fondé sur la loi de Weber. Celui-ci a montré que les résultats contraignaient les modèles possibles de la représentation mentale des nombres : ils sont incompatibles avec l'hypothèse d'une échelle interne linéaire des nombres, mais compatibles avec l'hypothèse d'une échelle logarithmique que le processus de calibration réalignerait par une transformée affine avec les étiquettes verbales.

Koleen McCrink, puis André Knops, ont ensuite étudié avec des méthodes psychophysiques comparables la capacité des adultes à réaliser des opérations élémentaires d'addition et de soustraction sur des nombres approximatifs présentés de façon non-symbolique (McCrink & Dehaene, *Perception & Psychophysics*, sous presse ; Knops, manuscrit soumis). La tâche consistait à examiner

consécutivement deux ensembles d'objets et à en réaliser mentalement la soustraction ou l'addition. Le sujet devait ensuite choisir parmi plusieurs ensembles le résultat le plus approprié (A. Knops) ou décider si un troisième ensemble convenait ou pas (K. McCrink). Les résultats ont montré que les sujets parvenaient à réaliser de telles additions ou soustractions approximatives avec une bonne précision, prédite par la loi de Weber. Toutefois, deux biais nouveaux ont été identifiés. Premièrement, il existe un effet d'« inertie » qui fait que les résultats des additions sont systématiquement surestimés tandis que les soustractions sont sous-estimées. Deuxièmement, les sujets sont biaisés vers la droite de l'écran lorsqu'ils répondent à une addition, et vers la gauche de l'écran lorsqu'ils répondent à une soustraction. Ces deux résultats confirment les liens très étroits qu'entretiennent la représentation du nombre et celle de l'espace (Hubbard *et al.*, *Nature Neuroscience Reviews* 2005). Tout se passe comme si la manipulation des nombres, au cours d'additions et de soustractions, s'accompagnait d'un sens du mouvement vers la droite ou vers la gauche, compatible avec l'hypothèse d'une ligne numérique mentale. La recherche va s'orienter à présent vers l'étude des bases cérébrales de cet effet, que nous supposons associé au lobe pariétal.

Rôle de la région intrapariétale dans le sens des nombres

La recherche de Manuela Piazza a précisé comment les représentations non-symboliques des nombres interagissent avec celles des symboles des chiffres arabes (Piazza *et al.*, *Neuron*, 2007). Elle a utilisé une variante de la méthode d'adaptation en IRM fonctionnelle qu'elle avait utilisée pour examiner le code neural des quantités numériques approximatives (Piazza *et al.*, *Neuron* 2004). L'idée est d'habituer le réseau cérébral codant pour les nombres en présentant, de façon répétée, divers exemplaires de la même quantité numérique (par exemple des ensembles comprenant toujours environ 20 objets). On examine ensuite la généralisation de cette adaptation, mesurable en IRMf, lorsque des stimuli nouveaux sont introduits. Il peut s'agir de nombres dans la même notation (par exemple des ensembles de 20 ou 50 objets) ou dans une notation différente (par exemple les nombres 20 ou 50 en chiffres arabes).

Les résultats ont montré que tout un réseau comprenant en particulier le cortex intrapariétal bilatéral s'adaptait à la répétition numérique et présentait une généralisation entre des présentations symboliques et non-symboliques des nombres. Ce résultat suggère que la région pariétale, chez l'homme, contient des ensembles de neurones sensibles à un nombre particulier quelle que soit la notation utilisée pour le représenter. Ainsi l'apprentissage de la notation en chiffres arabes passerait par la mise en liaison de leur forme visuelle, codée dans le cortex inféro-temporal, avec la représentation préexistante et non-symbolique des quantités numériques présente dans les régions intrapariétales bilatérales. De subtiles asymétries dans l'effet d'adaptation suggèrent que cet apprentissage pourrait induire une réorganisation de ces réseaux neuronaux et notamment une amélioration de

leur précision, mais seulement dans la région pariétale gauche. Celle-ci jouerait donc un rôle privilégié dans la mise en liaison des symboles numériques avec les quantités correspondantes.

Décomposition temporelle d'un réseau cérébral par IRM fonctionnelle

Un dernier travail, plus méthodologique, mérite mention dans la mesure où il pourrait étendre considérablement le champ d'application de l'IRM fonctionnelle en sciences cognitives. On considère généralement que l'IRM fonctionnelle est largement dépourvue de résolution temporelle, au moins à l'échelle pertinente pour les processus psychologiques, c'est-à-dire la centaine de millisecondes. Cette limitation est liée à la lenteur de la réponse hémodynamique, qui se déploie avec plusieurs secondes de retard par rapport à l'activité neuronale. Toutefois, Mariano Sigman et moi-même avons montré qu'une analyse de Fourier permettait de dépasser ces limites et d'extraire des informations temporelles détaillées de l'IRM fonctionnelle (Sigman *et al.*, *NeuroImage* 2007).

L'analyse mathématique montre en effet qu'il est possible, par analyse de Fourier, d'estimer avec précision la phase de l'activation en n'importe quel point du cortex, même avec une séquence d'IRM en cerveau entier obtenue avec un taux d'échantillonnage limité (un point toutes les 2.4 secondes). De plus, les variations relatives de la phase en fonction d'un paramètre expérimental sont indépendantes de la forme de la réponse hémodynamique. Enfin, la manière dont l'amplitude et la phase de la réponse covarient permet de distinguer des changements temporels qui affectent l'origine de l'activation ou sa durée.

Nous avons ensuite réalisé une expérience volontairement complexe sur le plan cognitif. Elle comprenait de multiples stimulations visuelles, auditives, verbales et motrices qui survenaient à des moments précis et connus, et avec une durée également contrôlée. Bien que toutes ces activations s'enchaînaient en moins d'une seconde et demie, nous avons montré que notre méthode d'analyse permettait de les séparer dans l'espace du cerveau en fonction uniquement de leurs caractéristiques temporelles. Des délais temporels de l'ordre de 200 millisecondes pouvaient être distingués. Nous commençons à présent à exploiter cette méthode afin d'analyser les mécanismes cérébraux des délais temporels observés lors du traitement de tâches multiples (effet de « période psychologique réfractaire »).

PUBLICATIONS (2006-2007)

Articles originaux

DEHAENE, S., IZARD, V., PICA, P., SPELKE, E. Core knowledge of geometry in an Amazonian indigene group. *Science*, 2006, 311, 381-384.

ARTIGES, E., MARTELLI, C., NACCACHE, L., BARTREZ-FAZ, D., LEPROVOST, J.B., VIARD, A., PAILLÈRE-MARTINOT, M.L., DEHAENE, S., MARTINOT, J.L. Paracingulate sulcus morphology and fMRI activation detection in schizophrenia patients. *Schizophrenia Research*, 2006, 82, 143-151.

GAILLARD, R., DEL CUL, A., NACCACHE, L., VINCKIER, F., COHEN, L., DEHAENE, S. Nonconscious semantic processing of emotional words modulates conscious access. *PNAS*, 2006, 103, 7524-7529.

GOLESTANI, N., ALARIO, F.A., MERIAUX, S., LE BIHAN, D., DEHAENE, S., PALLIER, C. Syntax production in bilinguals. *Neuropsychologia*, 2006, 44, 1029-1040.

DEHAENE-LAMBERTZ, G., DEHAENE, S., ANTON, J.L., CAMPAGNE, A., CIUCIU, P., DEHAENE, G.P., DENGHIEN, I., JOBERT, A., LEBIHAN, D., SIGMAN, M., PALLIER, C., POLINE, J.B. Functional segregation of cortical language areas by sentence repetition. *Human Brain Mapping*, 2006, 27, 360-371.

DEHAENE, S., CHANGEUX, J.P., NACCACHE, L., SACKUR, J., SERGENT, C., Conscious, preconscious, and subliminal processing : a testable taxonomy. *Trends in Cognitive Science*, 2006, 10, 204-211.

BARTH, H., LA MONT K., LIPTON, J., DEHAENE, S., KANWISCHER, N., SPELKE, E. Non-symbolic arithmetic in adults and young children. *Cognition*, 2006, 98, 199-22.

SIGMAN, M., DEHAENE, S. Dynamics of the central bottleneck : Dual-task and task uncertainty. *PLOS : Biology*, 2006, 4, e220.

WILSON, A.J., DEHAENE, S., PINEL, P., REVKIN, S.K., COHEN, L., COHEN, D. Principles underlying the design of « The Number Race », an adaptive computer game for remediation of dyscalculia. *Behav. Brain Funct.*, 2006, 30, 19.

WILSON, A.J., REVKIN, S., COHEN, D., COHEN, L., DEHAENE, S. An open trial assessment of « The Number Race », an adaptive computer game for remediation of dyscalculia. *Behv. Brain Funct.*, 2006, 30, 20.

GAILLARD, R., NACCACHE, L., PINEL, P., CLEMENCEAU, S., VOLLE, E., HASBOUN, D., DUPONT, S., BAULAC, M., DEHAENE, S., ADAM, C., COHEN, L. Direct intracranial, fMRI and lesion evidence for the causal role of left inferotemporal cortex in reading. *Neuron*, 2006, 50, 191-204.

DEL CUL, A., DEHAENE, S., LEBOYER, M. Preserved subliminal processing and impaired conscious access in Schizophrenia. *Arch. Gen. Psychiatry*, 2006, 63, 1313-1323.

THIRION, B., DUCHESNAY, E., HUBBARD, E., DUBOIS, J., POLINE, J.B., LEBIHAN, D., DEHAENE, S. Inverse retinotopy : inferring the visual content of images from brain activation patterns. *NeuroImage*, 2006, 33, 1104-1116.

DEHAENE-LAMBERTZ G., HERTZ-PANIER, L., DUBOIS, J., MERIAUX, S., ROCHE, A., SIGMAN, M., DEHAENE, S. Functional organization of perisylvian activation

during presentation of sentences in preverbal infants. *PNAS*, 2006, 103, 14240-14245.

VINCKIER, F., NACCACHE, L., PAPEIX, C., FORGET, J., HAHN-BARMA, V., DEHAENE, S., COHEN, L. « What » and « where » in word reading : ventral coding of written words revealed by parietal atrophy. *J. Cogn. Neurosci.*, 2006, 18, 1998-2012.

GUTKIN, B.S., DEHAENE, S., CHANGEUX, J.P. A neurocomputational hypothesis for nicotine addiction. *PNAS*, 2006, 103, 1106-1111.

PIAZZA, M., PINEL, P., DEHAENE, S. Objective correlates of an unusual subjective experience : A single-case study of number-form synaesthesia. *Cognitive Neuropsychology*, 2006, 23, 1162-1173.

GUTKIN, B.S., DEHAENE, S., CHANGEUX, J.P. A neurocomputational hypothesis for nicotine addiction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2006, 103, 1106-11011.

THIRION, B., PINEL, P., MERIAUX, S., ROCHE, A., DEHAENE, S., POLINE, J.B. Analysis of a large fMRI cohort : Statistical and methodological issues for group analyses. *NeuroImage*, 2007, 35, 105-120.

GOLESTANI, N., MOLKO, N., DEHAENE, S., LEBIHAN, D., PALLIER, C. Brain structure predicts the learning of foreign speech sounds. *Cerebral Cortex*, 2007, 17 : 575-582.

LANDMANN, C., DEHAENE, S., PAPPATA, S., JOBERT, A., BOTTLANDER, M., ROUMENOV, D., LEBIHAN, D. Dynamics of prefrontal and cingulate activity during a reward-based logical deduction task. *Cerebral Cortex*, 2007, 17 : 749-759.

SIGMAN, M., JOBERT, A., LEBIHAN, D., DEHAENE, S. Parsing a sequence of brain activations at psychological times using fMRI. *NeuroImage*, 2007, 35 : 655-668.

PIAZZA, M., PINEL, P., LE BIHAN, D., DEHAENE, S. A magnitude code common to numerosities and number symbols in human intraparietal cortex. *Neuron*, 2007, 53 : 293-305.

DEHAENE, S. A few steps toward a science of mental life. *Mind, Brain and Education*, 2007, 1, 28-47.

VINCKIER, F., DEHAENE, S., JOBERT, A., DUBAS, J.P., SIGMAN, M., COHEN, L., Hierarchical coding of letter strings in the ventral stream : dissecting the inner organization of the visual word-form system, *Neuron*, 2007, 35, 655-668.

KOUIDER, S., DEHAENE, S., JOBERT, A., LE BIHAN, D. Cerebral Bases of Subliminal and Supraliminal Priming during Reading. *Cerebral Cortex*, 2007, sous presse.

MCCRINK, K., DEHAENE, S., & DEHAENE-LAMBERTZ, G. Moving along the number line : Operational momentum in non-symbolic arithmetic. *Perception & Psychophysics*, 2007, sous presse.

REUTER, F., DEL CUL, A., AUDOIN B., MALIKOVA, I., NACCACHE, L., RANJEVA, J.P., LYON-CAEN, O., CHERIF, A.A., COHEN, L., DEHAENE, S., PELLETIET, J. Intact

subliminal processing and delayed conscious access in multiple sclerosis. *Neuropsychologia*, 2007, sous presse.

IZARD, V., DEHAENE, S. Calibrating the mental number line. *Cognition*, 2007, sous presse.

DEL CUL, A., BAILLET, S., DEHAENE, S. Brain dynamics underlying the non-linear threshold for access to consciousness. *PLOS Biology*, 2007, sous presse.

Livre

DEHAENE, S., *Les neurones de la lecture*. Éditions Odile Jacob, 2007.

Articles de revue

DEHAENE, S., & NACCACHE, L. Can one suppress subliminal words ? *Neuron*, 2006, 52, 397-399.

GAILLARD, R., DEL CUL, A., NACCACHE, L., DEHAENE, S., Behavioural evidence of nonconscious semantic processing for emotional words. *Med. Sci.*, 2006, 22, 702-704.

KOUIDER, S., DEHAENE, S. Levels of processing during non-conscious perception : a critical review of visual masking. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2007, 362, 857-875.

PICA, P., LEMER, C., IZARD, V., DEHAENE, S. Quels sont les liens entre arithmétique et langage ? Une étude en Amazonie. *Cahiers de l'Herne consacré à Chomsky*, 2007.

Chapitres de livre

WILSON, A.J., DEHAENE, S. Number sense and developmental dyscalculia. In : Donna Coch, Geraldine Dawson, Kurt W. Fischer (Eds.) *Human Behavior learning and the developing Brain Atypical development*, The Guilford Press New, 2007, pp. 212-238.

DEHAENE, S. Symbols and quantities in parietal cortex : Elements of a mathematical theory of number representation and manipulation. In : P. Haggard & Y. Rossetti (Eds.), *Attention & Performance XXII. Sensori-motor foundations of higher cognition* (pp. in press). Cambridge, Mass. : Harvard University Press, 2007.

DEHAENE, S. L'imagerie cérébrale peut-elle séparer mémoires conscientes et non conscientes ? In : *La Mémoire ses mécanismes, ses désordres*. Éditions Le Manuscrit, 2007, pp. 49-69.

CHANGEUX, J.P., DEHAENE, S. The neuronal workspace model : conscious processing and learning. In : *Learning and Memory : A Comprehensive Reference*, R. Menzel (Ed.) Elsevier (sous presse).

DEHAENE, S. Symbols and quantities in parietal cortex : elements of a mathematical theory of number representation and manipulation. In : *Attention & Performance XXII. Sensori-motor foundations of higher cognition*, Haggard, P. and Rossetti, Y. (Ed.) Cambridge, mass., Harvard University Press (sous presse).

COHEN, L., WILSON, A.J., IZARD, V., DEHAENE, S. Acalculia and Gerstmann's syndrome. In : *Cognitive and Behavioral Neurology of Stroke*, Godefroy, O. & Boyousslavsky, J. (Eds.) Cambridge University Press (sous presse).

DEHAENE, S., COHEN, L. Neural coding in written words in the visual word form area. In : *The visual word form area*, P.L. Cornelissen, P.C. Hansen & K. Pugh (Eds.), Oxford, Oxford University Press (sous presse).

Distinctions

Stanislas Dehaene a reçu la Grande médaille d'or de l'Association Arts-Sciences-Lettres.